

Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption.

I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung.

Von

J. W. Harms (Tübingen).

(Ergebnisse einer durch die Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft ermöglichten Reise nach Niederl.-Indien. 1926/27.)

Mit 63 Abbildungen im Text und Tafel III—VII.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Die Realisation der Farbgene im Auge und in der Haut vom Meer-schweinchen	213
II. Die Realisation der Gene bei der Geschlechtsumkehr von <i>Xiphophorus helleri</i>	218
III. Die Realisation von neuen Genen beim Übergang von Wasser- zu Landtieren	221
A. Die Umweltzustände der Küsten in Java im Vergleich mit Sumatra und die Biologie der sie charakterisierenden Tiere.	221
B. Allgemeine und Reizbiologie von <i>Lingula</i>	229
C. Die Küste Javas, insbesondere die der Mangrove	234
1. Allgemeine Verhältnisse der Nordküste	234
2. Küste bei Batavia zwischen Moeara baroe und der Leuchtturmmole	238
a) Zone I	242
b) Zone II	243
c) Zone III	244
d) Zone IV	245
e) Zone V	247
3. Die Küste zwischen der Leuchtturmmole in Batavia, Pasar Ikan und Tandjong Priok	247
4. Die Küste gegenüber der Insel Onrust	249
5. Fischteiche und Rawah (Morast)	249
6. Die der Bucht von Batavia vorgelagerten Koralleninseln	251
7. Die Nordwest- und Westküste Javas	252
8. Die Südküste Javas	259
9. Die Nordwestküste Sumatras	264
D. Die biologischen Bedingungen der Landtierwerdung	265
E. Die Differenzierungszustände der jungen feuchthäutigen und der jungen Landtiere	271

	Seite
1. Brutpflege, Fortpflanzungsverhältnisse und Metamorphose . . .	271
a) Landnereiden	271
b) <i>Coenobitidae</i> und <i>Brachiuræ</i>	271
c) Die Boleo- und Periophthalmen und die Salariiden	272
α) Urogenitalsystem	272
β) Brutpflege	277
γ) Metamorphose	282
2. Die Haut, Hautderivate und die Hautatmung	285
a) Die Landnereiden	286
b) Die <i>Coenobitidae</i>	287
c) Die Blenniiden und Gobiiden nebst allgemeinen Bemerkungen über die Fischeperidermis	288
3. Respirationsorgane	294
a) Die Erdnereiden und <i>Physcosoma lurco</i>	294
b) Die Landerustaceen	296
c) Die Landteleosteer	298
d) Biologisches und Experimentelles über Wasser- und Land- atmung	304
4. Die Locomotionsorgane der neu an das Land angepaßten Tiere . .	324
a) Ortsbewegung der <i>Diopatra</i> und <i>Lycastis</i> art.	324
b) Ortsbewegung der Landerustaceen	327
c) Morphologisches und Physiologisches über die paarigen Flossen der Landgobiiden und der Blenniiden als Landlokomotions- organe	327
5. Die Hautsinnesorgane	332
6. Die Geschmacksorgane	334
7. Die Geruchsorgane	335
a) Die Geruchsantennen der Landerustaceen im Vergleich mit verwandten Wasserformen	339
b) Die Geruchsorgane der Wasserteleosteer im Vergleich mit den Landformen	352
8. Statotonische und Hörorgane	355
a) Stridulationsorgane und Hörorgane bei Landerustaceen . .	356
b) Das statotonische Organ der Landteleosteer	357
9. Die Lichtsinnesorgane	358
a) Die Augen der Landerustaceen	358
b) Die Augen der Landteleosteer	359
α) Akkomodation	359
β) Wahrnehmung von Wellenlängen und das Farbsehen .	367
γ) Stäbchen- und Zapfenverteilung bei den Landteleosteern	376
IV. Das Problem der Vererbung induzierter Eigenschaften und die con- sectutive Adaption	377
A. Der Artbegriff	377
B. Vererbung induzierter Eigenschaften	382
C. Consecutive Adaption	385
D. Experimentelle Beeinflussung von Wasser- oder extrem feucht- häutigen Tieren in der Richtung der Landanpassung	387

Abstammungs- und Vererbungslehre bilden heute eine untrennbare Einheit. Die Vererbungslehre läßt uns einen Einblick in das korrelativ und phasenhaft ablaufende, immer sich wiederholende Reaktionskonstantenspiel der Gene tun. Wir bekommen so einen Begriff, wie alle Individualcyclen einer Art unter gleichbleibenden Bedingungen eine gewisse Konstanz erreichen können. Indessen, das scheint uns nur so, weil wir nur ganz kleine Zeitphasen überblicken und ein Raum- und Zeitsinn uns fast ganz fehlt.

Wir sind außerdem gewohnt, nur die Reifephase als das Tier oder das Individuum anzusehen. In Wirklichkeit ist aber der ganze Lebensablauf von der befruchteten Eizelle bis zum physiologischen Tode des Individuums oder der Individualcyclus in seinen einzelnen Phasen in Betracht zu ziehen. Nur eine Phase des Lebensablaufes, die progressive, läßt uns nun die Realisation der Gene erkennen. Wir müssen also die Frage stellen: wie werden in dieser Phase die Erbanlagen realisiert?

Bei jedem Lebewesen unterscheiden wir ja die tatsächlich realisierten Potenzen oder Gene, die realisierbaren oder latenten, die modifizierbaren und die Reliktgene. Letztere sind solche, deren zugehörige Realisationen unterdrückt werden. Solange nun unverändert nur die realisierten Gene, gewissermaßen die stabilisierten Gene zur Wirkung kommen, haben wir die reinen Cyclenfolgen, also wahre Wiederkehr aller erblichen Merkmale. Werden aber durch irgendwelche Umstände Latenzpotenzen aktiviert oder Gene modifiziert oder Reliktpotenzen wieder mobil, so ändert sich die Art, und wir können von einer Abstammung aus einer Stammform, die für eine gewisse Zeit starre Individualcyclen zeigt, sprechen.

Nun ist es eine der Hauptaufgaben der Biologie, die tatsächliche Realisation der Erbpotenzen näher zu ergründen. Wie der heute nur für Spezialfälle geltende Mendelismus an ganz engbegrenzten Merkmalspaaren entdeckt wurde, so müssen wir auch, wollen wir die Realisation der Gene erkennen, wieder zu relativ einfachen Reaktionen greifen.

I. Die Realisation der Farbgene im Auge und in der Haut vom Meerschweinchen.

Schon immer hat die Realisation des Pigmentes in der Vererbungslehre eine Rolle gespielt. Aus den verdienstvollen Untersuchungen von SCHMALFUSS wissen wir, daß vier Stoffe nötig sind, damit sich eine schwarze Hautfarbe fermentativ bilden kann:

1. eine Farbvorstufe, z. B. das Dioxyphenylalanin (Dopa) = Aminosäure (Chromogen).
2. Sauerstoff,
3. Wasser,
4. ein geeignetes Ferment (oder eine Fermentgruppe).

Sind alle Bedingungen gegeben, so tritt die Grenzfarbe Schwarz ein. Fehlt die Farbstoffvorstufe, so tritt Weiß ein. Außerdem können noch hemmende Stoffe hinzutreten, so daß etwa auch alle Farbtöne von grau möglich werden. Eine große Rolle spielt die Fermentkonzentration, wie experimentell chemisch nachgewiesen werden konnte. Auch in der Natur läßt sich ähnliches beobachten. Bei den jungen Eiern des Kiefernspinners *Dendrolimus pini* L. nimmt die Konzentration des melaninbildenden Fermentes bis zum 10. Entwicklungstag zu. Erst vom 6. Entwicklungstag an ist die Fermentkonzentration so groß, daß p-Oxyphenylalanin (Tyrosin) in Melanin umgewandelt werden kann, während Dopa schon in den ersten Tagen geschwärzt wird. Ein Experiment mit einem Lösungsgemisch von Dopa und Oxyphenylalanin zeigt, daß unter günstigen Bedingungen beide Stoffe tiefschwarzes Pigment bilden, unter ungünstigen Bedingungen liefert nur noch Dopa das Pigment. Ein verdünntes Ferment m/900 Oxyphenylalanin wurde nicht mehr dunkel, dagegen m/145 200 Dopa. Es bildet also hier von zwei Farbstoffen nur der verdünntere das Pigment.

Auch GOLDSCHMIDT ist der wohlbegründeten Ansicht, daß das Gen eine Reaktionskette von bestimmter Geschwindigkeit bedingt. Wie er aus experimentellen Ergebnissen an *Lymantria* ableitet, ist das Entscheidende die Quantität des als Gen bezeichneten Substanzteilchens. »Wir fanden«, sagt GOLDSCHMIDT, »daß das Gen ein Substanzteilchen ist, das Reaktionsketten bedingt (katalysiert), deren Geschwindigkeit seiner Quantität proportional sind, natürlich unter Voraussetzung einer bestimmten Qualität und bestimmter Ausgangsbedingungen und unterworfen den Wirkungen der später neu auftretenden Gesamtbedingungen des Systems.«

Wir wissen weiter aus dem Mendelismus, daß starke Pigmentierung, d. h. dunkles Pigment, dominant über weniger starke oder fehlende Pigmentierung ist. Die Farbgebung wird nun durch feineingespielte Reaktionskonstanten reguliert, sogar so, daß die Auspigmentierung in Etappen erfolgen kann. Wir sehen z. B., daß zuerst das Pigment der Retina und Iris auftritt, bei den Säugetieren z. B. schon lange vor der Entstehung der gefärbten Haare, die Träger des Hautpigmentes sind. Der Augenpigmentfaktor ist also mit dem Hautpigmentfaktor nur zeit-

lich gekoppelt, wie auch die einzelnen Farbtöne gekoppelt sind. Treibt man nun bei homozygoten Meerschweinchenzuchten z. B. engste Inzucht, so erhält man zunächst vereinzelte Albinos: Tiere ohne Augen- und Hautpigment. Ihnen fehlen nicht die vollen Farbgene, sondern nur die Fermentaktivität, um das Melanin in Erscheinung treten zu lassen. Züchtet man nun mit diesen Stämmen, in denen Albinos entstehen, weiter unter Ausschluß der Albinos, so erhält man, allerdings zuerst nur ganz vereinzelt, weiß-blaßgelbe Männchen mit nur einem Anflug von Hautschwarz und roten Augen, d. h. nur das Gen Gelb ist noch voll vorhanden mit seiner zugehörigen, aber abgeschwächten Fermentkonzentration. Züchtet man nun weiter, so bekommt man allmählich auch derartige Weibchen und dann auch Tiere, die wieder das Gen für Gelb und das Schwarz-Gen, zuerst schwach, allmählich stärker bekommen. Ist man soweit gekommen, so bekommt man schließlich immer normaler ausgefärbte Tiere, bezüglich Augen- und Gesamtfärbung. Das weitere ergibt sich aus den beigegebenen Zuchtregistern und dem folgenden Erbschema, sowie den Abb. 1—3 auf Tafel III, wozu die Farbskala Taf. IV, Abb. 4a—d und 5 α — δ zu vergleichen ist. Die allmähliche Pigmentierung der Augen zeigen die Bilder Taf. III, Abb. 1, 2, 3b.

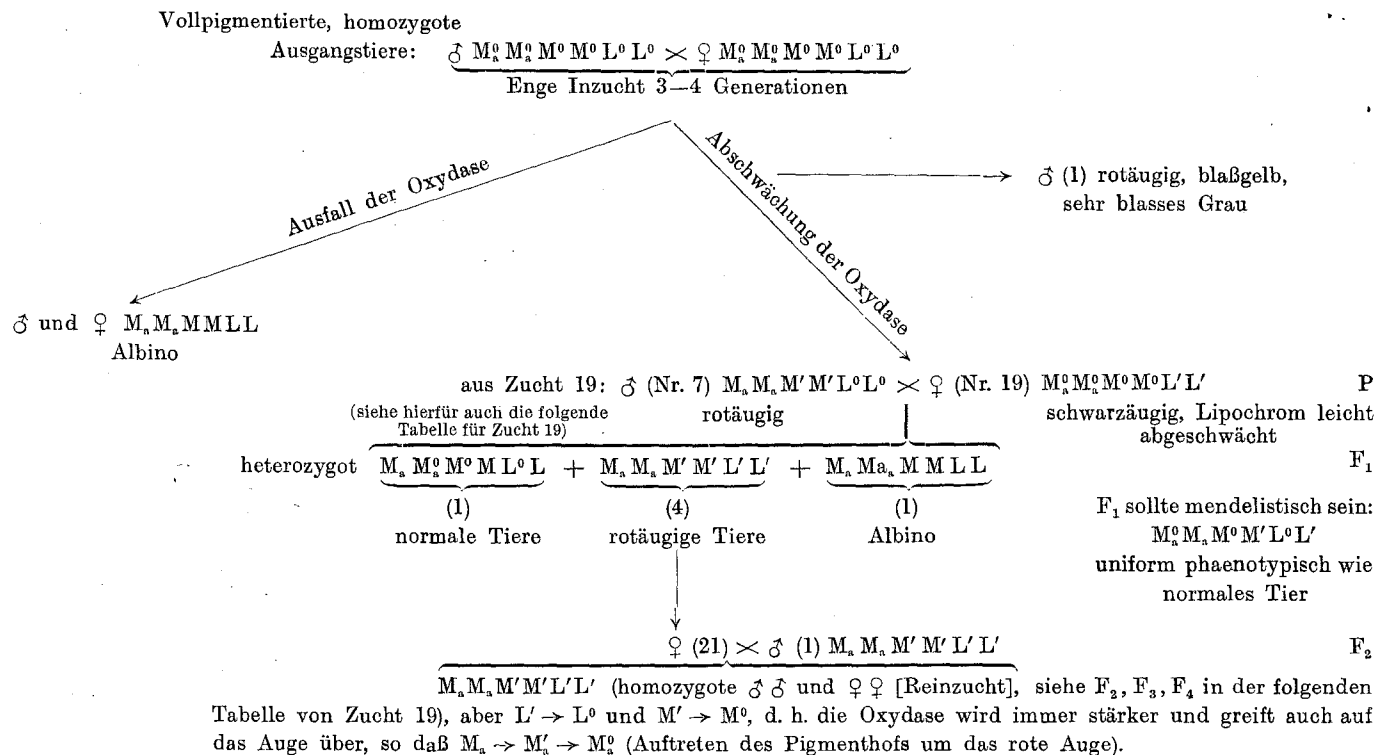
Erbformel der Meerschweinchenzuchten.

M ⁰	Augenmelanin (Chromogen) mit Oxydase	schwarzäugig
M _a	» » ohne «	rotäugig
M ⁰	Hautmelanin (Chromogen) mit Oxydase.	schwarze Haare
M'	» » » » abgeschwächt	grau bis schwarz aller Töne
M	» » ohne »	weiße Haare
L ⁰	Hautlipochrom (Chromogen) mit Oxydase.	rötlichgelbe-braune Haare
L'	» » » » abgeschwächt	blaßgelb-braun aller Töne
L	» » ohne »	weiße Haare

Es ist M_a → M⁰ → L⁰ zeitlich gekoppelt (tritt in dieser Reihenfolge in verschiedenen aufeinanderfolgenden Entwicklungsphasen auf) und diese Koppelung läßt sich sprengen.

Die feineren Übergänge zwischen M und M⁰, bzw. L und L⁰ wurden in den Erbformeln nicht berücksichtigt, sie sind aus den phaenotypischen Tabellen zu ersehen. Der Übergang zwischen M_a und M⁰ (Pigmenthof um rotes Auge) wurde auch dort nicht dargestellt, weil er sich exakt nur an Schnittserien fassen läßt, die noch nicht voll ausgewertet sind.

Das Erbschema ist nur als vorläufig anzusehen, um die Unterschiede zum Mendelschema aufzuweisen. Das Verhalten der Oxydase läßt sich nämlich garnicht genau in das Schema der Reinheit der Gameten einpassen, trotz der daraufhin angestellten Versuche von SCHMALFUSS.



Eine weitere Zucht ergab:

P ♂ (Nr. 40) $M_a^0 M_a M^0 M L^0 L^0$ × ♀ (13) $M_a^0 M_a^0 M^0 M^0 L^0 L^0$
F₁ $M_a^0 M_a^0 M^0 M L^0 L^0 + M_a M^0 M M^0 L^0 L^0$
3 schwarzäugig, normal pigmentiert. 2 rotäugig! Pigmentierung geschwächt!

Zucht 19 (zu Seite 217).

Sed ♀ 20 18. XI. 25				Raa ♀ 21 18. XI. 25		
Rcδ × ♂ 7 +	Sed × ♂ 76 +	R b/c β/γ × ♂ 98 +	R a/b β/γ × ♂ 97 +	Raa × ♂ 1 +	Sed × ♂ 76 +	>
↓	↓	↓	↓	↓	↓	
Sed ♂ 76 + 27. V. 26	Sed ♂ 107 + Sed ♀ 108 + 3. XI. 26	Rcδ ♂ 161 + 9. V. 27	Sed ♂ 216 + Sed ♀ 217 + Albino ♀ 218 + 13. VII. 27	Rb β/γ ♀ 89 + R a/b α/β ♀ 90 9. VIII. 26	R c/d δ ♂ 114 + Rc ♀ 116 + R a/b α ♀ 115 8. XI. 26	♂ 11 ♀ 118
				R b/c β/γ × ♂ 98	R b/c β/γ × ♂ 98	
				↓	↓	
				R b/c γ ♂ 155 ♀ 157 + Rbδ ♀ 156	Ra γ/δ ♀ 174 11. V. 27	7. V. 27
				R b/c γ × ♂ 155	R b/c γ × ♂ 155	
				↓	↓	
				Rb + c γ/δ ♂ 261 10. II. 28 R c/d γ ♂ 293 Rdγ ♂ 294 Rc/d γ/δ ♀ 292	Rdδ ♀ 255 + Ray ♀ 256 +	16. IV. 1928 7. II. 28

Zeichenerklärung: R=rotäugig, S=schwarzäugig, a—e Stufen der Grau-Schwarzska (e=schwarz), α—δ St Farbtönungen angegeben durch Bruchzeichen z. B. a/b. Vorhandensein zweie

♀ 19 × ♂ 7 +
Se β/γ *Rcδ*
 1922 1923

	<i>Rb γ/δ</i> ♀ 22 18. XI. 25				<i>R</i> ♀ 34
	<i>Seδ</i> × ♂ 76 + ↓ <i>Albino</i> ♂ 117 + <i>Rb γ/δ</i> [.26 ♀ 118 + 12. XI. 26	<i>R b/c β/γ</i> × ♂ 98 ↓ <i>R ??</i> ♂ 212 + <i>Albino</i> ♀ 215 + <i>R ??</i> ♂ 213 + <i>R c/d γ/δ</i> ♂ 214 + 3. VII. 27	<i>R b/c γ</i> × ♂ 155 ↓ <i>Rd γ/δ</i> <i>Rcγ</i> 7. II. 28 <i>Rc γ/δ</i> <i>Rcγ</i> <i>Rc/d γ/δ</i> ♀ 252 ♀ 253 ♀ 254 ♀ 290 ♀ 291 16. IV. 28	<i>Rac</i> × ♂ 1 + ↓ <i>Rbα</i> ♀ 75 + 16. V. 26	
[.27					
[.28					

, α—δ Stufen der Gelb-Braunskala (siehe Tafel IV), Fehlen einer Kategorie = Fehlen der Farbe bei
 sein zweier verschiedener Tönungen derselben Kategorie angegeben durch +, z. B. *b* + *c*. Daten = Gebu

<i>R a/β</i> ♀ 34 27.I.26			<i>Albino</i> ♂ 35 +	<i>Rcd</i> ♀ 36 + 27.I.26	<i>F₁</i>
<i>Raα</i> × ♂ 1 + ↓ <i>Rbα</i> ♀ 75 + 16.V.26	<i>Rα</i> × ♂ 69 ↓ <i>Ra/b α</i> ♂ 132 7.XII.26 <i>Rβ</i> ♀ 152 7.II.27	<i>R b/c β/γ</i> × ♂ 98 + ↓ <i>Rcd</i> ♀ 241 — 10.VIII.27 — <i>Rbγ</i> ♀ 242			<i>F₂</i>
		<i>R a/b γ/δ</i> × ♂ 179 ↓ <i>Rc</i> ♀ 278 — <i>R b + c, γ</i> ♀ 279 17.II.28			<i>F₂</i>

in der Farbe beim Tier, Vorhandensein oder Fehlen von Weiß wurde nicht berücksichtigt. Übergänge der
2. Daten = Geburtsdaten. + = gestorben, Zahlen = Protokollnummer des Tieres.

♀ 19 × ♂ 7 +
Se β/γ *Rc δ*
 1922 1923

<i>Sed</i> ♀ 20 18.XI.25				<i>Rac</i> ♀ 21 18.XI.25		<i>Rb γ/δ</i> ♀ 22 18.XI.25				<i>Ra α/β</i> ♀ 34 27.I.26	
<i>Rc δ</i> × ♂ 7 +	<i>Sed</i> × ♂ 76 +	<i>R b/c β/γ</i> × ♂ 98 +	<i>R a/b β/γ</i> × ♂ 97 +	<i>Rac</i> × ♂ 1 +	<i>Sed</i> × ♂ 76 +	<i>Sed</i> × ♂ 76 +	<i>R b/c β/γ</i> × ♂ 98	<i>R b/c γ</i> × ♂ 155		<i>Rac</i> × ♂ 1 +	<i>Ra</i> × ♂ 6
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
<i>Sed</i> ♂ 76 + 27.V.26	<i>Sed</i> ♂ 107 + <i>Sed</i> ♀ 108 + 3.XI.26	<i>Rc δ</i> ♂ 161 + 9.V.27	<i>Sed</i> ♂ 216 + <i>Sed</i> ♀ 217 + <i>Albino</i> ♀ 218 + 13.VII.27	<i>Rac</i> ♀ 89 + <i>R a/b α/β</i> ♀ 90 9.VIII.26	<i>Rc δ</i> ♂ 114 + <i>Rc</i> ♀ 116 + <i>R a/b α</i> ♀ 115 8.XI.26	<i>Albino</i> ♂ 117 + <i>Rb γ/δ</i> ♀ 118 + 12.XI.26	<i>R ??</i> ♂ 212 + <i>Albino</i> ♀ 215 + <i>R ??</i> ♂ 213 + <i>R c/d γ/δ</i> ♂ 214 + 3.VII.27	<i>Rd γ/δ</i> ♀ 252 7.II.28 ♀ 253 <i>Rc γ/δ</i> ♀ 254 <i>Rc γ</i> ♀ 290 16.IV.28 <i>Rc/d γ/δ</i> ♀ 291		<i>Rac</i> ♀ 75 + 16.V.26	<i>Ra/b</i> ♂ 132 7.II.28 <i>R β</i> ♀ 152 7.II.28
				<i>R b/c β/γ</i> × ♂ 98 ↓ <i>R b/c γ</i> ♂ 155 ♀ 157 + <i>Rb δ</i> ♀ 156 7.V.27	<i>R b/c β/γ</i> × ♂ 98 ↓ <i>Ra γ/δ</i> ♀ 174 11.V.27						
				<i>R b/c γ</i> × ♂ 155 ↓ <i>Rb + c γ/δ</i> ♂ 261 10.II.28 <i>Rc/d γ</i> ♂ 293 <i>Rd γ</i> ♂ 294 <i>Rc/d γ/δ</i> ♀ 292 16.IV.1928	<i>R b/c γ</i> × ♂ 155 ↓ <i>Rd δ</i> ♀ 255 + <i>Ra γ</i> ♀ 256 + 7.II.28						

Zeichenerklärung: *R*=rotäugig, *S*=schwarzäugig, *a-e* Stufen der Grau-Schwarzska (e=schwarz), *α-δ* Stufen der Gelb-Braunska (siehe Tafel IV), Fehlen einer Kategorie = Fehlen der Farbe beim Tier, Farbtönungen angegeben durch Bruchzeichen z. B. *a/b*. Vorhandensein zweier verschiedener Tönungen derselben Kategorie angegeben durch +, z. B. *b + c*. Daten = Geburtsdaten.

$\times \delta 7 +$ <i>Rcd</i> 1923				P					
<i>Rb γ/δ</i> 18. XI. 25		<i>R α/β</i> ♀ 34 27. I. 26			<i>Albino</i> ♂ 35 +		<i>Rcd</i> ♀ 36 + 27. I. 26	F ₁	
		<i>Rαα</i> $\times \delta 1 +$	<i>Rα</i> $\times \delta 69$	<i>R b/c β/γ</i> $\times \delta 98 +$					
		↓	↓	↓					
<i>Rd γ/δ</i> 7. II. 28	<i>Rc γ/δ</i> ♀ 253	<i>Rcγ</i> ♀ 254	<i>Rc/d γ/δ</i> ♀ 290	<i>Rbα</i> ♀ 75 + 16. V. 26	<i>Ra/b α</i> ♂ 132 7. XII. 26 <i>Rβ</i> ♀ 152 7. II. 27	<i>Rcd</i> ♀ 241	10. VIII. 27	<i>Rbγ</i> ♀ 242	F ₂
		16. IV. 28							
				<i>R a/b γ/δ</i> $\times \delta 179$					
				↓					
				<i>Rc</i> ♀ 278	<i>R b + c, γ</i> ♀ 279	17. II. 28			F ₃

d IV), Fehlen einer Kategorie = Fehlen der Farbe beim Tier, Vorhandensein oder Fehlen von Weiß wurde nicht berücksichtigt. Übergänge der Kategorie angegeben durch +, z. B. b + c. Daten = Geburtsdaten. + = gestorben, Zahlen = Protokollnummer des Tieres.

15 ♀ 15 + *Sd* XII.1924 × ♂ 7 + *Rcd* 1923 P

6.III.26 ♀ 43 <i>Ra/β</i>	6.III.26 ♀ 44 <i>Rγ/δ</i>	6.III.26 ♀ 45 <i>Sea</i> +	F ₁
------------------------------	------------------------------	-------------------------------	----------------

<i>Ra/b β/γ</i>	× ♂ 114 + <i>Rc/d δ</i> ↓ ♀ 248 <i>Rα</i> ♀ 249 <i>Rδ</i> ♂ 250 <i>Rdδ</i>	× ♂ 179 <i>Ra/b γ/δ</i> ↓ ♂ 280 <i>Rcd</i> ♀ 281 <i>Rδ</i> ♂ 282 + ♀ 283 <i>Rcd</i>	25.VIII.27 4.III.28 F ₂
-----------------	--	--	--

10 *Rdδ*
Rdδ } 22.III.28
Rγ/δ
F₃ht 18 ♀ 18 + *Sed* 1925 × ♂ 1 + *Raa* XII.1924 P♀ 74 + *Sed* 12.V.26 F₁× ♀ 98 + *Rb/c β/γ*
 ♀ 193 + *Sed*
 ♀ 195 + *R? δ*
 ♀ 194 *Rb/c δ*
F₂× ♂ 204 *Rb/c δ*

♀ 257 + <i>Rba</i>	♂ 297 <i>Rcy</i> ♀ 298 <i>Rb+c γ</i>	21.IV.48 F ₃
♀ 258 <i>Rδ</i>		
♀ 259 <i>Rdδ</i>		
♀ 260 <i>Rc/d γ/δ</i>		

ht 19 ♀ 19 *Se β/γ* 1922 × ♂ 98 *Rb/c β/γ* 29.IX.26 P

87 <i>R??</i> 18.V.27	♀ 188 <i>Rdδ</i> 18.V.27	♀ 189 <i>Rb/c δ</i> 18.V.27	F ₁
-----------------------	--------------------------	-----------------------------	----------------

× ♂ 205 *Rc γ/δ*
 ♂ 270 *Ra/b α*
 ♂ 268 *R??*
 ♂ 269 *Rd γ/δ*
 ♀ 267 *Rcy*

16.II.28

× ♂ 205 *Rc γ/δ*

12.II.28	21.IV.28
♀ 264 <i>Albino</i>	♀ 299 <i>Albino</i>
♂ 265 <i>Albino</i>	♂ 300 <i>Rc γ/δ</i>
♂ 266 <i>Rb δ</i>	♀ 301 <i>Rc/d γ/δ</i>

F₂

GREGORY und IBSEN (1926) haben in einer Kreuzung ♀ »red-eyed, orange« × ♂ »pink-eyed« in F_1 zur Hälfte dunkeläugige, zur Hälfte aber Tiere mit roten Augen erzielt, die oben am Rande der Pupille schwarzes Pigment aufwiesen. Sie halten das für eine neue Farbmutation (salmon-eyed), die auf ein einziges Gen (*sm*) zurückzuführen sei und im Erbgang einen singulären Fall im Tierreich darstelle. Wir ersuchen aus meinen Befunden, daß dieser Fall mit Mutation gar nichts zu tun hat. Der wesentliche Beweis nun dafür, daß es sich nicht um ein Zutagetreten von rezessiven Faktoren infolge der Inzucht handelt, liegt darin, daß bei den Inzuchtskreuzungen der 6.—8. Generation durchwegs wieder eine Zunahme der Pigmentierung erfolgt, so daß sich ein neues Gleichgewicht bildet, das anfänglich durch die Inzucht gestört war.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß Gene Reaktionskonstanten sind, wie das HERBST theoretisch begründet hat, die zeitliche Begrenztheit haben. Es werden also nicht Eigenschaften vererbt, sondern die Fähigkeit, Eigenschaften in einer Zeiteinheit zu realisieren, und zwar durch allgemeine, uns für diesen Fall bekannte Abläufe im belebten Organismus (Fermentkonzentration) und zugehörige Farbvorstufe (Chromogen) nach SCHMALFUSS.

Das möge kurz noch ein anderes Beispiel erläutern.

II. Die Realisation der Gene bei der Geschlechtsumkehr von *Xiphophorus helleri*.

Bei *Xiphophorus helleri*, einem lebend gebärenden Zahnkärpfling, werden alle gesunden alten Weibchen zu Männchen (s. Taf. IV, Abb. 6a—e). Kreuzt man diese mit jungen Weibchen, so ergibt sich folgendes:

Alle Tiere der F_1 -Generation (geworfen am 12./13. IX. 25) zeigen bis zur Geschlechtsreife weiblichen Charakter ohne eine Ausnahme. Am 17./18. I. 26 hatte ich einen zweiten Wurf, der auch rein weiblich war (40 Tiere). Bei normalen Würfen setzt mit 8 bis 9 Wochen und 3 cm Länge die äußerlich sichtbare Geschlechtsdifferenzierung ein.

Bei *Xiphophorus* habe ich bisher in 16 Würfen mit 220 Tieren nur Weibchen in der F_1 -Zucht beobachtet, was folgendermaßen zu erklären ist (unter der Annahme, daß bei Fischen das weibliche Geschlecht homogamet ist):

P. *Xiphophorus helleri* Weibchen $\rightarrow$ Männchen $\times$ *Xiphophorus helleri*
 Weibchen (schon in Umwandlung
 oder normal)

$n + 2x$

$n + 2x$

F_1

Weibchen: $n + 2x$

Bei dem ersten Wurf am 12./13. IX. 25, der bis Anfang Februar rein weiblich differenziert war, ließ sich nun beobachten, daß zunächst ein Tier (dem bis zum 13. IV. 26 drei weitere Tiere folgten), sich umzuwandeln begann. Das erste umdifferenzierte Weibchen war Ende Februar geschlechtsreif, zwei andere bis Ende März 1926. (Eins wurde zwecks Untersuchung abgetötet und konserviert.) Durch das geschlechtsreife Umwandlungsmännchen war es nun auch möglich, F_2 -Generationen zu erzielen. Den ersten derartigen Wurf habe ich am 5./6. III. 26 bekommen. Weitere zahlreiche Würfe wurden bis 1928 beobachtet, da die F_1 -Weibchen zum Teil sehr fruchtbar sind. Die aus 5—6 Monate alten Weibchen herausdifferenzierten Männchen sind sehr wohl von normaldifferenzierten Männchen zu unterscheiden, da die Körperformen plumper sind, vor allem der größte dorsoventrale Durchmesser größer ist als bei normalen Männchen.

Merkwürdigerweise waren nun alle F_2 -Tiere zunächst indifferent. Erst im Herbst 1927 setzte die Differenzierung zu Männchen ein, die bis heute, Juni 1928, also über 2 Jahre andauert. Nur wenige Tiere wurden als Weibchen geschlechtsreif, so daß ich die erste spärliche Nachzucht im August 1927 bekam. Die Tiere gingen aber ein. Seit April 1928 habe ich F_3 -Tiere, die nach einer Periode der Stagnation, wenn auch verzögert, heranwachsen. Wie sie sich geschlechtlich differenzieren werden, steht noch dahin. Ein Schema der Differenzierungen sei hier beigelegt (Abb. 1).

Es ergibt sich, daß wir auch bei Störung der geschlechtlichen Reaktionskonstanten einen Weg frei bekommen, um ihren Ablauf kennen zu lernen.

Die Kräfte, die im werdenden Organismus wirken, um Gene zu realisieren, wollen wir nun einmal Potenzen nennen. In jedem Reifestadium eines Individualcyclus haben wir daher, wie schon flüchtig angedeutet, 1. die realisierten Potenzen, 2. die rudimentären Potenzen, 3. die latenten Potenzen, 4. die Relictpotenzen und 5. die modifizierbaren oder prospectiven Potenzen. Diese letzteren zu studieren, müssen wir nun andere Wege einschlagen als bei der Analyse der Realisation eines Genes in einem bestimmten Individualcyclus.

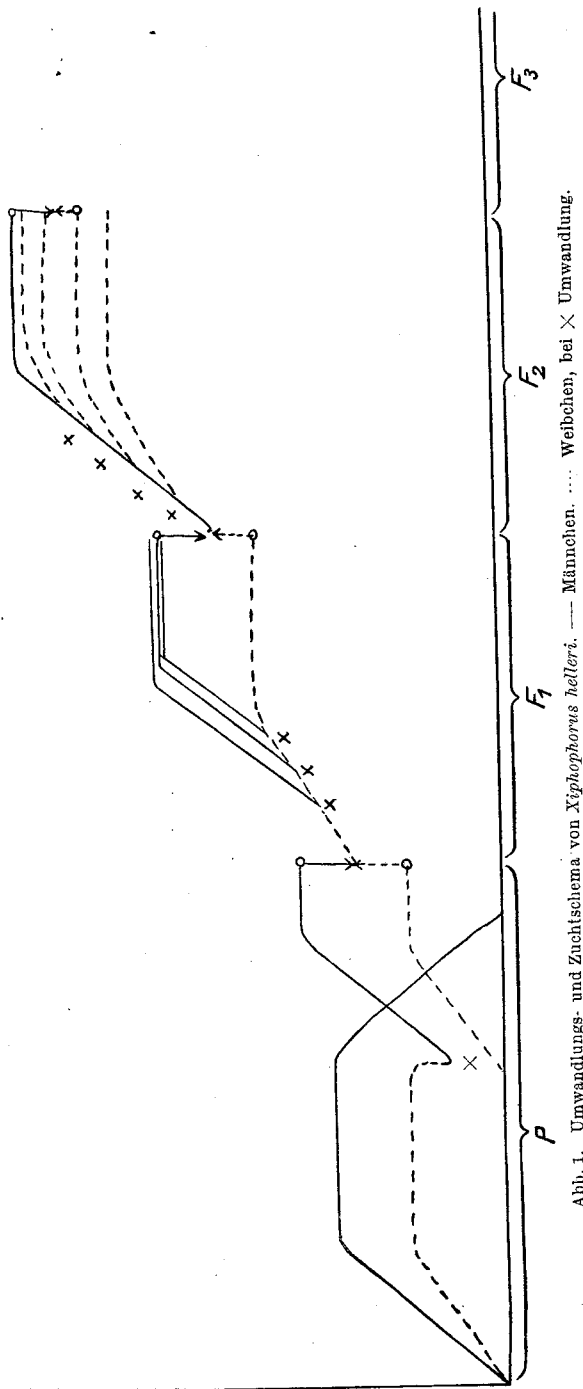


Abb. 1. Umwandlungs- und Zuchtschema von *Xiphophorus helleri*. --- Männchen. Weibchen, bei $\times$ Umwandlung.

In dem Individualcyclus gehen wir im Vererbungsexperiment immer von etwas Festem aus; die Vererbungssetze sind ohne sogenannte gute Arten oder feste Merkmale nicht zu denken. Solche gibt es aber nur unter gleichen Außen- und Innenfaktoren, die bei einseitig differenzierten Formen unter dem Zwang der dauernd einwirkenden, gleichartigen Beeinflussung gegeben sind. Das ist im Extrem nur bei zellkonstanten Tieren der Fall. Überall aber, wo Tiere unter günstigen Lebensbedingungen in ständig sich verschiebende Umweltfaktoren versetzt werden, beginnt die Art wieder fließend zu werden. Es gibt ja eigentlich keine Arten, sondern nur Ketten von Individualcyclen, die eine Zeitlang aus gleichen Gliedern bestehen, bis diese gesprengt oder allmählich in etwas Neues

überführt werden. Alle Forschungsrichtungen in der Biologie führen ja schließlich auf das Formenbildungsproblem, also zur Analyse der vorgenannten Potenzen.

III. Die Realisation von neuen Genen beim Übergang von Wasser- zu Landtieren.

Die Möglichkeit, dem Problem der Artbildung näher zu kommen, ergibt sich am leichtesten in geologisch jungen Ländern mit ständig wechselnden Umweltfaktoren, Nahrungsüberfluß und günstigem tropischen Klima, wie wir es etwa in den verschiedenen alten, tertiären, tropischen Inseln Niederländisch-Indiens verwirklicht sehen.

A. Die Umweltzustände der Küsten in Java im Vergleich mit Sumatra und die Biologie der sie charakterisierenden Tiere.

Im Sundaarchipel hat seit dem Oberkarbon wohl stets eine Inselwelt bestanden, wie die Versteinerungen zeigen. Die heutigen Inseln sind jedoch post-eozän, häufig sogar postmiozän und stehen in Verbindung mit den mächtigen vulkanischen Ausbrüchen des Tertiärs. Die folgende Tabelle (S. 222) mag das erläutern.

Wie Sumatra, so war auch Java zur Zeit der Trias- und Juraperiode trockenes Land und stand in Verbindung mit Asien. Zur Kreidezeit wurde ein Teil von Java unter Wasser versenkt. Im Eocän und Oligocän dauert das Untertauchen fort bis schließlich, wie die Versteinerungen ausweisen, der größte Teil unter Wasser stand. Im älteren Tertiär waren Java, Sumatra und Bali miteinander verbunden. Durch Verwerfung entstanden dann die Sundainseln und die Balistraße und zunächst mindestens acht einzelne Inseln. Dann kamen wieder neue Faltungen und Erhebungen, oft bis zu 900 m und wahrscheinlich noch einmal eine Landverbindung mit Asien. Bei dieser Gelegenheit sind auch die Landtiere eingewandert.

Heute nimmt das Jungtertiär 38% der Oberfläche ein, junges Vulkangestein (Trachyt, Leucitphonolith, Leucitbasalt, junger Andesit) 27,6%, Quartär 33,4%. Das Miocän von Java hat nach VERBEEK eine große Mächtigkeit. Es gliedert sich in Alt-, Mittel- und Jungmiocän.

Im Altmiocän wird ganz Java bis auf einige Vulkanspitzen überströmt; dann tritt wieder Vulkanismus ein, und Absetzungen in Dicke von mehreren tausend Metern werden als Folge beobachtet. Als Resultat können wir eine langgestreckte Insel entsprechend der südlichen Hälfte des jetzigen Javas feststellen.

Java.

Erdperiode	Senkung	Hebung
Trias		Trocknes Land
Kreide	teilweise unter Wasser	
Eocän	weiter unter Wasser	
Oligocän	zum größten Teil unter Wasser	
Alt-Miocän	bis auf einige Vulkanspitzen mit Wasser bedeckt. Vulkanabsetzung. Dicke mehrere tausend Meter →	Südjava
Mittel-Miocän		Denudation, wenig Vulkanismus
Jung-Miocän	zum großen Teil unter Wasser, 200 m Kalk und Mergel. 7—8 Inseln zu geringer Höhe abgespült. Plateaus →	dann Hebung, 800—1000 m neues Südjava. Tiefe Flußtäler
Pliocän	Meer dringt in Täler ein, überflutet die Küste, durch Vulkanismus Hebung, so →	Nordjava, Verbindung mit Sumatra und Asien
Pleistocän		Tiere wandern aus Asien ein. Moraste bilden sich im Norden
Holocän	Senkung u. Landunterbrechung mit Sumatra	Alluviale nördliche Küste nimmt zu

Im Mittelmioecän lagern sich besonders Flußsedimente ab. Daneben haben wir mächtige Denudation und wenig Vulkanismus.

Im Jungmiocän erfolgt wieder eine Senkung, der größte Teil des damaligen Javas war unter Wasser, Absetzungen von Kalk und Mergel in 260 m Dicke waren die Folge. Nur folgende Inseln ragten heraus: Südbantam, Nordwestpreanger, Djampang koelan, Südostpreanger, Lohoeolgebiet, Südgebirge zwischen Djokja und Solo, Südmadioen, Südpasaroean, Südbesoeeki. Diese werden bis zu einer geringen Höhe abgespült und sind noch heute gut zu erkennen. Die Inseln wurden dann wieder durch Vulkanismus um 800—1000 m gehoben, so entstand eine neue Südjavainsel, die durch tiefe Flußtäler ausgezeichnet war.

Im Pliocän strömt die See in die Täler ein und überflutet die Küste der Südjavainsel. Dazu kommen neue vulkanische Erhebungen im Norden, darunter Bantam, Lembang, Semarang, Soerabaja und der nördliche Bergrand von Java. Sie wurden die Ursache, daß Bali,

Madoera und Java mit Sumatra an das asiatische Mutterland herangebracht wurden. Borneo war sogar seit dem Eocän mit Asien verbunden.

Tiere wie: Elefanten, Stegodon, Mastodon, Nilpferde, Rhinocerus, Bantengs, Hirsche, Tiger, Schweine wanderten ein. In den Morasten hausten Krokodile und der *Pithecanthropus erectus*.

Starke Abspülungen durch Regen und Flüsse schufen Nordjava, eine Ebene, die in die Mangrove überging. Das Pleistocän überdeckt so Pliocän.

Dann setzt wieder Vulkanismus ein mit Überflutung durch die See und Bildung der gegenwärtigen Inseln. Im Holocän ergibt sich so eine höhere See als heute. Dann erfolgt wieder eine leichte Hebung verbunden mit Denudation der Flüsse, wodurch die Küste weiter in die See hinausgeschoben wurde. So entstanden die weiten alluvialen Flächen. Der Boden ist heute auch noch nicht zur Ruhe gekommen, was häufige Erdbeben und Vulkanismus beweisen. Große Flächen des Tertiärs sind durch junge vulkanische Massen und Sedimente bedeckt.

So junge Inseln wie Java und Sumatra sie darstellen, auf denen heute noch sich so große Veränderungen abspielen, mußten natürlich biologisch von jeher großes Interesse erwecken. Man betrachte einmal das Alluvial der Nordküste Javas (Taf. V, Abb. 7a) oder der Ostküste Sumatras (Taf. V, Abb. 7b). In NW-Java wird durch die mächtigen Flüsse, namentlich während der Regenzeit (1002 mm Monatsmaximum im Februar; 3000 mm Jahresmittel an der Küste; im Vergleich hat Tübingen 679 mm Jahresmittel) ständig neues Land angeschwemmt, wobei die Korallenbänke überlagert werden. Die Flüsse auf diesen jungen Inseln führen nicht etwa mehr oder weniger klares Wasser wie bei uns, sondern sie sind tief braun-gelb: ein Gemisch von Wasser, Sedimenten und Kolloiden. Die Flußtäler machen einen durchaus jungen Eindruck, sie sind tief ins Land eingeschnitten mit steilen Ufern, die unbewachsen sind. Die Kulturen sind Schwemmkulturen, besonders was die Hauptnahrungspflanze, den Reis, anbetrifft. An der Küste nun wird stets Schwemmland angegliedert, jährlich an manchen Stellen in etwa 23 m Breite, und sogar mehr (nach JUNGHUHN). Ein dicker Schlammgürtel bedeckt daher die Küste. Hier sind es nun die eigenartigen Salzpflanzen, die Mangroven, die als Pioniere weit ins Meer sich aussamen, teils vivipar, teils durch Schwebefrüchte, und dort den Schlamm festigen. Durch ihren hohen osmotischen Druck sind die Mangrovepflanzen imstande, auch im Meerwasser H_2O aufzunehmen, außerdem können sie Salz auf den Blättern ausscheiden (Abb. 2, 3, 7).

Hier in diesem werdenden Lande unter der tropischen Sonne (mittlere Temperatur 27°C) ist es nun interessant zu beobachten, wie



Abb. 2. Buschmangrove der Zone II bei Ebbe (Karte 4b), bei Flut teilweise unter Wasser.

die Tierwelt sich den dauernd wechselnden Umweltverhältnissen anpassen mußte und noch dauernd in Anpassung begriffen ist.



Abb. 3. Rechtes Ufer des 1. Fischkanals (s. Karte Abb. 4) bei Flut. Auf dem liegenden Baumstamm sieht man vor dem Wasser geflüchtete Ocypoden.

Nähert man sich z. B. bei Batavia dem Strande, so fallen schon kilometerweit vorher spitzkegelige Erdhügel auf mit einer runden Öffnung an der Spitze. In ihnen wohnen große Ocypoden, die Mangrovekrabben (»rote Krabbe«, Abb. 4 b), weitgehend angepaßte Landtiere, die während der Flut in der Flucht vor dem herannahenden Wasser ihre Erdhöhlen verlassen und auf die Bäume klettern. Oft sieht man sie zu Hunderten auf einem Strauche sitzen (Abb. 3). Kommt man noch näher an das Meer, so gewahrt man am Rande der Ebbezone die *Gelasimus*-oder Meerarten der Winkerkrabben, die ein höchst eigenartiges buntes Bild gewähren. In ihnen haben wir Krebse vor uns, die als amphibische Tiere bezeichnet werden können. In den zuführenden Kanälen oder Flüssen und am Rande des Meerwassers fallen uns als charakteristische Tiere die Schlamm- und Landfische auf, die *Boleophthalmen* und die *Periophthalmen*, die verschiedene Grade der Anpassung an das Land zeigen. Allen diesen Tieren ist eine ausgezeichnete Entwicklung der Sinnesorgane, besonders der Augen, gemein, erklärlich dadurch, daß sie in ihrem Milieu, an das sie sich erst anzupassen beginnen, ganz andere Formen der Nahrungsumwelt besitzen und daß sie sich in ganz anderer Weise vor den Feinden schützen müssen. Die Erforschung der Biologie dieser werdenden Landtiere ist allerdings mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Der Boden an der Küste besteht aus einem sehr zähen, weichen Schlamm, der oft nur mit einer wenig festen, trügerischen Kruste bedeckt ist. Es kann geschehen, daß man unvermutet einsinkt und dann sehr schwer wieder herauskommt. Auch wimmelt es von Schlammsschlangen (*Hydrophis*-Arten), die sehr häufig giftig sind. Noch beschwerlicher ist die Untersuchung der mit Wasser bedeckten Strandzone, weil auch hier tiefer, weicher Schlamm vorhanden ist. Man muß erst Übung bekommen, um sich hier wie ein eingeborener Fischer bewegen zu können. Wir hatten es uns zur Aufgabe gemacht, diese Zonen auf ihre Charaktertiere und ihre Lebensbedingungen hin festzulegen.

Wir hatten schon die Strandkrabbenzone, die Winkerkrabbenzone und die *Periophthalmen*zone erwähnt (Abb. 4 a bis c). Kommen wir nun tiefer in das Wasser, dort, wo das Land nicht mehr bei Ebbe vom Wasser entblößt wird, so finden wir als Leittiere eigenartige Röhrenanneliden, *Diopatra*-Arten, die Raubtiere sind und vier Paar gegliederte Extremitäten aus ihren vorderen Parapodien entwickelt haben, so daß der Weg gewiesen ist, wie etwa aus Polychaeten die Arthropoden herausdifferenziert worden sind.

Merkwürdigerweise können die Schlammanneliden auch als halb-amphibische Tiere leben. In den Mangroven bei Singapore fanden wir sie in der Ebbezone ganz außerhalb des Wassers in der Ebbezeit. In

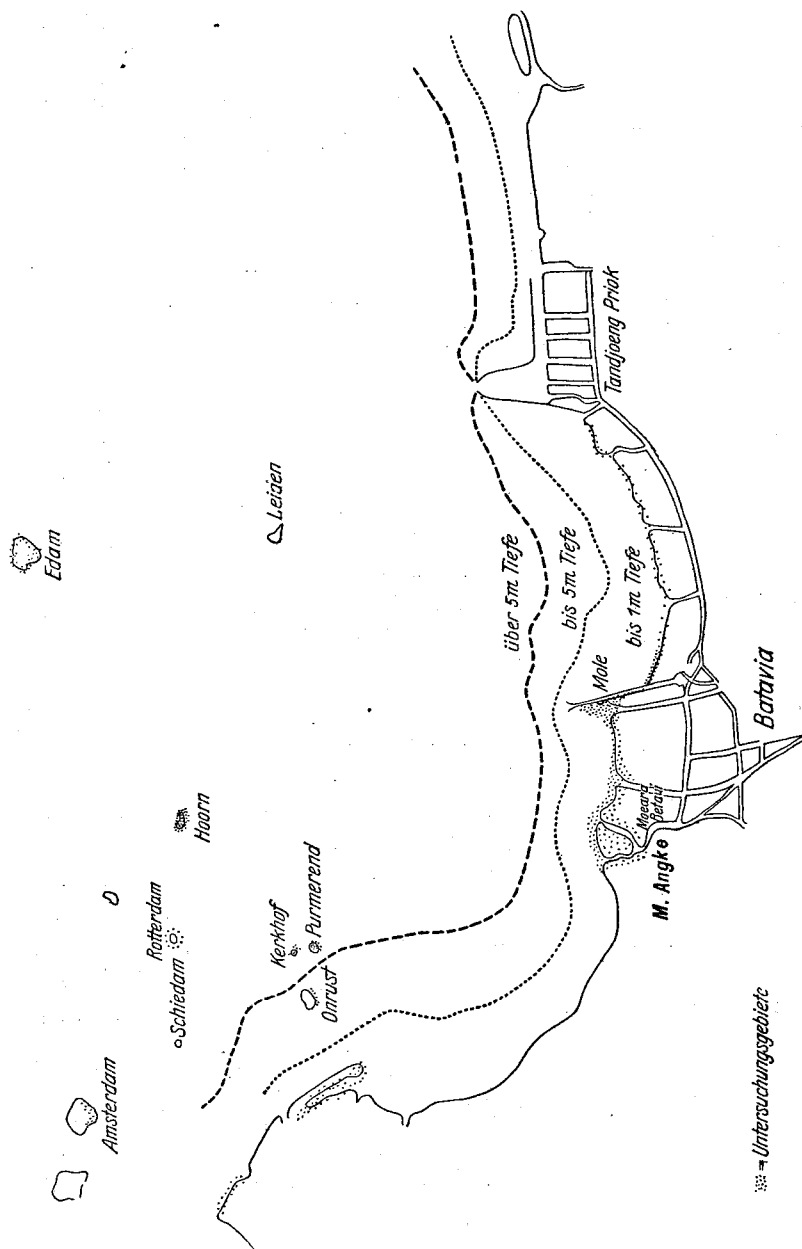


Abb. 4a. Übersichtskarte der Bucht von Batavia mit vorgelagerten Inseln. (Bezüglich der weiteren geographischen Einordnung dieser wie auch aller folgenden Geländeskizzen vergleiche man eine größere Karte von Niederländisch-Indien oder die geologischen Karten Taf. V, Abb. 7a und b.)

Sumatra endlich bei Belawan fanden wir Polychäten (*Nereis*-Arten) als typische Erdtiere außerhalb des Wassers, wie wir dort auch überraschenderweise *Physcosoma lurco* als Landtiere antrafen. Wir können

also hier einen Übergang von Meer- zu Landtieren beobachten, erzwungen offenbar durch die allmähliche Vorschiebung des Landes in das Meer. Dazu ist natürlich eine große Anpassungsfähigkeit der Tiere nötig und

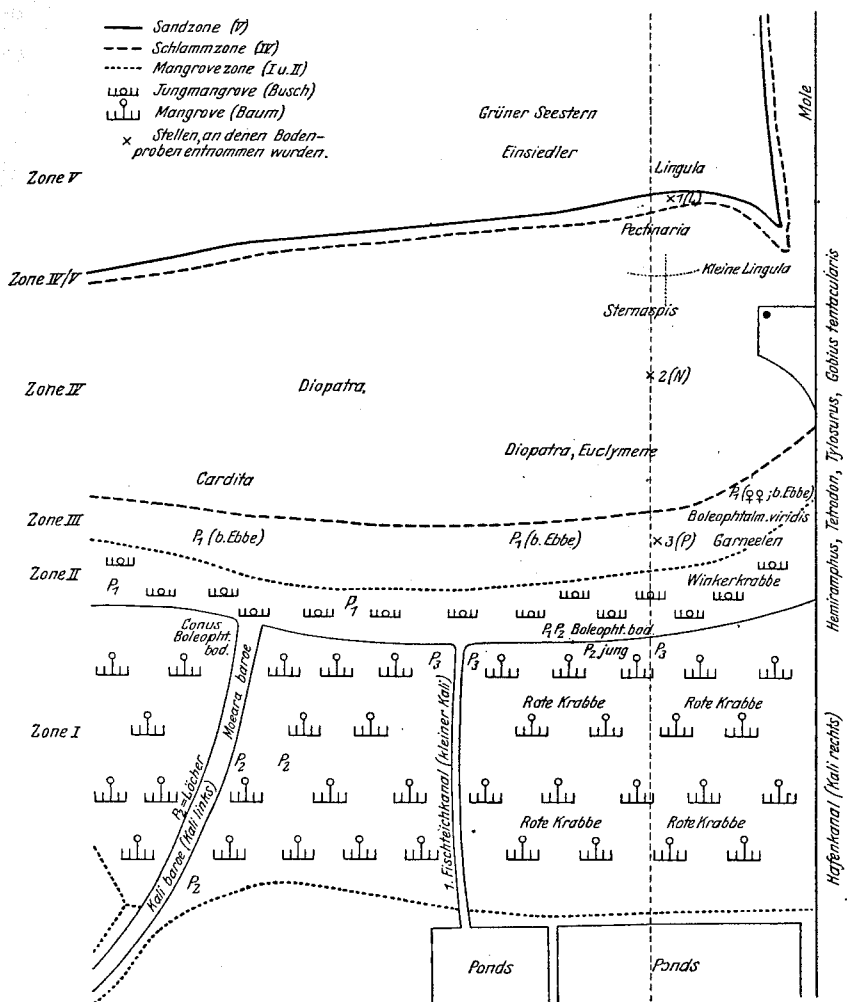


Abb. 4b. Zonenkarte von der Pasar Ikan-Küste. Maßstab 1 : 3333, auf $\frac{2}{3}$ verkl.

eine große Vitalität. So hat auch *Diopatra* das größte Regenerationsvermögen, das ich je unter Anneliden beobachtet habe. In 5 Tagen bilden diese Tiere die ersten vier Segmente mit einem Kopf neu und können schon wieder fressen. Die Vorgänge bei der Regeneration wurden von einem meiner Schüler, Herrn PFLUGFELDER, in Tübingen an konser-

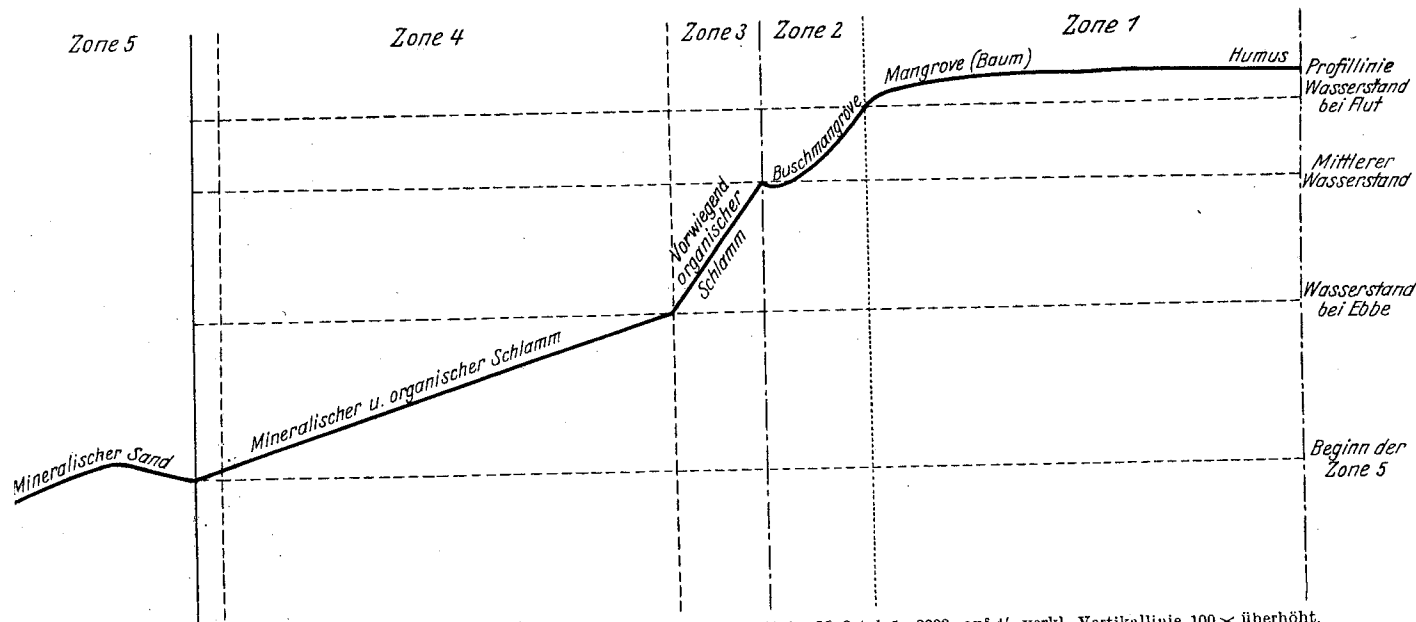


Abb. 4c. Profilkarte zu Abb. 4a u. b, entlang der in Abb. 4b gestrichelten Linie. Maßstab 1 : 3333, auf $\frac{1}{5}$ verkl. Vertikallinie 100 $\times$ überhöht.

viertem Material untersucht (vgl. die Arbeit in diesem Heft der Ztschr. f. wiss. Zool.) und sollen fernerhin an Ort und Stelle näher studiert werden.

Dieselben Übergangsreihen von Meer- zu Landtieren sehen wir nun bei den Krebsen und den Schlamm- und Landfischen. Die Urform dieser Fische sind die Gobiiden, aus ihnen entsteht als erste Reihe der Schlammfisch, *Boleophthalmus*, der aber in Sumatra z. B. schon zur Landfischform übergeht. Eine weiter fortgeschrittene Reihe sind die Periophthalmen, die zum Teil reine Landtiere geworden sind und zum Teil sich schon mehr an das Land angepaßt haben als unter den Amphibien die Frösche, mit denen z. B. *Periophthalmus dipus* zusammenlebt.

B. Allgemeine und Reizbiologie von *Lingula*.

Wenn wir nun weiter ins Meer hinausgehen, so kommt eine Zone, wo der Schlamm aufhört und mit Schlamm durchsetzter Sand den Untergrund bildet. Dort haben wir als Charaktertier die *Lingula*. Dieses Tier paßt sich nicht an wie die bisher geschilderten Formen, sondern es weicht aus. Dabei ist das Tier sehr zähe und kann auch ungünstige Perioden ertragen. Es scheint auch wenig Feinde zu haben. *Lingula* ist eines unserer ältesten unverändert gebliebenen Tiere, schon im Präcambrium finden wir es wie heute. Es ist daher anzunehmen, daß die Zone, in der es lebt, etwa heute noch die Umwelt darstellt wie wir sie im Präcambrium hatten. Das ungeheure Beharrungsvermögen dieser Tiere führe ich auf die sehr geringe Reaktionsgeschwindigkeit zurück, die 1 cm in der Sekunde beträgt. (Auf den Menschen übertragen, 1 Minute vom Gehirn bis zu den Fingerspitzen.) Während sonst die Tiere in den Tropen eine erhöhte Reaktionsgeschwindigkeit gegenüber unseren zeigen, ist *Lingula* selbst als halb sessile Form, bis auf einige Klapp- und Rückziehreize, sehr träge. Der morphologische Grund für dieses Verhalten ist der, daß *Lingula* in der Hauptsache ein Strangnervensystem besitzt, im Mantel ist sogar nur ein solches vorhanden.

Lingula lebt ganz im Schlamm verborgen. Nur die schlitzförmige Öffnung auf der Schlammoberfläche zeigt ihre Anwesenheit. Reizt man nun mit einer feinen Borste die Borsten des distalen Mantelrandes, so zieht sich das Tier in seine Röhre zurück.

Die Lingulen (malaiisch: katjoe) werden in Batavia westlich von der Mole im alten Hafen, unweit vom Leuchtturm gefangen (siehe Kartenskizze 4a und b). Die Fangstelle liegt etwa 50 m hinter der eigentlichen *Diopatra*-Zone (vom Lande aus gesehen). Der Boden besteht hier aus Sand, der noch stark mit Schlamm durchsetzt ist, so daß er eine dunkelgraue Farbe hat und sich auch in größeren Brocken herausnehmen läßt.

Das Meerwasser ist hier noch trüb-schmutzig infolge der Nähe der Schlammzone. So ist es selbst bei tiefer Ebbe nie möglich, die Tiere in ihrer gewöhnlichen Umgebung zu beobachten. Der Fang ist nur bei Ebbe möglich, wo der niedrigste Wasserstand etwa 75 cm beträgt. Bei Fluthöhe ist er 1,70 m. Zum Fang muß man unter Wasser tauchen und hier ein möglichst großes Stück Erde zu fassen suchen. In einem so mit beiden Händen ergriffenen Erdblock stecken dann gegen zehn Tiere bis auf ein kleines vorderes Stück (bis 5 mm) im Sand, die Stiele nach unten, meist etwas bogenförmig gekrümmt. Greift man nicht tief genug, so reißen die Stiele sehr leicht ab, da das Endstück im Sand festgeklebt ist. Kleinere Tiere werden weiter landeinwärts, dicht an der Grenze der Schlammzone gefangen. Doch ist das Fangen sehr unsicher, da die Tiere nur auf einem kleinen Bezirk und in geringer Anzahl vorhanden zu sein scheinen. Die erwachsenen Tiere sind immer in größeren Gruppen vereinigt, oft in einem Abstand von wenig mehr als 5 cm. Die Größe der Bank beträgt etwa 9 m in der Länge und wenige Meter in der Breite. Die Stielenden sitzen häufig in Muschel- oder Schnecken-schalen. Die kleineren Tiere zeichnen sich durch einen ungewöhnlich langen Stiel vor den Erwachsenen aus. Mit diesem Stiel bleiben sie beim Fangen leicht am Netz haften.

Wenn man die Tiere nun in großen Petrischalen ansetzt und nicht allzuviel Tiere nimmt, so lassen sie sich recht bequem halten. Nur muß man in den ersten Tagen das Wasser recht häufig wechseln, da die Tiere, besonders wenn sie verletzt sind, die Stiele leicht abwerfen und diese schnell in Verwesung übergehen. Unverletzte Tiere halten sich leicht im Schlamm, verletzte dagegen leichter in klarem Seewasser. Einige Tiere sind 4 Wochen lang ohne Nahrung und ohne Wasserwechsel und -erneuerung gehalten worden, ohne daß die Tiere einen geschädigten Eindruck machten. Im Laboratorium zu Buitenzorg habe ich Lingulen aller Größen in Schlammschalen von 50 cm Durchmesser und 8 cm Höhe 4 Monate ohne Durchlüftung gehalten. Der Darm dieser Tiere war stets gut gefüllt. Die Tiere liegen meist in der Glasschale mit der ventralen Schalenfläche auf dem Boden, wobei sich die dorsale Schalenfläche in der Horizontalebene hin und her bewegt. Ab und an klappen die Schalenflächen auch zusammen. Dieses geschieht vor allen Dingen jeweils bei Reizung der Tiere. Die Schalenhälften liegen dann so fest aufeinander, daß ein Haar z. B. festgehalten wird. Sehr bald öffnen sich dann wieder die Schalen, jedoch kaum jemals mehr als 2 mm. Weiteres Aufstehen der Schalen und Nichtschließen auf Reiz ist ein sicheres Zeichen, daß das Tier krank ist. Der Armapparat bewegt sich nur selten und dann sehr langsam, den Zweck der Bewegung

konnte ich nicht feststellen. Manchmal beobachtet man, daß die Tiere die Schalen sehr regelmäßig öffnen und schließen. Einmal wurde eine Periodizität von 20 Sekunden, einmal von 70 Sekunden beobachtet. Die Endblase des Stieles, im Gegensatz zum Stiel nur mit einer dünnen Cuticula bekleidet, ist prall mit Blut angefüllt. Sie ist normal mit einer Schicht Erde fest umgeben, die sich nur schwer ablösen läßt. Tut man das Tier mit nackter Endblase ohne Erde in eine Schale, so haftet sich die Endblase an dem Boden der Schale fest.

Die Wand der Blase muß also drüsige Funktionen haben. Durch das wechselnde Ankleben und Loslösen von der Unterlage ist das Tier auch in Verbindung mit einer Kontraktion und Verlängerung des langen Stieles in der Lage, den Ort zu wechseln. Im Ruhezustand ist der Stiel lang ausgezogen und meist schwach gekrümmt. Wird das Tier vorn an der Schalenöffnung gereizt, so kontrahiert sich der Stiel außerordentlich stark. Über die Art der Kontraktionsreize geben folgende Versuche Auskunft.

31. II. 27. Reaktionsversuche an *Lingula* in Buitenzorg, 4,7 cm Stiellänge. Die Sekundenzwischenräume zwischen Reizung und Reaktion sind sehr lang, wie folgende Zahlen ergeben. Die erste Zahl bedeutet die Zeitpunkte der Reizung, die zweite die Reaktion.

38—48 Sekunden	22—27 Sekunden	54— keine Reaktion	48—50 Sekunden
49—55 „	52—55 „	9—11 Sekunden	59—60 „
9—14 „	30—32 „	21— keine Reaktion	5—12 „
		29— „ „	

Die Zeit schwankte also zwischen 10 und 1 Sekunde.

Zum Schluß erfolgten krampfartige Kontraktionen und Ermüdung.

Am 25. II. 27 werden *Lingulen* frisch von draußen in Batavia vormittags geholt. Die *Lingulen* werden nach der Rückkehr sofort in mehrere Schalen verteilt und Reizversuche damit angestellt. Der Stiel war im Dauerkontraktionszustand. Mit einem feinen Haar wird zwischen die geöffneten Schalen gefahren. Niemals konnte eine Reaktion oder weitere Kontraktion des Stieles festgestellt werden. Nur die Schalen schließen sich. Die Stiele sind stundenlang noch kontrahiert, obwohl die Tiere einen durchaus beruhigten Eindruck machten. Bei einer *Lingula*, die bereits 10 Tage im Laboratorium gehalten worden ist, wird der gleiche Versuch gemacht. Hierauf erfolgt eine starke Kontraktion des Stieles, und der gesamte Blüthinhalt des Stieles entleert sich explosiv ins Wasser. Bemerkenswert ist, daß das ausgetretene Blut bei *Lingula* sehr schnell gerinnt und eine violette Farbe annimmt.

Erst am 27.-II. 27 erfolgt bei den am 2. I. gefangenen Tieren eine Kontraktion des Stieles, und zwar kontrahiert sich hier der ganze Stiel beinahe gleichzeitig, so daß die Länge der Kontraktionswelle nicht bestimmt werden kann. Bereits am 2. Tage haben die Tiere einen großen Teil der randständigen Tasthaare abgeworfen.

Um die Reaktionsfähigkeit von *Lingula* noch exakter festzustellen, wurden direkte Reizversuche an einer eingespannten *Lingula* gemacht, weiter auch Reizversuche mit elektrischem Strom. Stets wurde eine gut reaktionsfähige *Lingula* dazu an den Schreibhebel befestigt und der Reiz mit einem Kymographen aufgeschrieben.

Bei *Lingula* haben wir es mit glatter Muskulatur zu tun, für die im allgemeinen angegeben wird, daß sie ein relativ langes Latenz- und Dekreszenzstadium hat, z. B. dauert die ganze Zuckung eines Anodontamuskels oft viele Minuten. Das letztere trifft auch für *Lingula* zu; dagegen ist die Latenzzeit im Vergleich zu sonstiger glatter Muskulatur doch relativ kurz. Stärker und länger andauernde Reize sind wie bei sonstiger glatter Muskulatur auch hier nötig. Es seien einige Zuckungskurven hier wiedergegeben (Abb. 5a—c).

In Abb. 5a, Ia und Ib sind fast gleichlaufende isotonische Kurven aufgezeichnet. Abb. 5a, Ib ist die Kurve eines Tieres, dessen $6\frac{1}{2}$ cm langer Stiel an den Schreibhebel geschaltet war. Das Tier befand sich in Ruhe unter Wasser. Es wurde nun zunächst mit einer Borste am vorderen Mantelrand bei leicht geöffneter Schale gereizt. Es erfolgt dann zuerst der Verschluß der Schale in $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{4}$ Sekunde, darauf nach einer Latenzzeit von 2—8 Sekunden (bei genügend starkem Reiz) die Kontraktion des Stielmuskels. Die Zuckungskurve ist in Abb. 5a, Ib dargestellt. Eine ganz gleiche Kurve 5a, Ia ergibt die einmalige Reizung mit dem Induktionsschlag, nur ist hier der Kontraktionseffekt wesentlich stärker und die Latenzzeit beträgt $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{4}$ Sekunde, die Kontraktionsphase 0,7 Sekunden. Die Dekreszenzphase 3—4 Sekunden und länger. Reizt man einen Muskel in Abständen von 0,5—0,9 Sekunden hintereinander (Abb. 5b [1—12]) durch Öffnen und Schließen des Stromes, so erhält man eine Treppenkurve (siehe Abb. 5b, 1—12). Innerhalb der nächsten 5 Sekunden wurde der Strom darauf 15 mal in Sekundenintervallen geöffnet und geschlossen. Es erfolgt dann wieder eine der isotonen ähnliche Kurve (13). Die stärkste Kontraktion ergibt sich, wenn man in Intervallen von 2,5 (1—2), 0,9 (2—3), 9 (3—4) und 5 (4—5, Kurve 5c) sec jedesmal 5 Sekunden lang den Strom in Sekundenintervallen öffnet und schließt, also den Muskel tetanisch reizt. Zwischen 3 und 4 erfolgt dann das Maximum der Kontraktion, worauf allmähliche Ermüdung folgt.

Die große und relativ schnelle Kontraktionsfähigkeit des Stieles bei *Lingula* befähigt die Tiere nun, sich zum Schutz in ihre Wohnröhre

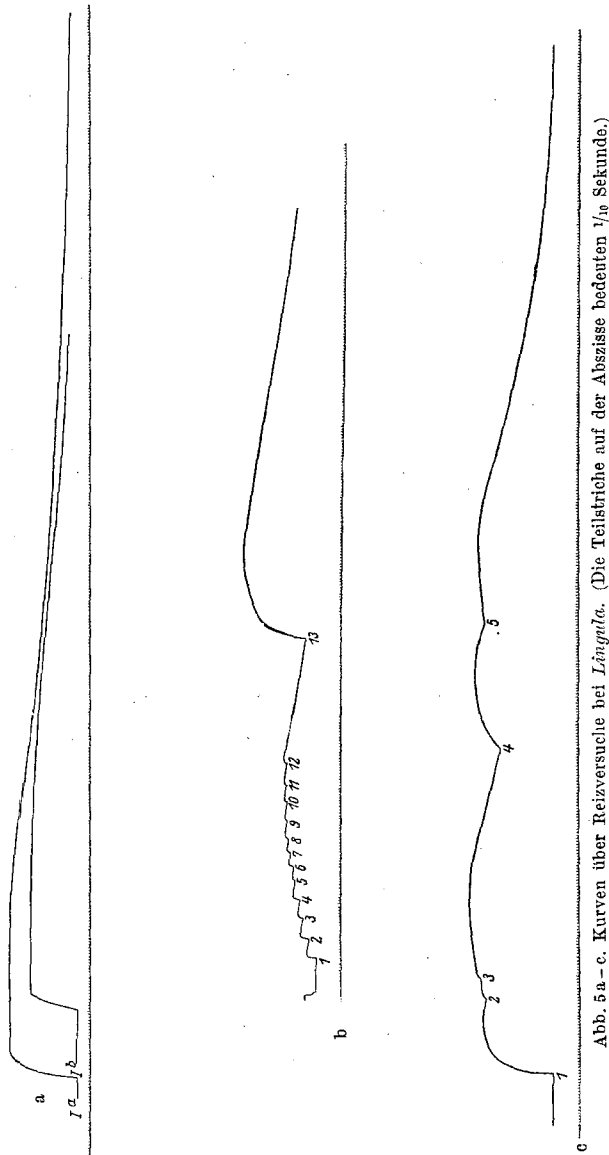


Abb. 5a - c. Kurven über Reizversuche bei *Lingula*. (Die Teilstriche auf der Abszisse bedeuten $\frac{1}{10}$ Sekunde.)

zurückzuziehen, an deren Grunde sie ja, wie erwähnt, mit der Endblase festgeheftet sind. Löst sich in dem weichen Schlamm die Endblase, so kann das Tier auch durch seitliche Kontraktion das Stielende an einen

anderen Ort verlagern, es kann sich wieder anheften und so langsam den Ort ändern. Die Endblase ist nämlich erweiterungs- und verengerungsfähig, da sie durch Blut prall angefüllt werden kann.

Anmerkungsweise sei hier bemerkt, daß *Lingula* auch ein relativ starkes Regenerationsvermögen hat. So wird der autotomierte oder der abgeschnittene Stiel, wie auch ein Teil der Schale mit Mantelrand und Armapparat relativ schnell, in 4—6 Wochen, regeneriert. Es wird an anderer Stelle darüber berichtet werden.

Bei den Brachiopoden ganz allgemein und besonders bei *Lingula* ist immer die große Konstanz durch alle geologischen Zeitalter hindurch, in denen überhaupt Tiere erhalten sind, betont worden. Möglich und erklärlich ist dieses nur, wenn wir annehmen, das *Lingula* stets befähigt war, bei sich ändernden Umweltfaktoren, die ihr speziell zusagenden aktiv aufzusuchen. Dazu dienen besonders die Schwärmlarven, die stets von der Schlammzone zur Zone der Erwachsenen hinwandern (siehe Karte). Diese Zone verschiebt sich aber ständig durch das Verschieben der Landzone in die Mangrove, worüber auch die Schalenfunde in alten Bänken der Schlammlandzone Zeugnis ablegen.

Lingula ist wohl am besten zur Gruppe der Ausweichtiere zu rechnen, wobei die geringen Verschiebungen der Wohnzone übrigens auch noch durch das, wenn auch langsame Wandern der erwachsenen Tiere ermöglicht wird.

C. Die Küste Javas, insbesondere die der Mangrove.

1. Allgemeine Verhältnisse der Nordküste.

Sehr wesentlich für die Beurteilung der Zonen ist der Charakter des Meeres. Der Salzgehalt in Zone III—V (Abb. 4b und 4c) ist 34‰, der der offenen See bei der Insel Edam (Pulu Damar Besar, am 10. XI. 26 gemessen) 34,4 pro mille. Beim Batavia-Leuchtturm (siehe Karte, Abb. 4) wurde zur Hochflut 33,8 pro mille gemessen. Die kleinen Flüsse ergeben wegen der starken Ebbe und Flut beträchtliche Aussüßung an ihrer Mündung. Innerhalb eines Jahres besteht keine wesentliche Schwankung des Salzgehaltes, wie die Tabellen im Laboratorium vor het Onderzoek der Zee in Batavia zeigen.

Die Wassertemperatur bleibt während eines Jahres fast konstant 28° C, die Abweichung davon ist nach den Tabellen im L. v. d. O. d. Z. geringer als 1°. Natürlich kann an seichteren Stellen der See übertags ein höherer Wert zustande kommen.

Gezeiten: An der ganzen Nordküste wie auch an der Westküste herrschen Eintagsfluten; nur einmal innerhalb 24 Stunden ist Flut. Man

nennt sie auch Sonnenfluten, weil sie im großen und ganzen nur von der Sonnenstellung und kaum von der Mondstellung abhängig sind (über Theorie und Verbreitung der Eintagsfluten siehe KRÜMMEL, »Lehrbuch der Ozeanographie«, II. Teil, S. 386). Während der Zeit von September bis März fällt für Batavia-Tandjong Priok die Zeit des Fluthöchststandes auf den Vormittag im Durchschnitt um 10 Uhr herum. In der Zeit von März bis September fällt sie auf etwa 10 Uhr nachts. Dementsprechend entgegengesetzt ist die Zeit des Ebбетiefstandes, aber sie kann schwanken in den Monaten September bis März von 5 Uhr nachmittags bis 5 Uhr früh.

Der Unterschied zwischen Höchst- und Tiefststand des Wassers beträgt bei Batavia im Durchschnitt etwas über 1 m (über den Verlauf der Fluten während eines Jahres gibt am besten die Tabelle Bescheid in SUNIERS Arbeit: »Fishponds«, Treubia, II. Bd.). Der Verlauf der Fluten bei Batavia ist im allgemeinen der, daß etwa 2—3 Stunden vor dem Höchststand ein besonders starkes Anschwellen zu bemerken ist und ebenso 2—3 Stunden danach ein starkes Abnehmen; ebenso ist bei der Ebbe 2—3 Stunden vor der größten Tiefe ein stärkeres Abnehmen und 2—3 Stunden danach ein starkes Zunehmen zu beobachten. In den Zeiten dazwischen hat das Meeresniveau einen mehr gleichmäßigen Stand.

In jedem Monat treten etwa an 3 Tagen Hochfluten auf (siehe hierüber auch SUNIERS Tabelle), die auch sonst trockenliegende Gebiete überschwemmen; ebenso auch taube Fluten, die das trocken lassen, was sonst überschwemmt wird.

Die biologische Bedeutung der Eintagsfluten ist darin zu sehen, daß hier Tiere in der Ebbezone sofort eine größere Landanpassung haben müssen als in den Gegenden mit Einhalbtagsfluten, weil die Zeit des Trockenliegens doppelt so groß ist. Deswegen sind auch diese Gegenden für den Übergang der Tiere vom Wasser- zum Landleben besonders geeignet.

Brandung und Ablagerung: Das Meer ist in einem etwa 1 km breiten Gürtel entlang der Küste braun gefärbt von dem reichen Schwemmmaterial der Flüsse. Bei den Inseln weiter draußen hat es eine klare blaue Farbe. Die Stellen, an denen sich der grobe Sand oder der weiche Schlamm ablagert, hängen ab: von dem Küstenverlauf, den Flußmündungen, der Strömung und der Brandung mit der vorherrschenden Wellenrichtung. Die Strömung scheint keine wesentliche Rolle zu spielen; deshalb sind die vorherrschenden Windverhältnisse in Beziehung zu dem Küstenverlauf maßgebend.

Charakter der Luft: Der Luftdruck besitzt eine fast genaue Konstanz von 760 mm während eines ganzen Jahres (nach dem meteorolo-

logischen Laboratorium). Die Abweichung beträgt kaum mehr als 5 mm.

Lufttemperatur: Schwankt zwischen 24 und 33°; extremste Werte sind: 20° und 36° C im Schatten. Die Zeit Januar-Februar ist am kühlgsten.

Luftfeuchtigkeit: für Batavia: in der Regenzeit im Mittel 85 bis 90%. Mittel im trockensten Monat 78%. Direkt am Meer darf man deshalb wohl annähernd Sättigung annehmen.

Winde: Die Zeit von September bis März ist die Zeit des Westmonsuns, besonders ausgeprägt Dezember-Februar; die Zeit von März bis September ist die Zeit des Ostmonsuns.

Regen: Die Zeit des größten Niederschlages ist zur Zeit des Westmonsuns, besonders im Dezember bis Februar.

Durch Meer- und Windverhältnisse bedingte Ablagerung: Zur Zeit des Westmonsuns ist die herrschende Wellenrichtung aus Nordwest bei Batavia und wahrscheinlich an der ganzen Nordküste;

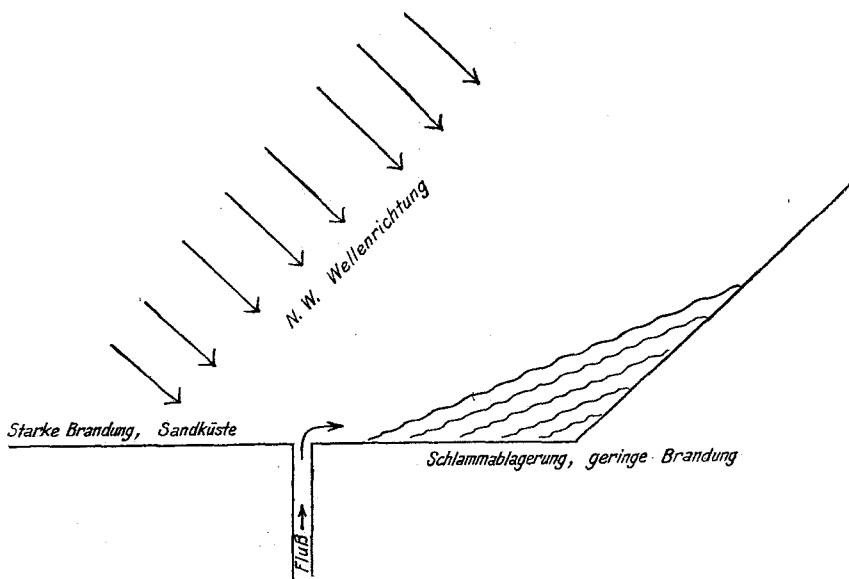


Abb. 6. Strömung, Brandung und Sedimentierung nach einem Schema von der Küste westlich der Mole von Pasar Ikan.

besonders ausgeprägt ist sie in der Zeit von Dezember bis Februar. Hier pflegt ein starker Nordwestwind um die Zeit von 10—12 Uhr morgens einzusetzen und bis nachmittags 4—5 Uhr zu dauern, so daß er von den Fischern zur Rückfahrt benutzt wird. Bei den häufigen Gewittern setzt oft ein starker Südwind ein, der für die Brandung nicht

von Einfluß ist. Die Zeit des Ostmonsuns scheint wenig Einfluß zu haben, denn die Art der Ablagerung ist zum mindesten an der Küste von Batavia durch die vorherrschende Nordwestwellenrichtung bedingt (Abb. 6). Danach muß die Ablagerung besonders an den Stellen sehr stark sein, wo die Küste von links nach rechts verlaufend einen Winkel nach Norden bildet (siehe Abb. 6). Hier wird die Küste seichter, die Brandung geringer, und hier setzt sich demnach vorzugsweise der Schlamm ab, ebenfalls an den stillen Innenbuchten, die gegen Wind geschützt sind. Die anderen Stellen haben stärkere Brandung, und hier ist dann Sandküste. Dazwischen gibt es natürlich alle Übergänge. Das ist deutlich an der Küste von Batavia zu sehen. Die Stelle links der Leuchtturmmole stellt so einen Innenwinkel dar, hier finden wir dann auch die Buschmangrove. Ein solcher Innenwinkel ist auch weiter östlich, wo der Küstenverlauf sich gegen Tandjong Priok schwach nordöstlich wendet; auch hier ist Buschmangrove. Weiter westlich ist hingegen schön zu sehen, wie die Brandung immer stärker und die Küste immer sandiger wird. Die Bodenverhältnisse und damit auch der Charakter der Mangrovevegetation sind damit bestimmt. Die Mangrove reicht im allgemeinen soweit, wie bei Höchstflut der Einfluß des Meeres geht. Sie ist besonders mächtig an größeren verzweigten Flußmündungen, wie beim Angkefluß; sie bildet da einen breiten Gürtel von Buschmangrove, wo bei frischem Anschwemmungsland der Abfall der Küste sehr gering ist, so daß die Zone, die zur Flut vom Meer überspült wird, besonders breit ist. An den Sandküsten bekommt die Mangrove einen andern Charakter, hier herrscht die hochwurzelige *Rhizophora* vor.

Die speziellen Verhältnisse der Nordküste bei Batavia.

Einteilung: Als Zonen bzw. Lebensstätten (Biotope) werden Gebiete mit gleichen anorganischen, physikalisch-chemischen Umweltverhältnissen zusammengefaßt. Ihr vergleichendes Studium hat die Kenntnis der Anpassung an die anorganische Umwelt zum Ziel. Die Verteilung der Formen richtet sich in erster Linie nach den Boden- und Wasserverhältnissen, wonach die Zonen vor allem einzuteilen sind. Innerhalb dieser Zonen wird die Verteilung der Organismen durch die Beziehung der Lebewesen unter sich bestimmt. So kommt beispielsweise in der Zone IV (Abb. 4a—c) (die Mangroveküste bei Batavia), die durch gleiche anorganische Bedingungen: des Schlammuntergrundes, der Wasser-, Temperatur-, Strömungs-, Salzkonzentrations- usw. Verhältnisse charakterisiert ist, an einer Stelle eine Muschelbank vor, an andern überwiegen Diopaten, Synaptiden, an wieder andern *Pectinaria* und

andre Röhrenwürmer. Es können natürlich auch hier geringfügige und schwer feststellbare Verschiedenheiten von anorganischen Faktoren eine Rolle spielen. Eine Anzahl von Formen leben hier eng zusammen, wie viele Muscheln, *Lingula*, Röhrenwürmer mit Brutpflege usw. Von ihnen hängen wieder andre Lebewesen ab, und so ist an der einen Stelle die Verteilung anders als an einer andern.

2. Küste bei Batavia zwischen Moeara baroe und der Leuchtturmmole.

Die Einteilung in Zonen wird durch die Gezeiten und die davon zum Teil abhängigen Bodenverhältnisse bestimmt. Die Linie, bis zu der bei gewöhnlicher Flut der Höchststand des Meeres reicht, wird durch eine deutliche Strandmarke gekennzeichnet. Weiter landeinwärts liegt die besonders von Mangrove bewachsene Zone, die nur zuzeiten der Hochfluten vom Meer überspült wird. Dieses Gebiet reicht bis dahin, wo das Gebiet der Fischteiche anfängt. Die Grenze nach dem Lande zu wird durch das Aufhören der Mangrove gegeben. Dieses äußerste Gebiet, bis zu dem der Einfluß des Meeres reicht, wurde Zone I genannt. Die Zone I ist die innerste Mangrovezone, die dem Meer zu durch die Strandlinie abgegrenzt wird. Die Vegetation setzt sich hier zusammen aus *Avicennia*, *Bruguiera*, *Rhizophora* und *Nipapalmen*. Für die Zone I sind die großen Löcher der roten Strandkrabbe (*Ocypodidae*) und einer andern grünlichen Krabbe (*Sesarmia*) sehr charakteristisch. Zone I hat an der Seite der Mole eine Breite von 270 m. Die Zone II ist das Gebiet, das zwischen der Strandlinie und der Linie des mittleren Wasserstandes liegt. Sie ist bei jeder gewöhnlichen Flut überspült, also innerhalb von 24 Stunden etwa 3 Stunden. Hier ist das äußerste Gebiet der Mangrove, hier wächst besonders die Buschmangrove. Ihre Breite beträgt an der Mole 75 m. Als Leitform haben wir hier Winkerkrabben (*Uca*-Arten). Die Zone III liegt zwischen der Linie des mittleren Wasserstandes und der äußersten Ebbelinie, sie ist also das Wattgebiet, welches nur bei Ebbe vom Meer freigegeben wird, d. h. etwa 3 Stunden im Tag. Die Breite beträgt an der Mole etwa 60 m. Es befinden sich hier keine Tiere als ständige Bewohner. Bei Ebbe haben wir als Leitform *Boleophthalmus viridis* und *Periophthalmus chrysospilos*.

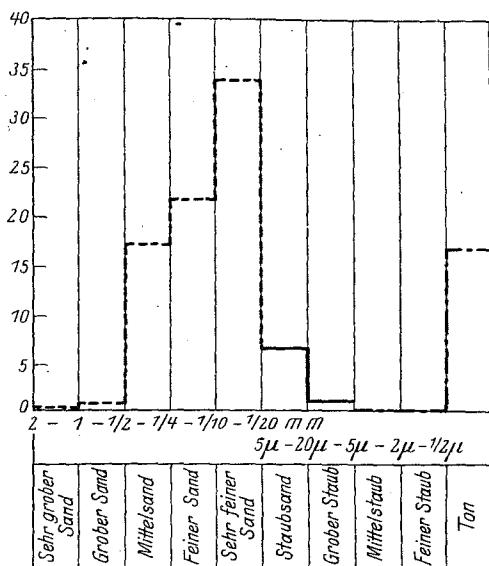
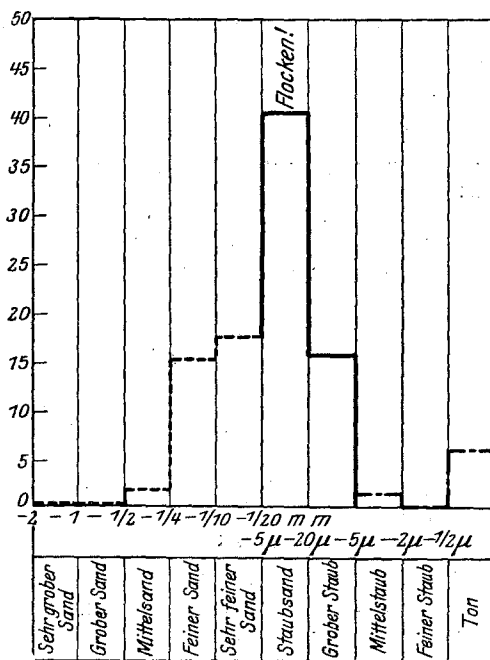
Die Zone IV, die nun weiter angrenzt, gehört demnach ganz dem Meere an und liegt nie vom Wasser frei. Sie ist die Zone des braunen Schlammes, das an Leben reichste Gebiet von allen. Breite etwa 200 m. Die Leitform ist *Diopatra* und noch mehr ein oligochätenähnlicher Röhrenwurm *Euclymene*. Eine schmale Übergangszone von etwa 20 Schritt führt von IV, der Schlammzone zu V, der Sandzone. Sie ist das Gebiet von *Lingula*.

V ist die Zone des Sandes, Leitform ist ein grüner Seestern. Ihre Breite ist unbekannt. Weiterhin muß dann das Gebiet der Korallen angrenzen. Die Zonen sind ziemlich scharf gegeneinander abzugrenzen, nur zwischen IV und V besteht ein breiterer Übergang. Ein Profilquerschnitt ergibt das beste Bild des Zonenaufbaues (siehe Karte 4c). Er läßt sich einigermaßen genau anlegen, da ja die Höhe des Wasserstandes den Abfall gut schätzen läßt. Zone I ist nur schwach geneigt, der stärkste Abfall ist bei II und III. Sehr charakteristisch ist eine kleine Hebung bei II, wenn dort Buschmangrove wächst. Dann bleibt zwischen Buschmangrove und Baummangrove ein Raum frei, der eher von der Flut überspült wird als die Buschmangrove, und der umgekehrt bei Ebbe kleine Tümpel behält. Hier ist ein Lieblingsaufenthalt der Periophthalmen. Zone IV fällt schwächer ab, in der Richtung auf Zone V zu kommt eine kleine Hebung, vielleicht aber nicht überall.

Für die weitere Charakterisierung der Zonen ist nun besonders der O_2 -Gehalt des Wassers und der Bodenanlagen wichtig. Die Sauerstoffbestimmung führte für mich Herr Dr. ZIMMERMANN vom Analysen-Laboratorium in Buitenzorg aus, wofür ich ihm herzlich danke. Die Bestimmung wurde sofort nach der Entnahme am Leuchtturm vorgenommen, da eine Untersuchung des im Laufe von 2 Stunden nach Buitenzorg gebrachten Wassers keine zuverlässigen Resultate ergab, obwohl auch hier die Füllung in luftdicht schließenden Gläsern und die Ausfällung an Ort und Stelle der Entnahme vorgenommen worden war. Den O_2 -Gehalt des Wassers wie die weiteren Analysen ergibt folgende Tabelle nach Dr. ZIMMERMANN:

Wasser	t	O cm ³ in l	Cl g in l	SO ₃ g in l	CaO g in l	MgO g in l
Nr. 1	28,3°	3,96	18,49	2,02	0,60	2,14
<i>Lingula</i>		4,03				
Nr. 2	28,3°	3,98	18,25	2,09	0,56	2,10
<i>Nothria</i>		3,73				
Nr. 3	29°	4,11	18,15	2,06	0,56	2,06
<i>Periophthalmus</i>		3,38				

Die Sauerstoffbestimmungen sind nach WINKLER ausgeführt und berechnet als cm³ Sauerstoff in Liter bei 0° n. Hg mm. Die doppelten Zahlen in der Sauerstoff-Kolonne geben die Resultate zweier Einzelbestimmungen an. Wasser Nr. 3 war stark trübe. Die große Differenz zwischen den beiden Bestimmungen kann ich mir nicht erklären. Die anderen Bestandteile sind auf gewöhnlichem quantitativen Analysenweg ausgeführt und berechnet als g in Litern.

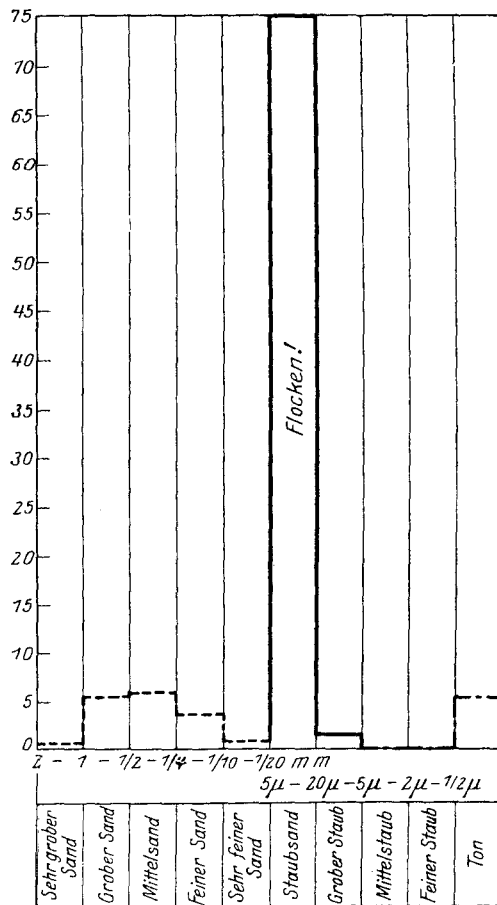
Schema a. *Lingula*-Zone IV/V.Schema b. *Diopatra* Zone IV.

Es wurden die drei wichtigsten Zonen: Grenze V (*Lingula*) zu IV, IV (*Diopatra*) und III (*Periophthalmus chrysopilus*) untersucht, entsprechend den obigen Sauerstoffbestimmungen. Der Ort der Entnahme ist auf der Karte (Abb. 4b) eingezeichnet.

Die sehr umständlichen Bodenanalysen nach modernen Methoden nahm freundlicherweise Herr Prof. VAGELER vom Agrikulturchemischen Laboratorium vor. Ich sage auch ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank.

Für die Zone III fällt vor allem die große Zahl der Flocken auf, wenn man die nebenstehenden Schemata a—c vergleicht. Die Menge beträgt 70 im Vergleich zu Zone IV, wo sie nur 42 beträgt, dafür ist aber der sogenannte grobe Staub (holländisch: grofstof) hier nahezu 17. In der Zone IV/V ist dagegen der Staubsand und der grobe Staub nur in verhältnismäßig geringen Mengen vorhanden, 7 bzw. 1. Im umgekehrten Verhältnis zu den Flocken stehen der grobe bis feine Sand (Größe 2—1/20 mm)

und die feine Suspension von 5μ — $0,5\mu$ und weniger. Besonders in der *Lingula*-Zone sind der sehr feine Sand und die Tonsuspensionen sehr



Schema c. *Periophthalmus*-Zone. III.

stark und überwiegend vertreten, weil sie leichter mit dem Meerwasser ausgetrieben werden und sich schwerer absetzen.

Bemerkenswert sind die starken Verschiedenheiten im O_2 -Gehalt und die p_H -Zahlen.

	O_2	$p_H'H_2O$	$p_H'KCl$
Zone IV/V	3,96—4,03	7,35	5,4
Zone IV	3,73—3,98	6,55	5,8
Zone III	3,38—4,11	7,55	8,6

Die Gesamtanalyse der Böden mit darüberstehendem Wasser erläutert die Übersicht von Prof. VAGELER, die im holländischen Original wiedergegeben sei. Daraus, wie aus dem Vorhergehenden läßt sich ersehen, daß die Zone IV/V am ungünstigsten für die Tierwelt sich darstellt, sie ist die Übergangszone von der Ebbe-Flutformation zum offenen Meer.

a) Zone I.

Zone I stellt das schattige Sumpfgebiet der Mangrove dar. Der Boden ist hier mit Luftwurzeln übersät. Die vielen kleinen Tümpel sind fast nur von *Anopheles*-Larven bevölkert. Der schlammige Boden ist durch die Mangrove verhältnismäßig gefestigt; schon wenige Zentimeter unter der Oberfläche wird er schwarz, stark modrig riechend. Ein Zeichen

														Milli.	äqu.
Door- lopend Nr.	Benaming v. d. inzender	Zand	Mid. fr.	Klei	Sorbtiief. Gebonden v. Gedroie				S	S _I	S _{II}	T	Al _I	Al _{II}	pH ₂ O
					N	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO							
4164	1 L.	18,5	64,3	17,2	0,009	0,0093	0,0376	0,301	29,8	40,8	265	9,2	37,6	7,3	
65	2 N.	2,4	91,2	6,4	0,009	0,0090	0,0612	0,349	34,6	48	242	10,8	32,4	6,5	
66	3 P.	12,1	82,5	5,4	0,007	0,0086	0,0518	0,362	34,8	57,2	233	13,4	36,7	7,5	

* im Meerwasser,

* im Filtrat der KCl-Ausschüttelung des Bodens,

S = Totalbasengehalt,

T = Totalsorptionskapazität für Milliäquivalent Ca per 100 g Trockensubstanz

b = freie Base bzw. Carbonat in Milliäquivalent Ca per 100 g Trockensubstanz kann berechnet werden aus:

$$S = \frac{(x+b)^2 - y^2}{2y}; x_1 = 50; x_2 = 100; y_1 = 20,2; y_2 = 59,2 \text{ ad. I}$$

$$b = \frac{x(y_2 - 2y_1) + y_1 y_2 (x^2 - (y_2 - y_1)^2)}{y_2 - y_1}; y_1 = 15,4; y_2 = 52,0 \text{ ad. II}$$

$$\text{für } x = x_1 = 8,5 \quad x_2 \quad y_3 = 15,2; y_2 = 42,8 \text{ ad. III}$$

für den hier herrschenden Sauerstoffmangel sind ja auch die Luftwurzeln der Mangrove. Besonders charakteristisch sind hier rote Landkrabben: *Ocypoda macrocera* und Sesarmien, die in Höhlen mit hohem kegelförmigen Aufbau leben. Ihre meist mehr als 1 m tiefen Löcher durchsetzen in riesiger Zahl den Boden ganz besonders entlang dem ersten Fischteichkanal. Seltener kommen vor: *Metapograpsus latifrons* WHITE, *Sesarma*-Arten, z. B. *obtusiformis* DANA und *Sesarma* spec., (*Chironantis*)-*Eumolpe* MAX und *Tympanomerus* nov. spec. Diese Formen sind weniger als die Ocypoden ans Land angepaßt. Außer den

Landeinsiedlerarten (*Coenobitidae*) kommen verschiedene Schnecken, amphibische und Landschnecken, vor.

Am Rande der Zone I und II lebt der große *Periophthalmus schlosseri*; besonders schön sind seine Wohntrichter am Kali baroe, wo er bis an die Fischteiche heraufgeht (siehe Karte Abb. 4b, P_2), und bei Belawan (Sumatra) zu sehen.

Hier kommt auch der am weitesten an das Land angepaßte *Periophthalmus argentilineatus* (P_3) vor (erster Fund am 13. X. 26). Er findet sich am Übergang von I zu II. Alle Tiere der Zone I sind Feuchtluft- und Landtiere. Das ist deutlich zu sehen, wenn gelegentlich der Hochflut das Gebiet vom Meer überschwemmt wird. Dann flüchten die Krabben auf die Mangrovestämme und sitzen dicht gedrängt etwa

äquivalent

pH*	pH*	Totaal H ₂ O KCl	Totaal Acid.	Hydrol Acid.	Actieve Acid.	% Scheikundige gegevens						b	
						Totaal org. stof	Totaal Humus	Vry humus mur.	Totaal C	Totaal N	N in Humus		W. N.
7,35	5,4	0,75	5,0	-0,10	1,295	0,777	0,622	0,75	0,039	0,029	0,207		
6,55	5,8	0,25	8,0	+0,10	2,715	1,192	0,984	1,57	0,132	0,083	0,518		
7,55	8,6	-0,25	10,0	-0,25	3,502	1,813	0,984	2,03	0,161	0,094	0,518		

$\frac{1}{2}$ m über dem Wasser. *Periophthalmus schlosseri* und *argentilineatus* kriechen auf Baumstämme und Zweige und gehen gelegentlich ins Wasser, um Nahrung zu suchen. Für *Periophthalmus argentilineatus* ist charakteristisch, daß er als einzige der von mir beobachteten Formen bei der Verfolgung landeinwärts flieht.

b) Zone II.

Zone II ist dem Gezeitenwechsel unterworfen und gewährt daher zu verschiedenen Zeiten ein ganz andres Aussehen. Sie ist der Sonne ausgesetzt im Gegensatz zu Zone I, denn die nur stellenweise wachsende junge Buschmangrove (Abb. 2) spendet kaum Schatten. Vor dem Einsetzen der Flut ist der braun gelbliche Boden fest und größtenteils trocken bis auf die erwähnten Resttümpel. Nachdem das Wasser aber hier etwa 3 Stunden gestanden hat, wird der Boden derartig aufgeweicht, daß man bis über die Knie hineinsinkt. Er trocknet nun bis zur nächsten Flut allmählich wieder ab. Ständige Bewohner des Gebietes sind die verschiedenen Winkerkrabben (*Uca*-Arten), besonders *Uca annulipes* H. M. E.), die hier ihre Löcher haben. Auch die *Uca*-Arten zeigen verschiedene Grade der Landanpassung. So fand ich z. B. eine Form in

der Mangrove des Kindersees, die typisch Landform war. Bei Tjilatjap beobachtete ich, daß bei eintretender Flut die *Uca*-Arten zu Tausenden in Herden vor dem Wasser flüchteten. Außer diesen fanden sich noch eine ganze Reihe ganz kleiner Krabbenarten und junge Krabben vor. Der Boden wird in der Tiefe auch moderig, aber weniger als in Zone I: gelegentlich wurde ein regenwurmähnlicher Polychät *Euclymene spec.* hier vorgefunden, der in Zone III sehr häufig ist. Zur Flutzeit sitzen hier die Periophthalmen (*chrysospilos*) (P_1) senkrecht an den Mangrovebüschen, bei der Mündung des Fischteichkanals auch *Periophthalmus argentilineatus* an den Büschen. Ist die Flut vorüber, so bemerkt man auf dem schlammigen Gebiet vorherrschend in großer Menge *Boleophthalmus boddaertii*. Zu dieser Zeit sind Schlangen recht häufig, sie stecken aus den Wassertümpeln oft nur den Kopf heraus und winden sich, auf Beute lauernd, allmählich im Schlamm entlang. Sie stellen auch den Periophthalmen nach, scheinen sie aber nur selten zu erwischen, wenigstens haben wir es nur in einem einzigen Falle beobachten können. Wird es dann trocken, so zieht ein Teil der Periophthalmen von I nach Zone III, ein kleiner Teil bleibt in den Resttümpeln. Die Boleophthalmen (*boddaertii*) gehen wahrscheinlich in ihre Schlammlöcher. Charakteristisch für diese Resttümpel sind auch zahlreiche Zwerggobiiden, die aber nicht lange ohne Wasser zu existieren vermögen. Der Tod erfolgt in feuchtem Schlamm nach etwa 3 Stunden. Nur zufällig und nicht wohl auf Anpassung gegründet ist das häufige Vorkommen von Clupeiden- und Channidenjungfischen. Sie sterben sofort, wenn sie an die Luft kommen. Ihre Anwesenheit beruht darauf, daß von den großen Schwärmen aus den großen Gelegen bei Eintritt der Ebbe zahlreiche Tiere zurückbleiben. Sie bilden eine Hauptnahrung der Periophthalmen. Besser angepaßt sind die zahlreichen Garneelen, die auch kurze Zeit auf dem Trockenen leben können. In dem feuchten Boden finden sich gelegentlich auch Stomatopoden in ihren Gängen. Mit dem Zurückweichen der Flut stellen sich hier am Strande auch die Strandvögel ein, die vom Lande herzufliegen.

c) Zone III.

Zone III bietet ebenfalls zu den verschiedenen Tageszeiten ein sehr variables Bild. Die meiste Zeit ist sie überflutet. Die Fischer stehen dann mit ihren Wurfnetzen und fangen Garneelen und Krabben (malaiisch: udang), gelegentlich auch Siluriden (*Plotosus*) und Gobiiden. Geht das Wasser zur Ebbezeit zurück, so bildet die ganze Zone ein eigenartiges Schlammeer, in dem die fein aufgelösten Schlammteilchen das Wasser festhalten und eine dicke Suspension bilden. Die Schlammteil-

chen sind hier die feinsten der ganzen Zone, sie brauchen am längsten zum Absetzen. Hier wurde auch die Probe 3 für Prof. VAGELER zur Untersuchung genommen (siehe Schema c, S. 244). Nur gegen Ende der Ebbe sackt der Schlamm sehr zusammen. Infolge dieser Verhältnisse können nur wenige und besonders adaptierte Tiere sich hier aufhalten. Das zeigt sich beim Schütteln des Schlammes mit Wasser, wobei alle tiefer liegenden Tiere in dem sich absetzenden Schlamm zugrunde gehen. Die Schwimfähigkeit, besonders kleinerer Tiere, ist stark beeinträchtigt. Hier findet sich zur Ebbezeit ein Zwerggobius, Gammariden, ein Gammaride, der auf der Oberfläche schwimmt, eine Isopodenart, *Halobates* und vor allem *Periophtalmus chrysospilos*, der sich ruhig mit dem Kopf über Wasser durch seine aufgeblähten Kiemenhöhlen zu halten vermag. Hierbei kann man auch beobachten, wie sich Mücken an *Periophtalmus chrysospilos* festzusetzen versuchen, besonders zwischen den Augen. Zu dieser Zeit ist *Boleophthalmus viridis* hier in großer Anzahl zu sehen, der sich gelegentlich mit würdiger Weise senkrecht in die Luft stellt. Im Schlamm selbst wurden keine Bewohner gefunden. Er zeigt ein dunkles Aussehen infolge der verstreuten organischen Substanz.

d) Zone IV.

Der Boden von Zone IV ist von einem an der Oberfläche braunen Schlamm bedeckt, der einige Zentimeter unter der Oberfläche dunkler wird. Er ist fester als der von Zone III, man sinkt nur etwas über die Knöchel tief, und er setzt sich mit Wasser geschüttelt in wenigen Minuten ab. Charakteristisch im Gegensatz zu Zone III ist, daß solch eine Schlammprobe eine Unzahl von Bewohnern enthält, von denen viele erst nach stundenlangem, ja tagelangem Stehenlassen des Schlammes zu sehen sind. Von den kleinen Krustern, die hier zahlreich erscheinen, fällt besonders eine Cumacee mit nur drei Paar Beinen auf: Sie sitzt V-förmig zusammengeklappt, Kopf und Hinterende nach oben im Schlamm, gelegentlich schießt sie hervor, schwimmt eine kurze Strecke, um sich dann wieder V-förmig zusammengeklappt im Schlamm niederzulassen. Ein anderer kleiner Kruster (Amphipode) ist dadurch merkwürdig, daß er in einer kleinen Röhre (von *Pectinaria*?) steckt und mit ihr hin- und herschwimmt. Überaus zahlreich sind kleine Actinien, besonders eine sehr langgestreckte Form, die ihre Tentakeln aufklappt wie einen Regenschirm. Seltener ist eine koloniebildende Anthozoe, deren Einzeltiere an einem gemeinsamen Stiele sitzen, und die dadurch auffällt, daß diese Stiele den Einzeltieren eine gemeinsame einheitliche Bewegung ermöglichen. Typische Schlammformen sind die durchsichtigen, lang-

gestreckten Synaptiden, die sehr leicht autotomieren. Häufig sind kleine Nemertinen, auch eine über 20 cm lange große Form wurde gefunden. Turbellarien sind seltener, darunter eine Planoceride mit Flimmergruben seitlich am Vorderende. Unter den beobachteten Röhrenwürmern ist bei weitem am häufigsten, überall über die ganze Zone verstreut, ein oligochätenähnliches Tier mit wenigen langen Segmenten in einer dünnen langen, schwarzen Röhre mit zugespitzten Enden (*Euclymene* spec.). Mehr auf bestimmte Stellen beschränkt sind die verschiedenen *Diopatra*-Arten. Von den freilebenden Anneliden ist eine interessante, aber seltene Form, eine schwarz-gelb gefärbte, tausendfußähnliche, die vortrefflich läuft; ihre Neuropoden sind stummelförmig als Hebeextremitäten entwickelt, von Notopodien sind nur Borsten erhalten. *Sternaspis* wird überall gefunden, größere Exemplare gegen Zone V zu. *Pectinaria* ist mehr örtlich verteilt, auch hier findet man die größeren Formen gegen Zone V zu. Von Mollusken ist besonders häufig eine kleine weiße, längliche Muschel (Anatinide), die in typischer Schlammanpassung überaus lange Siphonen besitzt. Stücke dieser Siphonen findet man gelegentlich frei, sie besitzen noch stundenlang Bewegungsfähigkeit. Diese Muschel hat eine geringe Schwimmfähigkeit, indem sie ihren Fuß herausstößt. In Bänken zusammenlebend, innerhalb deren andre Tiere spärlicher sind, findet sich *Cardita*. *Dentalium*-Schalen werden oft gefunden, aber nie mit Tieren.

Auch für die Schnecken sind lange Siphonen charakteristisch, besonders häufig ist eine murexartige Form, die auf ihrer Schale immer mehrere Actinien mitzuschleppen pflegt; in charakteristischer Schlamm-anpassung besitzt sie einen ungemein breiten Fuß, mit dem sie wellenförmig über den Schlamm gleitet. Pantopoden kommen gegen Zone V zu vor, hier findet man auch die kleinen Lingulen. *Limulus* lebt auf dem ganzen Schlammgebiet. Überall sind Einsiedler und Garneelen vorhanden. Die kleinen Krabben zeigen auch eine typische Schlamm-anpassung. Große Arten sind häufig und werden von den Fischern viel gefangen (*Neptunus pelagicus* usw.). Stomatopoden werden öfters gefunden. Man kann in diesem überaus reichen Gebiet versichert sein, bei jeder Exkursion wieder neue Formen zu finden.

(Eine systematische Darstellung der Tiere in den einzelnen Zonen soll noch von Spezialisten vorgenommen werden.)

Übergangsgebiet: Schlamm und Sand gemischt, hier befindet sich die *Lingula*-Stelle, sonst sind kaum Tiere hier zu finden außer Einsiedlern und mehr dem Schlamm zu *Pectinaria*, *Sternaspis* und Pantopoden.

e) Zone V.

Fester Sand, auf dem man nicht einsinkt und der kaum mit der Hand herauszubekommen ist. Das Gebiet ist recht steril, gelegentlich findet man als charakteristische Form einen grünen Seestern, außerdem Einsiedler.

An der äußersten Spitze der Mole sind die Steine im Meer schon etwas bewachsen, indessen merkt man immer noch den Einfluß der Verschlammung. Auch hier sieht man gelegentlich *Periophthalmus chrysopilos*.

Veränderung pro Jahr. Die Buschmangrovezone muß sich in dem halben Jahr unseres Aufenthaltes ein gutes Stück vorgeschoben haben, schätzungsweise $1\frac{1}{2}$ m. Geologisch wichtig wäre es, das Maß der Veränderung pro Jahr in diesem besonders stark sich vorwärts schiebenden Lande festzustellen durch Bestimmung der Masse der durch die Flüsse transportierten Stoffmengen und der Menge der organischen Ablagerung pro Jahr auf dem Gebiet selbst. Für Absetzung und chemische Veränderung des Schlammes wäre besonders die Kenntnis der Tätigkeit der Bodenbakterien wichtig.

3. Die Küste zwischen der Leuchturmmole in Batavia, Pasar Ikan, und Tandjong Priok.

Der Vergleich der Gebiete westlich und östlich des Hafenkanals zeigt sehr deutlich, wie die Innenwinkellage und die Stauung durch die Mole das Wachstum auf der linken westlichen Seite begünstigt infolge der erwähnten vorherrschenden Windrichtung. Denn offenbar sind die 500—900 m Unterschied zwischen der rechten und der linken Küstenlinie auf das Wachstum der linken Seite in der Zeit, solange die Mole besteht, zurückzuführen. Bei der Annahme, daß die Mole zur Zeit der ersten Portugiesen vor 400 Jahren angelegt wurde, käme man auf die beträchtliche Zahl von 2 m pro Jahr. Wahrscheinlich wird aber eine Abdämmung schon länger bestanden haben.

Die östliche Seite muß sich somit wesentlich von der westlichen unterscheiden, der Abfall der Küste ist steiler, das Wattgebiet somit schmaler, die Zonen der östlichen Seite nicht entsprechend ausgeprägt. Da das Gebiet aber vor stärkerer Brandung geschützt ist, so ist hier doch Schlamm- und nicht Sandküste. Das Mangrovegebiet ist ganz schmal, der Boden härter, kaum sumpfig, wie auf der linken Seite. Auch hier findet sich die rote Landkrabbe (*Ocypoda macrocera*). Buschmangrove ist ein Stück weit östlich der Mole nicht vorhanden, sie beginnt erst noch weiter östlich. Das Zone II entsprechende Gebiet trocknet

ganz aus bis es durch die Flut wieder völlig aufgeweicht wird. Zu dieser Zeit kommen *Boleophthalmus boddartii* hervor, welche dann massenhaft und vorwiegend zu sehen sind, während man zur Flut fast nur *Periophthalmus chrysopilos* erblickt. Das Gebiet im Meer läßt den braunen Schlamm von Zone IV vermissen (vielleicht weiter draußen?). Es findet sich hier ein unbewohnter, schwärzlicher Schlamm wie in Zone III. Das mag darauf zurückzuführen sein, daß nach dieser Seite hin der Hafenkanal mündet. Je weiter man nach rechts geht, desto günstiger werden die Verhältnisse wieder. Die Mangrove wird breiter, es kommt ein schöner Saum von Buschmangrove, in den zahlreichen Fischteichkanälen finden sich *Periophthalmus chrysopilos*, *schlosseri* und *argenteolineatus*.

Schließlich gelangt man zu einer breiten Mündung des Seitenarmes des Tandjong Priok-Kanals, vor der schöne Buschmangrove steht. Hier sind auffallend zahlreiche *Periophthalmus chrysopilos*, sie sind zutraulicher als in der Leuchtturmgegend und hüpfen, wenn man sich einigermaßen ruhig hält, um einen herum. Der Kanalrand ist mit Gras bewachsen und bietet nichts besonderes. Gegen Tandjong Priok zu münden noch mehrere solche Kanäle ins Meer mit ähnlichen Verhältnissen.

Nach der Spitze von Tandjong Priok zu kommt Sandküste, hier wächst mit ihren Stelzwurzeln vereinzelt *Rhizophora*. Einzelne Steinblöcke liegen hier, wenige *Periophthalmus chrysopilos* hüpfen herum. Man erhält ähnliche Eindrücke wie von der Nordmangrove der Insel Hoorn. Landeinwärts von der erhöhten Strandlinie kommt ein Abfall zu einem Sumpfstreifen mit dichtem Gestrüpp. In den Pfützen finden sich Kaulquappen, Mückenlarven, Krabben. Noch weiter einwärts liegt hier ein schönes Baum- und Buschvegetationsgebiet, in dem eine Ziegenmelkerart mit vorzüglicher Anpassung auffällt.

Küste zwischen Moeara baroe und Moeara Ange.

Geht man von Moeara baroe weiter nach Westen, so macht sich der Einfluß einer stärkeren Brandung allmählich geltend. Die Küste wird zunehmend sandiger. Der Mangrovegürtel wird hier schmaler. In den zahlreichen Fischteichkanälen kommen junge *Periophthalmus argenteolineatus* und *Periophthalmus schlosseri* vor. Die nächste größere Flußmündung ist die der Moeara Betaui. Sie trägt Grasrand, und hier wurde im Grase (4. II. 27) eine *Periophthalmus argenteolineatus*-Form mit teilweise verwachsener Brustflosse gefunden. Der Mündungsrand wird durch eine Schlammzone gebildet, hier kommen besonders viel *Boleophthalmus boddartii* und einige *Periophthalmus schlosseri* vor. Das größte Exemplar

von *Periophthalmus schlosseri* wurde hier am 4. II. geschossen. Noch weiter links mündet der Angkefluß mit zwei Armen in das Meer. Seine Mündung wird von einer prachtvoll üppigen Mangrove umwachsen, die weit in das Land hineinreicht. Kleine Kanäle, überwölbt von den Gebüschern der Mangrove, durchziehen das Gebiet; hier wurden *Periophthalmus schlosseri* beobachtet. Viele Makaken wurden hier beim Besuch am 4. II. gesehen und Bäume, die voll von fliegenden Hunden waren.

4. Die Küste gegenüber der Insel Onrust.

Am 22. II. 27 wurde die Küste gegenüber Onrust besucht, dort, wo eine Meeresbucht parallel zur Küste tief ins Land einschneidet und so einen Landzipfel als Halbinsel abschnürt. Die Meeresseite dieses Landzipfels hat Sandküste, wo *Rhizophora* wächst (Abb. 7a u. b). Charakteristisch ist hier, daß der Boden, soweit die *Rhizophora*-Wurzeln reichen, blockartig zusammengehalten wird und der Block infolge der stärkeren Brandungswirkung gegen das Meer abfällt. Hier wurde eine *Periophthalmus chrysospilos*-Varietät gefangen und eine kleine Periophthalmenform (Varietät von *Periophthalmus argentilineatus*). Hinter den vereinzelt Rhizophoren im Meer kommt ein schmaler erhöhter Sandstreifen, der nun landeinwärts wieder abfällt und einem von einer Mangrove erfüllten Sumpf Platz macht, deren Stelzwurzeln manneshoch sind. Er reicht bis zu der Meeresbucht an der andern Seite und umgibt diese allseitig. Er ist also von beträchtlicher Ausdehnung und infolge seiner Dichte nur schwer zu begehen. Der Boden der Meeresbucht ist von einem sterilen Ebbschlamm wie in Zone III erfüllt. Am inneren Rande der Bucht finden sich Winkerkrabben; die ökologischen Verhältnisse sind wie in Zone II. An dem Flußlauf, der hier einmündet, fand sich *Periophthalmus schlosseri*.

5. Fischteiche und Rawah (Morast), auf Zone I landeinwärts folgend.

Die Fischteiche sind eingehend von SUNIER beschrieben worden. Wir fanden hier noch gelegentlich *Boleophthalmus boddarti*, der auch im Süßwasserschlamm leben kann.

In dem Palmenwaldgebiet, weiter landeinwärts, zwischen Batavia und dem Angkefluß, liegen eigentümliche Süßwassertümpel, die durch ihre Fische auffallen, die meist accessorische Atmungsorgane besitzen. Dieses Gebiet wird von den Eingeborenen Rawah genannt (d. h. Morast). Der „Morast“ steht mit den Flüssen zum Teil in Verbindung. Da das Wasser hier eine recht hohe Temperatur, bis zu 33°, erreichen kann, herrscht hier offenbar Sauerstoffmangel, und alle größeren Wassertiere müssen Luftatmung besitzen. Von Labyrinthfischen findet sich hier *Ana-*

bas, *Ophiocephalus striatus*, *Trichopodus trichopterus*, von Siluriden *Clarias*, ferner soll eine Mormyridenart hier vorkommen. Die Verwandten dieser Formen sind als echte Wassertiere zum Teil in den Flüssen zu finden.



Abb. 7a.



Abb. 7b.

Abb. 7a, b. Die typische Nordküste mit versandeter Mangrove. Aufnahmen gegenüber der Insel Amsterdam (siehe Karte 4a). Typische Stelzwurzelmangrove.

6. Die der Bucht von Batavia vorgelagerten Koralleninseln.

Das Wasser bei den Koralleninseln ist vollkommen klar, irgendein Einfluß vom Lande ist nicht mehr zu spüren.

Die Insel Hoorn (Ajer Besar) als Typus:

Auf der unbewohnten Insel Hoorn lassen sich folgende Gebiete unterscheiden: das bewaldete Innengebiet, der steinige und sandige Korallenstrand mit *Coenobita*, Strandocypoden und Grapsiden, ein schmales steriles Geröll oder Sandgebiet im Meer soweit die Ebbe reicht, ein Gebiet aus toten Korallen, das schon von allerlei Felstieren besiedelt ist und das Gebiet der lebenden Korallen mit seiner unerschöpflichen Bewohnerschaft. Einzelne Mangrovestellen sind dadurch ausgezeichnet, daß sie ganz im Meere stehen und höchstens bei tiefster Ebbe trockenliegen. Als Gebiet mit besonderem Gepräge sind noch etwas abgeschnürte Buchten zu erwähnen. In diesen Buchten wurden eine Klebholothurie (*Synaptida*), riesige Seerosen, *Hemiramphus*-Arten usw. gesammelt. Die erste Mangrovestelle, im Osten der Insel gelegen, die man erreicht, wenn man bei der Landung an der Hausruine in der entgegengesetzten Uhrzeigerichtung um die Insel herumgeht, ist die Mangrove der 13 Bäume. Im Sande bei den Luftwurzeln wurden eine besonders große Geyphyreenart und irreguläre Seeigel gefunden. Auf Steinen zwischen den Wurzeln findet sich ein Polychät, der seine Parapodien als Hebelwerkzeuge benutzt und sich ähnlich wie ein Myriapode fortbewegt. Abgestorbene Wurzeln werden gern von Polychäten bewohnt. An der Nordseite der Küste ist die Insel flacher, in diesem Gebiet sind Hornkorallen häufig.

Der Mangrovezone der Nordostküste Javas ist nun eine Reihe von ähnlichen kleinen Inseln vorgelagert, genannt »die tausend Inseln«. Die Gliederung all dieser vielen kleinen und meist unbewohnten Inseln ist so, daß die Südküste Korallen- und Sandstrand hat, während an der Nordseite Rhizophoren (Mangrove) sich weit hinaus in das Meer ausbreiten und hier neues Land befestigen. Auch die Flora ist dementsprechend verschieden, an der Südseite Alang-Alang, Gras und darauf Urwald, an der Nordseite *Ipomea pescaprae*, *Ilsiformea* und Mangrovepflanzen frei im Seewasser stehend.

Auf manchen Inseln sind auch die Charaktertiere der Mangrove, die Periophthalmen vorgedrungen oder vielleicht neu entstanden, so z. B. auf Edam (Pulu Damar Besar). Ihre Stammformen, die Gobiiden, sind hier überall vorhanden.

Edam ist besonders durch einen dichten Mangrovegürtel ausgezeichnet. Ein Teil der Mangrove wächst hier an einer sumpfigen Zone

des Strandgürtels, ein anderer Teil, wie bei Hoorn, im Meer. Hier wurden an den Stämmen *Salaria*s gefunden und eine *Periophthalmus kochi*teri-Form lokaler Variation.

Auch auf der Insel Kerkhof (Pulu Kellor), die im Westen eine grobsandige, fast abgeschnürte Bucht hat, wurde im September 1926 eine mittelgroße helle *Periophthalmus*-Art beobachtet, wahrscheinlich dieselbe wie auf Edam.

Auf den sterilen Korallenbänken finden wir einen Fisch, der in Parallelentwicklung (Konvergenz) zu den *Periophthalmus*-Arten ebenfalls das Land erobert hat, *Salaria*s spec., der sich aus den Blenniiden herleitet. Seine weiteste Landanpassung beobachten wir erst an tropischen Brandungsfelsen, so an Javas erste Punt, Wijnkoopsbai, Süd-Noesa Kambangan, Ceylon; weiterhin fanden wir ihn auf Perim im roten Meer.

Auf der Insel Hoorn sahen wir nun weiterhin noch Tiere in großen Mengen, die unser besonderes Interesse erregten, nämlich Land-Einsiedlerkrebse (*Coenobitidae*). Durch einen Deutschen, Herrn RHODE, der mir in der ersten Zeit meines Javaaufenthaltes und auch später in aufopfernder Weise geholfen hat, wurde ich bei einem Aufenthalt auf Hoorn darauf aufmerksam gemacht, daß dort Krebse in Schnecken-schalen auf dem Lande herumlaufen und Ausflügler sogar das Frühstück wegstehlen sollten. Ich ging der Sache nach und fand auf unsern mit Fett getränkten Butterbrotpapieren Hunderte von Einsiedlern in allen Größen. Diese Tiere gehen nur abends an das Wasser, um Beute zu haschen, auch wohl an trockenen Tagen, um sich zu netzen, fliehen aber das tiefere Wasser, weil sie darin ertrinken. Sie sind völlig zu Landtieren geworden, die nur noch ihre Brut im Wasser absetzen. Die Landeinsiedler (Coenobiten) erobern noch dauernd weiter das Land, ich sah sie inland auf Bäumen und Sträuchern. Sie sollen auch schon 300 km landeinwärts auf Atapdächern beobachtet worden sein.

7. Die Nordwest- und Westküste Javas.

Wir kommen jetzt zur Nordwestküste Javas, westlich von der Bucht von Batavia. Der breite Sumpfgürtel hört hier immer mehr auf. Der Strand ist meist sandig und mit Rhizophoren bewachsen. Weiter landwärts ist ein ausgesüßter Mangrovengürtel mit *Bruguiera*. Überall findet man unter den Tieren noch Landanpassungsformen, die sich an die schon geschilderten anschließen.

Eine etwas nähere Beschreibung verdient im Anschluß hieran die Westküste Javas an der Sundastraße.

Allgemeine Verhältnisse: Die Gezeiten sind dieselben wie an der Nordküste. Es sind Eintagsfluten. Der Salzgehalt ist um eine Spur geringer. An der Westküste grenzt zum Teil das Gebirge an das Meer, an diesen Stellen ist Felsküste; diese ist bei Laboean zum Teil eigenartig ausgebildet durch breite Felsplatten, die oft weit in das Meer hinausgehen und so eine Felsenflachküste bilden. Der Kokospalmenwald bzw. Urwald grenzt meist unmittelbar an das Meer. An einzelnen Stellen siedelt sich Mangrove an, so daß hier gerade die erste Besiedlung zu beobachten ist. Zwischen diesen Gebieten liegen Buchten mit kleinen Felsmündungen. Die Brandung ist zur Zeit der Flut an den Felsen ziemlich heftig.

Die Küste bei Laboean wurde etwas eingehender untersucht. Der Ort Laboean liegt (Karte Abb. 8) in einer Bucht der Westküste auf dem südlichen Ufer einer kleinen Flußmündung. An der südlichen Seite der Bucht, wie auch weiterhin, grenzt der Kokospalmenwald unmittelbar an das Meer. Da, wo das Wurzelwerk der Palmen aufhört, folgt ein 1—2 m tiefer Abfall zu einem schmalen Kiesstrand, der dann in eine Felsplattenpartie übergeht, die an der südlichen linken Seite der Bucht nur eine Breite von wenigen Metern erreicht. Diese Felsplattenpartie ist in der Ebbezone wasserfrei; auf ihr wurde eine neue *Periophthalmus*-Art gefunden. Diese Periophthalmen vermögen sich auch bei heftiger Brandung am Felsen festzuhalten. Der Strand, besonders aber das nach der Seeseite hin offene Palmenwurzelwerk mit seinem Moder, ist voll von kleinen Landeinsiedlern. An sandigen Strandstellen springt in der Sonne eine *Talitrus*-Art mit gut entwickelten Augen. An den Palmenstämmen wurden kleine Landkrabben gefunden. Geht man um die Spitze an der linken Buchtseite, so ist hier dem Strande eine breitere Felsplattenpartie vorgelagert, die bis zum Anfang der nächsten Bucht, nach etwa 3 km, eine Breite von etwa 150 m erreicht. Die Felsen sind oft von Spalten durchsetzt, in denen auch bei Ebbe das Wasser bleibt, ebenso wie in ausgehöhlten Becken auf den Felsplatten selbst. In diesen Becken findet sich nun eine Lebensgemeinschaft für sich. Die hier wohnenden Formen müssen eine Anpassung an Temperaturveränderung, an Salzkonzentrationsänderungen und wohl auch Änderungen des Sauerstoffgehaltes besitzen. Hier lebt bei Ebbe auch der oben erwähnte Felsen-*Periophthalmus*, weiterhin sind zahlreiche Blenniiden vorhanden, wie auch der Papageifisch (*Scarus*). Der Fels selbst ist hier besiedelt mit kleinen Actinien, Hornkorallen usw. Außerdem kommen vor Stomatopoden, Garnelen, kleine Gobiiden, Nereiden usw.

Kommt man zu der Spitze am Anfang der nächsten Bucht, so ändert sich die Felsplattenformation. Sie wird noch breiter als zuvor,

aber man findet hier zwischen den Felsblöcken auf den Platten eine wenige Zentimeter dicke feste Schlammdecke, die übersät mit einer großen

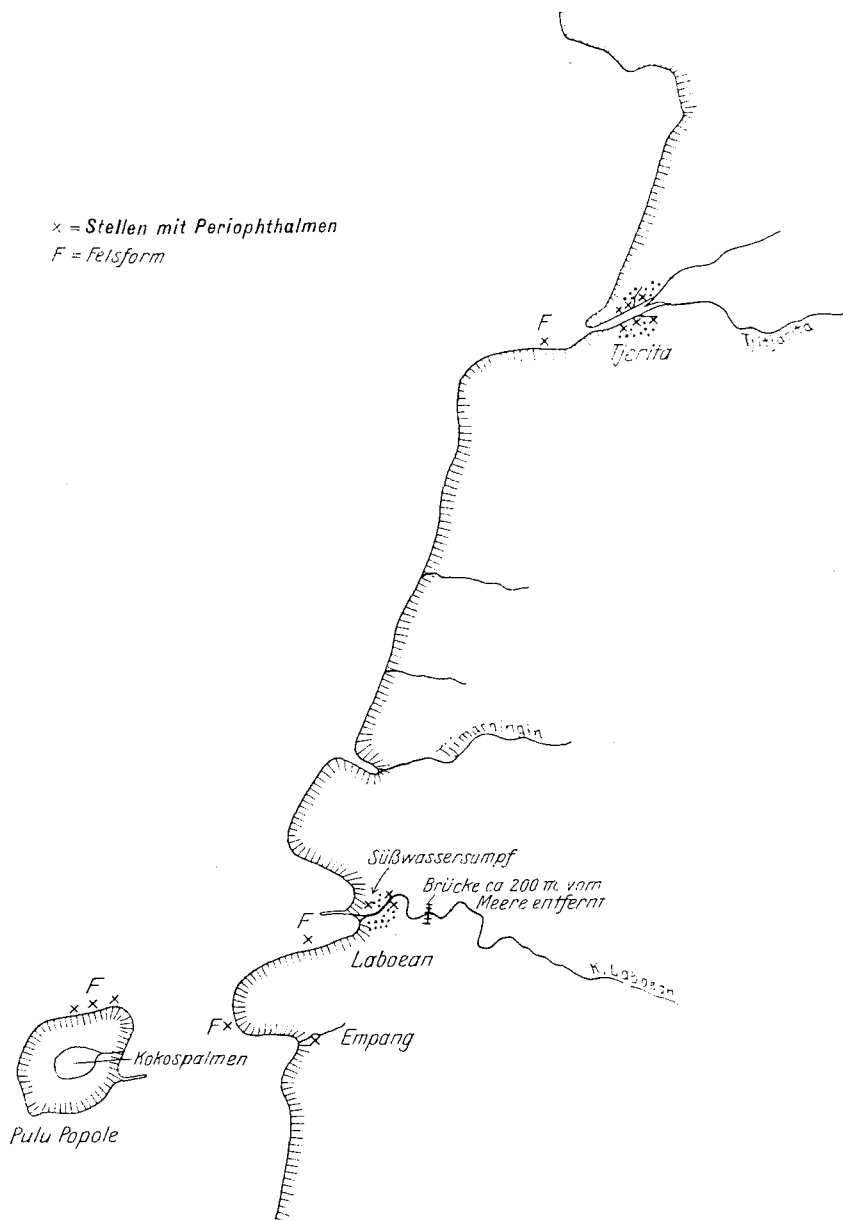


Abb. 8. Karte von Laboean (Bantam) mit vorgelagerter Insel Pulu Popole. x Stellen mit *Periophthalmen*, F Felsform von *Periophthalmoos*.

Zahl von kleinen Kreisen ist. Bei näherer Betrachtung stellt sich heraus, daß diese Kreise durch eine Unzahl von Hornkorallen gebildet werden. Der Raum zwischen ihnen ist ganz mit dem Schlamm ausgefüllt. Hier siedeln sich nun an verschiedenen Stellen auch einzelne Mangrovebäume an. Es ist möglich, daß diese Hornkorallenformation als Übergang von der Fels- zur Schlammformation eine allgemeine Bedeutung besitzt, daß diese Hornkorallen, die große Lebensfähigkeit besitzen,

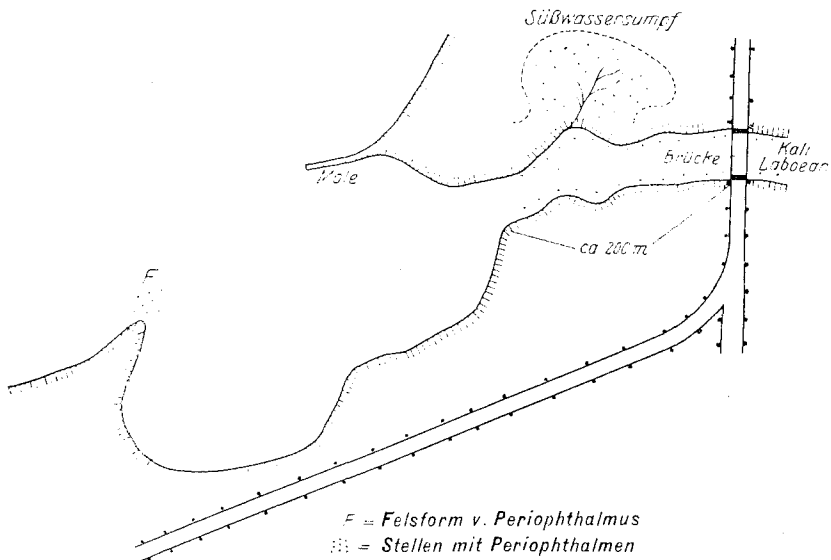


Abb. 9. Karte vom Süßwassersumpf am Kali Laboean in der Bucht von Laboean.

oft erst das Festhalten des Schlammes ermöglichen. Einzelne Anneliden kommen in diesem Schlamm vor. Der Fels-*Periophthalmus* wurde hier zur Ebbe beobachtet.

Die Bucht, die nun weiterhin kommt, ist von sterilem Sand erfüllt. Hier mündet ein kleiner Fluß, dessen Rand mit einem dichten stacheligen, ilexartigen Buschwerk bewachsen ist (*Acanthous ilicifolius*). In diesem Buschwerk hüpfte auf völlig trockenem Boden eine *Periophthalmus*-Art herum, der Kopfform nach eine *Periophthalmus argenteolineatus*-Varietät. Der Boden des Flusses ist von braunem Schlamm erfüllt, am Rande findet sich eine kleine *Periophthalmus argenteolineatus*-Varietät, die noch mehrfach an der Labocanküste gefunden wurde.

Auf der nördlichen Seite des Flusses von Laboean liegt etwa 50 m vor der Mündung ins Meer ein mit dem Fluß verbundener Süßwassersümpfel (Abb. 9). Zur Zeit der Flut ist das Flußwasser hier gestaut und

füllt den Tümpel, zur Zeit der Ebbe ist er fast leer und nur einige Lachen sind mit Wasser erfüllt. In dem Tümpel kommen zusammen Frösche mit Brut und Periophthalmen vor. An Periophthalmen sind vier Formen zu unterscheiden. Die ganz kleine Form *Periophthalmus argentilineatus* mit ziemlich steil abfallendem Kopf, eine *Periophthalmus chrysospilos*-ähnliche Form mit gelbbrauner Hautfärbung, eine mit etwas steilerem Kopfprofil, roter, dunkel gestreifter erster Rückenflosse, *Periophthalmus dipus* und der große *Periophthalmus schlosseri*. Die Periophthalmenarten kommen auch dem Fluß entlang vor bis zu der etwa 150 m oberhalb gelegenen Brücke. Die bei Ebbe zurückbleibenden Lachen erreichen je nach ihrer Größe über Tag eine außerordentlich hohe Temperatur, bis zu 40°. Der Sauerstoffmangel ist also evident und macht sich auch im Verhalten der Tiere bemerkbar.

Es findet sich ein kleiner Cruster (*Cumacea*?), der zu dieser Zeit dauernd aus dem Schlamm an die Oberfläche schießt, offenbar um Luft zu atmen. Man sieht so andauernd die Oberfläche solch einer kleinen Lache aufspritzen, als ob kleine Tropfen hineinfielen. Es kommt eine kleine *Gobius*-Art vor, die eine ungemeine Lebenszähigkeit besitzt. Einige Exemplare blieben in einem geschlossenen Sammelglase noch nach 24 Stunden am Leben. Kleine Schnecken sind häufig. Im Tümpel stehen grasbewachsene Erdklötze, die von Landkrabben bewohnt werden. In zweien dieser Erdklötze wurden in Löchern große Stomatopoden gefunden, einer auch auf dem Lande wandernd. Anneliden wurden im Schlamm nicht beobachtet.

Die nördliche Seite der Laboeanbucht wird von Sandstrand gebildet. Auf dem Sande ist die blitzschnelle Strandkrabbe (*Ocypoda*) sehr häufig. Am Ende der Bucht kommt wieder Felsplattenküste, die aber hier nicht sehr breit ist. Manche der Felsplattenbecken haben hier etwas Schlamm am Grunde, und an einigen Stellen waren auch Mangrovebäume. Im übrigen ist die Fauna die gleiche wie an der südlichen Seite der Bucht. Material aus einem vergifteten Becken: Blenniusarten, zwei Arten kleiner Gobiiden (?), ein *Scatophagus*-ähnlicher Fisch, ein Papageifisch, zwei Stomatopoden, eine kleine Garneele, Anneliden, und zwar *Nereis*-Arten.

Die Küste bei Tjerita.

Bei Tjerita, einem Dorf nördlich von Laboean, münden zwei kleine Flüsse zusammen ins Meer (Abb. 10, Kali 1 und 2), die sich kurz vor ihrer Mündung vereinen. Der rechte Fluß läuft vor seiner Einmündung in den linken ein kleines Stück entlang parallel zur Küste, so daß nur ein

schmäler Landstreifen ihn vom Meer trennt. Auf der Landseite dieses Flußabschnittes ist Sandschlamm, der überaus reich an kleinen *Periophthalmen* ist. Auf der gegenüberliegenden Seite ist dichter Grasbewuchs. Geht man auf der Innenseite auf dem Zipfel, der durch die beiden Flüsse gebildet wird, bis zur Spitze an ihre Vereinigung, so liegen hier Felsblöcke auf Sand, wo die schnellen Meerspinnen häufig sind. Die linke Seite der Meeresbucht, an der Einmündung der Flüsse, ist dadurch charakteristisch, daß statt der Felsplatten große Felsblöcke auf kiesigem und sandigem Untergrund stehen. Die Felsblöcke sind voll von Krabben. Auf einem Felsblock wurde über dem Wasserspiegel ein myriapodenartig sich fortbewegender Annelid gefunden; dieses Vorkommen war insofern merkwürdig, als die Flut noch im Steigen war, er also nicht zurückgeblieben sein konnte. Er zeigte die Eigentümlichkeit, über den Wasserspiegel emporzukriechen auch im Sammelglas.

Die Küste bestand aus Sand mit vielen Coenobiten, dahinter Palmenwald. Über die Spitze der kleinen Bucht hinaus kamen wieder Felsplatten. Hier wurden kleine Fels-

Periophthalmen gefangen. Am Ufer des linken Fließchens aufwärts fand sich eine *Periophthalmus argentilineatus*-Varietät. Sie versteckte sich gern in den Höhlen, die durch das Überhängen des Wurzelwerkes der Palmen gebildet wurde. Im Dorf selbst, wo die Brücke über das Fließchen führt, wurde noch eine *Periophthalmus dipus*-Varietät gefangen, die durch ihre ausgeprägte schlammgelbe Färbung auffiel.

Ganz westlich, Sumatra genähert, liegt »Javas erste Punt«. Die westliche Innenseite dieser Halbinsel der Sundastraße zu hat flachen Abfall der Küste und besteht aus Kiesstrand. Die Steine sind sehr reich an Gephyreen (*Aspidosiphon* und *Chloeosiphon*). Die Südseite der Halbinsel hat steilen Abfall der Felsen und überaus heftige Brandung. Hier

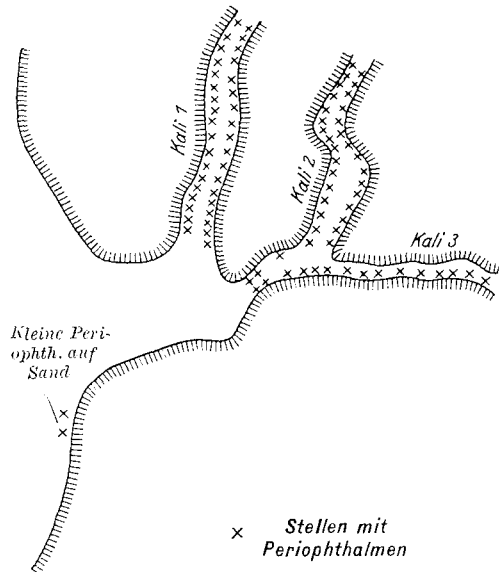


Abb. 10. Karte der Mündung von Tjitjaka und Tjjarita in der Bucht von Tjerita.

sind sehr eigentümliche Brandungsformen; im Schaum der Brandung findet sich sehr häufig *Salarias*, am Felsen kleben Seeigel mit zu Schuppen umgewandelten Stacheln (*Colobocentrotus*), Patellen und Chitonen.

Die West- oder Bantamküste gehört zu den schönsten Javas, weil das Gebirge hart an die Küste heranreicht und dadurch wunderbare Buchten mit herrlichen Wäldern geschaffen werden.

Die Westküste Javas bildet die alte Landbrücke zu Sumatra. Der Strand ist hier auch meist sandig, dazwischen Zonen von Korallen- und Lavamassen. Das Land ist weit mit Bimssteinblöcken vom Ausbruch des Krakatau übersät. Als Reste der früheren Seemangrove sind hier nun Inlandssümpfe sehr interessant, wie sie besonders charakteristisch in Anjer und Laboean zu finden sind.

An der ganzen Westseite Javas finden wir weiterhin an der mit Kokospalmen bewachsenen Küste zahlreiche Flüsse, deren Ufer schlammig und mit Mangrove bewachsen sind. Sie sind immer von Periophthalmen besiedelt. Hier haben wir die Anpassung nicht nur an das Land, sondern auch bei den stärker amphibischen Formen an das Süßwasser. Noch schöner war diese Anpassung in den zahlreichen Sümpfen in der Nähe der Flußufer zu beobachten. Hier lebten Periophthalmen der verschiedensten Art friedlich mit Fröschen zusammen, so daß man sie infolge der ähnlichen Lebensweise oft nicht mehr unterscheiden konnte, wenn sie nur mit dem Kopf aus dem Wasser heraussahen. Auch Sumpfeinsiedler, Krabben und sehr große Stomatopoden lebten hier in dieser neuen Umgebung. Fast noch mehr setzte es in Erstaunen, daß Periophthalmen auch auf Korallen und auf Lavafelsen zu leben vermögen, wie das an der Küste Bantams und besonders auf der Insel Popole (Abb. 8) festzustellen war.

In dem Maße, wie dann die Küste mehr felsige Formation mit starker Brandung bekommt, hört *Periophthalmus* auf, und dafür bekommen wir nun eine neue Anpassungsreihe in den Salariiden, die sich von den Blenniiden ableiten. Diese Fische leben in flachen Ufergewässern zwischen und an Steinen. Wird nun die Brandung stärker, so suchen sie natürlich Schutz. Das kann einmal so geschehen wie bei den Gobiosociden, die Saugorgane entwickeln, um sich an die Felsen anzuheften (*Lepadogaster*), oder die Tiere fliehen die Brandungswelle, wie *Salarias*, und kriechen auf feuchte Felsen außerhalb des Wassers. Dafür sind nun neue Anpassungen nötig, die eine gewisse Parallele zu den Periophthalmen gewähren. Wie letztere haben sie auch *Exophthalmus* bekommen, der erst allmählich in der Formenreihe zur Ausbildung kommt.

8. Die Südküste Javas.

An der Südküste Javas haben wir zwei Tagesgezeiten. In größeren Intervallen kommen die großen Sturzwellen, die in der Brandungszone sehr gefährlich werden. Überall, wo an Felsen die Brandung sich heftig bricht, haben wir zahlreiche Salariiden, die sich schlängelnd und hüpfend auf dem Felsen außerhalb der Wasserzone bewegen. Sehr schön war das im westlichen Teil der Wijnkoopsbai zu beobachten (Abb. 11).

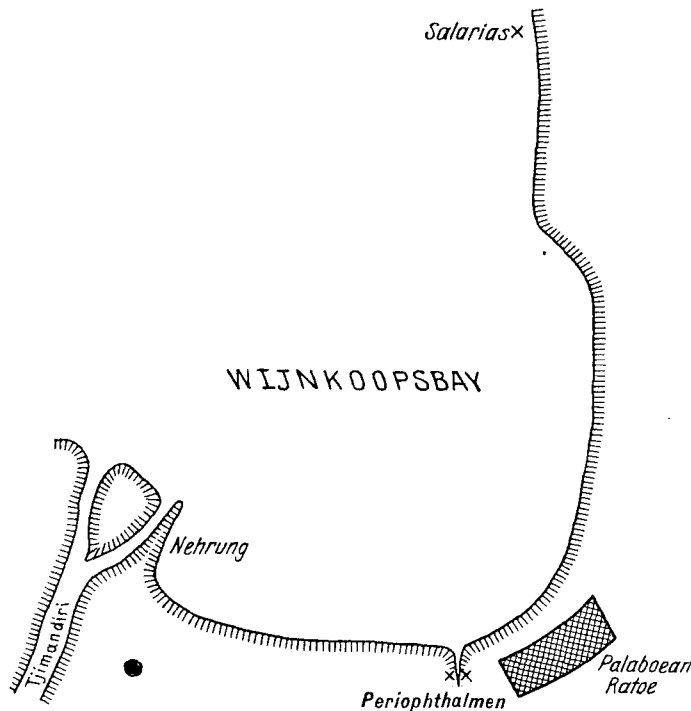


Abb. 11. Schematische Skizze der Wijnkoopsbai, Südküste Javas. Fundort von *Salaris*.

Im sumpfigen östlichen Teil der Bucht war *Periophthalmus chrysospilos* und *argenteolineatus* in diesen Varietäten häufig, daneben viele Landeinsiedler.

Außerordentlich interessant ist der Hafen von Tjilatjap und die Kindersee mit der vorgelagerten Insel Noesa Kambangan (Abb. 12 bis 16). Besonders das nördliche Ufer der Kindersee ist ein unübersehbares Mangrovegebiet, das bei Flut mehr oder weniger unter Wasser steht. Manche mit Mangrove bewachsenen Inseln sind auch begrast, so daß sie schon als Festland anzusehen sind. Zwischen den Mangrovestauden

sind die großen *Periophthalmus schlosseri* sehr häufig, weite Strecken blitzschnell über Wasser und Land eilend. In den kleinen Ebbetümpeln

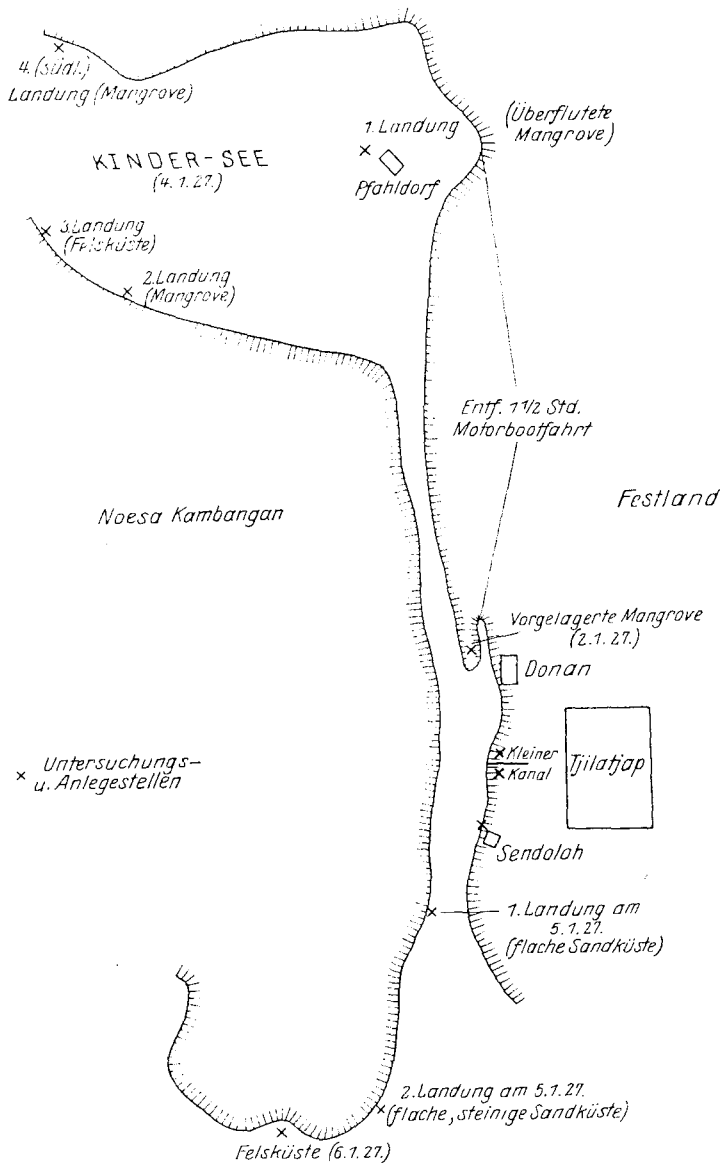


Abb. 12. Küste von Tjilatjap und Insel Noesa Kambangan, Südküste Javas. Übersicht.

und auf dem Schlanum sieht man viele *Periophthalmus argentilineatus*-Varietäten. Besonders interessant war ein kleiner, an den Ufern mit

Steinen befestigter Bach, der im Ort Tjilatjap östlich vom Hafen in den $1\frac{1}{2}$ m breiten Kanal zwischen Noesa Kambangan und dem Festland einmündet (siehe Skizze Abb. 14a und b). An der Mündung fand sich *Periophthalmus dipus*, weiter im Kanal bis an die Straßen eine *Periophthalmus argentilineatus*-Varietät, die auf den Ufersteinen jagt und ihren Wohnsitz zwischen den Mauersteinen hat. Hier wurde auch durch Vergiftung des kleinen Baches zur Ebbezeit die Brut von *Periophthalmus argentilineatus* gefunden, die mit einer Reihe von Gobiidenformen am Grunde des Wassers lebt.

Coenobiten sind überall reichlich in allen Anpassungsformen zu finden.

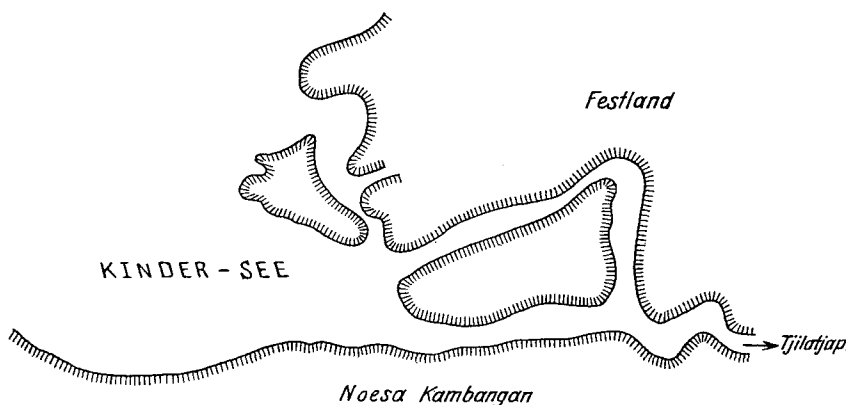


Abb. 13. Einfahrt in die Kindersee von Tjilatjap aus.

An den Mangrovebüschen und -stämmen etwas über der Fluthöhe fanden sich zahlreiche Austern, die auch amphibisch leben. Nur zur Zeit der Hochflut werden sie von dem Wasser erreicht.

In der Kindersee, unweit vom ersten Pfahlbau (siehe Karte 12), wurde ein schmaler Streifen Mangrove mitten in der See getroffen. Nur die Spitzen der Sträucher (eine *Rhizophora*-Art) standen aus dem Wasser. Auf den Zweigen befanden sich Krabben und zahlreiche amphibische Schneckenarten, letztere in vielen Varietäten; eine Krabbe fraß gerade einen Laubfrosch. Im Wasser *Hemiramphus* und *Tetrodon*; der Schlamm war so gut wie steril.

Die Insel Noesa Kambangan ergab im wesentlichen dieselben faunistischen Verhältnisse wie die Wijnkoopsbay und die Bucht von Pangdaran (Abb. 15 und 16).

Temperaturen und Salzgehalt an der West- und Südküste wie folgt:

Tjilatjap, Anlegeplatz 1 (5. I. 27), Noesa Kambangan, morgens 8 Uhr, Flut 11 Uhr vorm. Salzgehalt: 28 ‰.

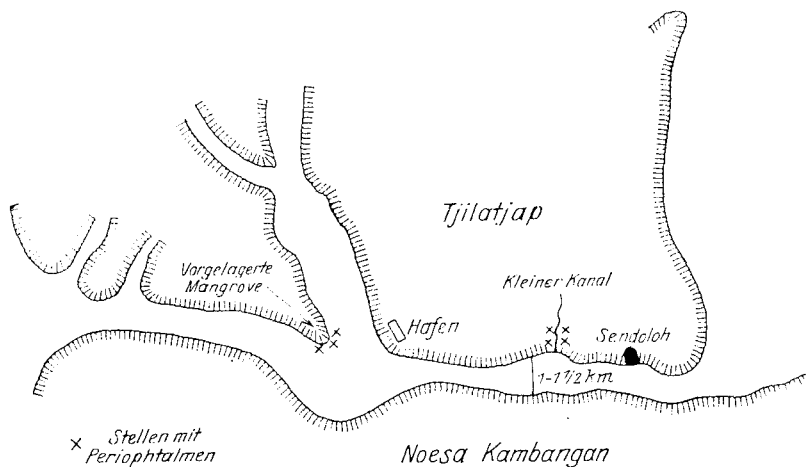


Abb. 14 a.

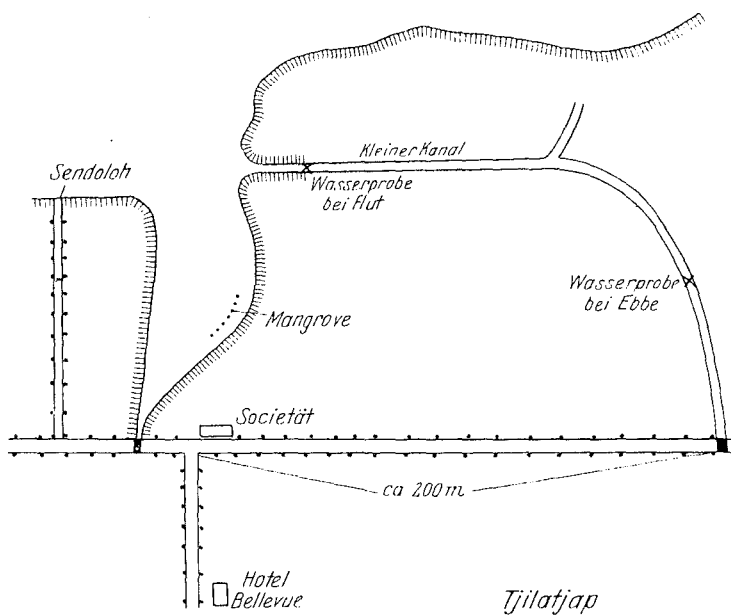


Abb. 14 b.

Abb. 14 a, b. Detailskizzen von Tjilatjap.

Noesa Kambangan, Südküste, Salarias-Bucht (6. I. 27), 9 Uhr vorm. Strandteich mit Kaulquappen. Salzgehalt: 1,4 ‰.

Tjilatjap, kleiner Kanal, Ebbe 6 Uhr vorm. und 2 Uhr nachm.,
Flut 10 Uhr vorm. und 8 Uhr nachm. Wasserprobe vom 7. I. 27

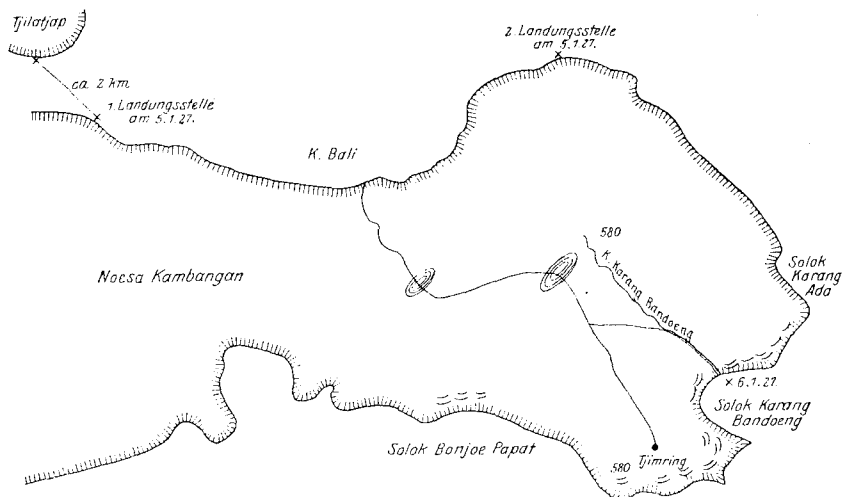


Abb. 15. Karte der Südostecke von der Insel Noesa Kambangan.



Abb. 16. Südstrand der Insel Noesa Kambangan.

7 Uhr abends bei hereinströmender Flut Kanal halbgefüllt. Anfang des
Kanals. Salzgehalt: $4,24 \frac{0}{100}$.

Tjilatjap, kleiner Kanal, Wasser 2 Uhr nachm. zur Ebbezeit weit vom Meer vor der ersten Brücke entnommen (7. I. 27). Salzgehalt: 7,03 ‰.

Salzgehalt auf Hoorn bei den *Lingula*-Versuchen: 28. XII. 26 Salzgehalt 33 ‰.

Temperaturen des Wassers: Tjilatjap zwischen Noesa Kambangan und Hafen (3. I. 27) 10 Uhr vorm. 27°, 1/2 12 Uhr 29°.

4. I. 27. Kindersee, Mangrove in der Sonne vorm. 10 Uhr 32,2°, im Schatten 28°.

5. I. 27. Küste von Noesa Kambangan 9 Uhr vorm. 28°, 1 Uhr nachm. 30°.

25. II. 27. Batavia 10 Uhr vorm. (7 Uhr vorm. Flut), Zone 3, Wasser 32°, Schlamm 31°, Zone 4 Oberfläche 31°, Tiefe 30 5° *Lingula*-Zone 30°. Wasser Pulu Popole vorm. 11 Uhr 29°, Salzgehalt: 31,2 ‰. Laboean: Kaliwasser an der Brücke von Laboean Süßwasser mit Ärometer nicht mehr meßbar. Kleiner als 1/2 ‰.

Süßwassersumpf bei Laboean bei Flut und Ebbe unter der Grenze des Meßbaren.

Temperatur randlich bei Ebbe 38°, weiter einwärts 35° (4 Uhr nachm.), Temperatur bei Flut 33° (11 Uhr vorm.).

9. Die Nordwestküste Sumatras.

Sehr interessant ist nun auch ein Vergleich der Nordostküste Sumatras mit der Nordküste Javas. Sumatra ist die ältere Insel. Das Schlammgebiet ist ungleich mächtiger als auf Java und ist auch schon stärker gefestigt. Leider konnten wir nur 2 Tage im Hafen von Belawan unsre Untersuchungen anstellen (Abb. 17). Die ausgesüßte Mangrovezone reicht nahe an Medan heran. Überall ist sie von breiten Flüssen, Kanälen und Bächen durchzogen. In großer Zahl und dicht beieinander beobachtet man an den Ufern die großen Wohntrichter (1 m und mehr Durchmesser) von *Periophthalmus schlosseri*. *Periophthalmus schlosseri* bevölkert auch die Ebbezone der Küste von Belawan. Die Form kann sowohl im Süß- wie Brack- wie auch Meerwasser leben, da ja die Wasserrespiration nur noch zeitweilig erfolgt und von untergeordneter Bedeutung ist. Die Arten der Periophthalmen und Boleophthalmen, die auf Java vorkamen, waren auch hier vertreten, nur in Lokalvarietäten abgeändert. Besonders auffällig war, daß der Strand nahe den Eingeborenenhäusern dicht nebeneinander kleine Erdhaufen zeigte, die wie von Regenwürmern herrührend aussahen. Als wir nach-

gruben, fanden wir zu unserem Erstaunen Erdnereiden und *Lycastis*-Arten, daneben *Physcosoma lurco*, die auch in der tonigen Erde in Gängen

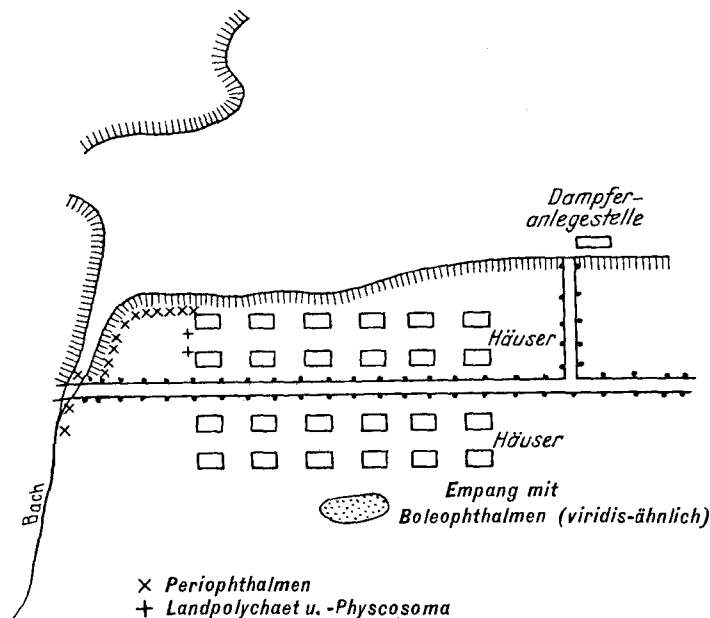


Abb. 17. Skizze von Belawan (Sumatra) mit Fundplätzen.

lebten. Alle diese Tiere wurden noch 1 Jahr lang, bis 10. IV. 28, in Tübingen im Warmehaus im Blumentopf gehalten.

D. Die biologischen Bedingungen der Landtierwerdung.

Durch die kurz skizzierten Befunde haben wir jetzt eine Anschauung erhalten davon, wie heute noch aus allen Tierstämmen neue Formkreise sich herausdifferenzieren können. Alle Übergangsformen von Meerestieren zu feuchthäutigen Landtieren lassen sich feststellen, sowohl bei Mollusken, Echinodermen, Polychäten, wie bei verschiedenen Dekapoden, wie auch bei den scheinbar so formenstarrten Teleosteen. Andererseits hat es *Lingula* durch Ausweichanpassung stets verstanden, sich ihre unveränderte Umwelt zu sichern. Sie realisiert ihren Genbestand seit dem Präcambrium immer in der gleichen Weise. Die übrigen Anpassungsformen haben nun latente Gene realisiert, die sie befähigen, allmählich neue Umweltsbedingungen zuerst zu ertragen, dann zu beherrschen durch consecutive (fortschreitende) Adaption.

Nun zunächst kurz einige Worte über die Möglichkeit, die die Meerestiere für den Übergang zu Süßwasser- und zu Landtieren haben und

die herausdifferenzierten Organe bei den einzelnen Formen, bevor wir auf den Begriff »Adaption« und seine Bedeutung zur Stammesgeschichte eingehen.

Wie HESSE in seiner ausgezeichneten Tiergeographie (1924) mit RÜTIMEYER sagt, das Meer ist »die große Mutterlange aller Lebenswelt«, so gilt das besonders für den ungeheuren Formenreichtum der tropischen Meere. Hier sind allein noch alle Baupläne der tierischen Organisation vorhanden. Die Tiere leben hier schon deshalb unter ungewöhnlich günstigen Bedingungen, weil ihr inneres Medium, der Körpersaft, mit dem Außenmedium (wenigstens bei allen Evertebraten) isotonisch ist. Ihre Haut ist eine semipermeable Membran, die wohl das Wasser durchläßt, nicht aber die gelösten Stoffe. Die marinen Evertebraten haben dieselben Salze in ungefähr gleichem Mengenverhältnis wie das Meerwasser. Ein mariner Krebs oder Polychät besitzt also die gleiche Molarkonzentration und den gleichen osmotischen Druck wie das Meerwasser. Bei den Selachiern hat das Blut zwar einen geringeren Gehalt an Salzen als das Meerwasser, es werden aber reichliche Mengen von Harnstoff (2—3%) beigemischt, so daß das osmotische Gleichgewicht erreicht wird. Die Knochenfische sind dagegen in dem osmotischen Druck ihrer Körpersäfte unabhängig vom Meerwasser geworden, ihr Blut hat eine viel geringere molekulare Konzentration als jenes (HESSE).

Die primären Süßwassertiere stammen nun zweifellos von Meeres-tieren ab. Sie mußten also die molekulare Konzentration der Meeres-vorfahren für das Brack-, dann für das Süßwasser mitbringen. Tatsächlich besitzen die Süßwasserformen eine höhere osmotische Spannung als das umgebende Wasser. Folgende Tabelle nach PARNAS (1926) gibt darüber Auskunft:

Meerwasser	ca. 1,24	Mol l	--
Blut mariner Wirbelloser	» 1,24	»	
<i>Conger vulgaris</i> (mariner Teleosteer)	» 0,50	»	Blut
<i>Astacus</i> Flußkrebse	» 0,43	»	»
<i>Esox lucius</i> Hecht	» 0,27	»	»
<i>Hirudo</i> Blutegel	» 0,23	»	Kochsalz
<i>Paludina</i> Süßwasserschnecke	» 0,09	»	Blut
<i>Unio</i> Süßwassermuschel	» 0,08	»	»

Die unterste Grenze der Elektrolytkonzentration scheint bei 0,08 (*Anodonta*) zu liegen. SCHLIEPER (1928) meint, daß diese Grenze der mit den normalen Lebensvorgängen verträglichen Molarkonzentration der Körpersäfte für höhere Tiere etwas weiter auf 0,2—0,4 Mol. pro Liter

heraufzusetzen ist. Wenn marine Tiere sich allmählich an das Süßwasser anpassen, so ist dazu nötig, daß durch die semipermeable Körpermembran ein beständiger Strom von Wasser in das Tier hineindiffundiert. Die Körperflüssigkeit hat ja eine höhere osmotische Spannung als das umgebende Wasser, die allerdings nicht so hoch ist wie die des Seewassers. Die Verdünnung der Körperflüssigkeit ist aber nur bis zu einer gewissen Grenze möglich, folglich muß stets Wasser abgegeben werden, oder das Eindringen von Wasser muß durch Veränderung der Beschaffenheit der Membran verhindert werden (Schleim bei Schnecken und Fischen). Der erste Weg ist oft beschritten worden, so daß durch die Nieren das Wasser wieder abgegeben wird. Für den Frosch hat OVERTON nachgewiesen, daß er durch die Haut Wasser aufnimmt und dieselbe Menge gleichzeitig wieder durch die Niere abgibt. Die gesteigerte Ausbildung der Nierenfunktion ist auch nach HESSE eine der Grundbedingungen für die Anpassung an das Süßwasser. Nun ist nach SCHLIEPER weiter noch wichtig, daß salzreiches Wasser die Atmung gegenüber Süßwasser erleichtert, worauf eine Reihe von morphologischen und ökologischen Tatsachen hindeuten. Weiterhin macht es SCHLIEPER wahrscheinlich, daß die Salzkonzentration auch insofern für die Atmung eine große Bedeutung hat, und zwar in bezug auf die CO_2 -Bindung. Er stellt fest, daß die Menge der Monocarbonate im fallenden Salzgehalt abnimmt durch die Abnahme der Alkalinität. Wo nun Monocarbonate vorhanden sind, wird irgendwie produzierte Kohlensäure chemisch gebunden, und das ist im Meer- und Brackwasser der Fall. Das Süßwasser hat nun so gut wie keine Monocarbonate, es kommt daher nur eine physikalische Lösung in Frage. Ein Kubikzentimeter Süßwasser, das nur Bicarbonat enthält, kann daher weit weniger CO_2 aufnehmen als die gleiche Menge Salzwasser, das CO_2 chemisch bindet, aber daneben auch noch physikalisch lösen kann.

Bezüglich dieser Auffassung SCHLIEPERS, die noch weiterer Begründung bedarf, ist es interessant, die Haut- bzw. die Lungenatmung des Frosches zu vergleichen. Der Frosch scheidet hauptsächlich durch die Haut CO_2 aus und nimmt durch die Lunge O_2 auf. Auch bei einer unter Wasser gehaltenen *Rana esculenta* macht die CO_2 -Ausscheidung keinerlei Schwierigkeiten (KROGH). Sind die Überlegungen SCHLIEPERS jedoch richtig, so müßte der Frosch leichter durch die Lungen CO_2 ausscheiden können.

Es ist nun aber, wie HESSE hervorhebt, eine vergleichsweise geringe Artenzahl von primären Süßwassertieren vorhanden, so daß wohl eine vorhandene spezifisch gleichgerichtete Veranlagung angenommen

werden muß, denn in den verschiedensten Gegenden sind wieder Angehörige der gleichen Gattungen und Familien, die den Übergang von Meer- zu Süßwasser vollbracht haben, so *Cottus* und Verwandte, die Gobiiden, Elopiden, Syngnathiden, Selachier. Die Krebsgattung *Atya* (kapverdische Inseln, Westindien, Philippinen, Samoa), die Palaemoniden (Europa, Südamerika, Ost- und Westafrika). Die Echinodermen, Brachiopoden und Tunicaten fehlen im Süßwasser vollständig.

Die Einwanderung mariner Tiere in das Süßwasser hat sich nun seit längeren Zeiträumen vollzogen und hat zu abgeschlossenen Formenkreisen geführt (M. WEBER, Universelle Süßwassertiere), aber sie dauert immer noch (regionale Süßwassertiere) bis in die heutige Zeit an. Weiter ist sehr bemerkenswert, daß die Einwanderung von Meerestieren in das Süßwasser in größerer Ausdehnung nur in den Tropen vorkommt, was auch für die Landtiere zutrifft, worüber R. HESSE genauere Angaben macht. Die Ursache sind die starken Regenfälle, die riesigen Flüsse, und, dadurch bedingt, die weitausgedehnte Brackwasserzone mit nur ganz allmählicher Aussüßung. Die großen Schwemmlandschaften liegen nur ganz wenig über dem Meeresspiegel, so daß leicht durch die zurückbleibende Flut, besonders bei Hochflut, Tümpel bleiben, die durch nachfolgenden Regen und Flußwasserzufluß aussüßen. Die Meerestiere, die schon in der Litoralzone leben, werden so ständig gezwungen, in veränderten Ionenkonzentrationen zu leben. Ebbe und Flut setzt sich außerdem weit in die großen tropischen Ströme mit wenig Gefälle oft bis 20 und mehr Kilometer fort, so daß auch dadurch die Wandlung in den Flüssen erleichtert wird. So kommt es, daß es 22 Süßwasser-Selachierarten gibt, von denen sieben schon ganz auf das Süßwasser beschränkt sind. Besonders reich an neu einwandernden Formen sind die Umgebung des Golfes von Bengalen, die Inseln des malayischen Archipels, Madagaskar, das tropische Amerika. Süßwassertiere können natürlich auch in abgetrennten, allmählich versüßenden Meeresabschnitten entstehen.

Landtiere sind nun stets von Wasserformen abzuleiten, dabei wird man wohl im allgemeinen annehmen können, daß sie von den weniger differenzierten Meerestieren abstammen, obwohl an sich die Möglichkeit, daß auch Süßwasserformen zu Landtieren werden können, nicht von der Hand zu weisen ist, doch sind die Bedingungen, wie wir weiter sehen werden, wesentlich ungünstiger.

Für die Landtiere sind nun von vornherein eine Reihe von wesentlichen Vorteilen vorhanden. Alle Tiere sind direkte oder indirekte

Pflanzenfresser. Die Pflanzennahrung des Meeres ist nun aber beschränkt, nur die Litoralzone und die Oberfläche des Meeres bilden die Möglichkeit für Pflanzenwuchs. Wenn wir annehmen, daß alles tierische Leben aus dem Meere stammt, so müssen hier die ersten Tiere entstanden sein. Infolge des beschränkten Pflanzenwuchses im Meere und Süßwasser gegenüber dem Lande (abgesehen natürlich von der Wüste und den ewigen Eisregionen) hat das Wasser nur $\frac{1}{5}$ aller Tierarten als Bewohner. Das Land bietet namentlich in tropischen Regionen Pflanzennahrung in Hülle und Fülle. So ist es auch erklärlich, daß die Landpflanzen vor den Landtieren da waren. Wir sahen, daß bei der Einwanderung der Süßwasserformen aus dem Meere die Respirations- und Isotonieverhältnisse eine Rolle spielen. Das fällt beim Übergang vom Wasser zum Lande nicht so sehr ins Gewicht. Der Sauerstoffgehalt ist in der Luft weit größer als im Wasser. Im Liter Wasser sind etwa 3,5—7 ccm O_2 gelöst, 1 l Luft enthält dagegen 207 ccm O_2 . Dadurch haben Landtiere die Möglichkeit einer viel größeren Energieentfaltung, weil bei genügender Nahrungszufuhr die Verbrennungsprozesse außerordentlich gesteigert werden können. Die Übergangsformen von Meer- zu Landtieren sind daher auch ungemein lebhafter als ihre ihnen sehr nahestehenden Wasserverwandten. Ich brauche nur an die blitzschnellen Ocyptoden zu denken, die geradezu insektenähnliche Energieentfaltung zeigen, weiter an die lebhaften Landeinsiedler, die Boleophthalmen und Periophthalmen, die eine enorme Schnelligkeit bei der Flucht entwickeln. Die Luft bietet auch infolge ihrer geringen Dichte gegenüber dem Wasser einen sehr geringen Widerstand. Der feste Boden bietet dabei die Grundlage für ein kräftiges Abstemmen, wodurch eine große Geschwindigkeit erzielt wird. Wichtig ist dagegen, daß die Salzkonzentration im Blute auf dem Lande konstant gehalten wird, dazu ist vor allem ein genügender Schutz vor dem Austrocknen, also vor dem Wasserverlust durch die Haut nötig, da aus der Luft kein Wasser ersetzt werden kann. Die semipermeable Membran der Wassertiere wird also überflüssig. Damit kommen wir auf die Schwierigkeiten zu sprechen, die beim Übergang vom Wasser- zum Landleben zu überwinden sind, und die eigentlich wohl nur in den Tropen überwunden werden können.

Nach HESSE haben sich Vertreter aus einer Reihe von Tierstämmen die Vorteile des Luftlebens zunutze gemacht, wobei manche in den Übergangsstadien steckengeblieben sind, andre zu großer Entfaltung gelangten. Für die Protozoen kam eine eigentliche Landanpassung kaum in Frage. Wir kennen nur Vertreter in recht feuchtem Boden, wie *Amoeba terricola*. Auch sessile Tiere, wie Poriferen, Coelenteraten,

Echinodermen, Bryozoen, Tunicaten konnten naturgemäß nicht zu Landtieren werden. Dagegen kennen wir feuchthäutige Landplanarien in tropischen Regionen, die heute noch typische Turbellarien sind. Eine gute Möglichkeit zur Landtierwerdung war bei den Anneliden vorhanden: aus den Wasserformen entstanden die feuchthäutigen Oligochäten, die Peripatiden, und innerhalb des Polychätenkreises konnten in jüngster Zeit noch feuchthäutige Erdformen in Sumatra beobachtet werden. Aus ihnen sind wohl auch die ältesten Landtiere, die Myriopoden und Insekten, hervorgegangen. Die Crustaceen bieten eine Reihe von Möglichkeiten, die aber bis heute keinen wirklich großen landartbildenden Erfolg ergaben, wenn man nicht die Spinnen über *Limulus* auf Trilobiten zurückführen will. Asseln, Flohkrebse (*Orchestra*), Coenobiten und Landkrabben sind als Beispiele zu nennen.

Unter den Mollusken sind es nur die Gastropoden, die, wie z. B. die Lungenschnecken, Landtiere wurden. Die an den Mangrovezweigen beobachtete *Ostraea* ist wohl als nicht weiterführende Anpassung aufzufassen.

Der große Tierstamm der Fische hat in seinen ursprünglichen Vertretern, den Selachiern, merkwürdigerweise keine Landtiere geliefert. Die *Dipnoi* haben dagegen eine gewisse periodische Landanpassung erreicht, indem sie ihre paarige Ausstülpung des Vorderdarmes, die im Wasser als Schwimmblase funktioniert, als Lunge benutzen. Das ist der Weg, den alle heutigen Landvertebraten wohl einmal in ähnlicher Weise gegangen sind. Ob von den *Dipnoi* aber die ältesten Amphibien und damit alle Landwirbeltiere abstammen, bleibt doch wohl zweifelhaft.

Unter den Teleosteen sind es sowohl Süßwasser- wie Meeresformen, die eine Entwicklung zur Landanpassung nahmen. Die ersteren haben aber keine so sehr hohe Stufe erreicht, über gelegentliche Luftatmung sind sie nicht herausgekommen. Sie können noch nicht einmal als feuchthäutige Landtiere bezeichnet werden. Zu ihnen gehören die Schlammpeitzger (*Misgurnus*), der Wels (*Saccobranhus*), die Amphipnoiden und die Labyrinthfische (*Anabas*-Arten). Der am besten angepaßte ist wohl *Anabas scandens*; aber auch dieser Fisch hat nur akzessorische Luftatmung, er geht an Land relativ leicht an Eintrocknung, selbst bei mit Wasser gesättigter Luft, zugrunde. Viel weiter angepaßt sind die aus den Meeresgobiiden sich ableitenden Boleophthalmen und Periophthalmen und aus den Blenniiden die Salariiden, worauf in dieser Arbeit weiter eingegangen werden soll.

E. Die Differenzierungszustände der jungen feuchthäutigen und der jungen Landtiere.

Wenn ein Meerestier zum Landtier werden soll, müssen sich in erster Linie die Respirationsorgane wandeln, und die Haut muß einen Schutz gegen die Austrocknung bekommen, in zweiter Linie müssen die Sinnesorgane abgeändert werden und damit auch das Hirn und in dritter Linie die Lokomotionsorgane. Weiterhin aber müssen die neuangepaßten Landtiere auch ihre Brutpflegeeinrichtungen ändern. Ich kann natürlich im Rahmen dieser Arbeit, die im wesentlichen nur Vorarbeit und ein Arbeitsprogramm liefern soll, nur ganz kurz auf diese interessanten Vorgänge eingehen.

1. Brutpflege, Fortpflanzungsverhältnisse und Metamorphose.

a) Landnereiden.

Bei den Erdpolychäten, den *Nereis*-Arten und der *Lycastis*-Art konnte für die ersteren soviel festgestellt werden, daß die Eier an den Dorsalcirren der Parapodien befestigt werden. Furchungsstadien wurden gefunden. Wie weit nun die Entwicklung am Muttertier geht, ob noch die Metamorphose der *Trochophora*-Larve im Wasser erfolgen muß, oder ob schon der junge Polychät als Landtier ausschlüpft, bleibt noch festzustellen.

Die *Diopatra*-Arten, von denen ja die Singaporeform auch bei Ebbe im feuchten Schlamm auftritt, und auch die übrigen Formen länger im feuchten Schlamm zu leben vermögen, haben ja stets bei Flut Gelegenheit, ihre Geschlechtsprodukte zu entleeren. Eine Brutpflege wurde bei den Tausenden von untersuchten geschlechtsreifen Tieren nicht beobachtet. Dasselbe wird wohl für die außerhalb der Wasserzone an Mangrovezweigen lebenden Ostracoen gelten.

b) Coenobitidae und Brachiurac.

Die Landbrachiuren wie auch die Coenobiten haben eine Brutpflege, wie wir sie auch bei den Wasserformen schon haben. Das Weibchen trägt die Eier an Abdominalanhängen mit sich herum. Zur Zeit, wo die jungen Zoöen schlüpfen, geht das Muttertier ins Wasser und überläßt die jungen Larven ihrem Schicksal. Besonders bei *Coenobita rugosa* konnte ich die Larven genauer beobachten. Ihre Form ist zuerst von BORRADAILE (1901) beschrieben worden. Über die Brutperiode herrscht noch Unsicherheit. GARDINER nimmt an, daß die Hauptbrutzeit in den Malediven zur Zeit des Ostmonsuns ist. Wie die Befruchtung auf dem Lande zustande kommt, ist noch nicht geklärt. Nach

BORRADAILE liegt die männliche Geschlechtsöffnung am Coxopoditen des fünften Beins an jeder Seite. In einigen Fällen ist die Öffnung zu einem penisartigen Organ (*Coenobita rugosa* und *perlata*) an der rechten Seite verlängert. Der Hoden der linken Seite zeigt indessen keine Degeneration. Das erste Abdominalsegment trägt im Gegensatz zu andern Dekapoden keinerlei Extremitätenanhänge, die als Kopulationsorgane ausgebildet sein könnten. Die weiblichen Geschlechtsorgane münden an der ventralen Fläche der Coxopoditen der dritten Beinpaare. Durch das Vorhandensein eines Penis ist eine Begattung auf dem Lande sehr wohl möglich. Ich habe auch Liebesspiele beobachtet, jedoch nie eine zweifellose Begattung.

Die Eier werden in großen Massen an den langen Haaren der wohlentwickelten Beine der rechten Seite des zweiten, dritten und vierten Abdominalsegmentes des Weibchens getragen. Die Befestigung ist wie bei den übrigen Crustaceen. Die Eier haben eine besonders dicke Schale als Schutz vor dem Austrocknen, auch bei den Landbrachiuren. Die *Zoëa*-Larve gleicht der Paguriden-*Zoëa*, steht aber der von *Birgus latro* näher als der der Wasserformen. Ihre Länge ist bei *Coenobita perlata* 3 mm, bei *rugosa* 2,5 mm, bei *Birgus latro* 3,5 mm. Daß bei stark an das Land angepaßten Formen, die weit vom Wasser leben, auch die Entwicklung am Muttertier weitergeht, wie das von einigen *Gerardinus*-Arten von WESTWOOD (1835) berichtet wird, ist als wahrscheinlich anzunehmen.

Wann die Metamorphose erfolgt, wann das Tier die erste Schale annimmt und an Land geht, bedarf weiterer Untersuchungen.

Auch die Brutpflege und Metamorphose der Landocypoden, der *Uca*-Arten, der Grapsiden, der Gerardiniden bedarf noch eines weiteren Studiums.

c) Die Boleo- und Periophthalmen und die Salariiden.

Die amphibisch lebenden Fische, die Boleophthalmen und Periophthalmen und die Salariiden haben sehr eigenartige Fortpflanzungsverhältnisse, die zum Teil aufgeklärt werden konnten.

a) Urogenitalsystem.

Das Urogenitalsystem der Blenniiden und Gobiidenreihe wird von meinem Schüler, Herrn Dr. EGGERT, untersucht werden. Hier sei nur soviel gesagt, daß bei den Periophthalmen und Boleophthalmen Ureter sowie der Oviduct und das Vas deferens auf einer Papille (Abb. 18, 19, 20 b u. d) bei beiden Geschlechtern ausmünden. Bei den Salariiden ist es ähnlich. Der Ureter (*u*) mündet ventral. Er führt in eine geräumige Harnblase (*hbl*), die

bei *Salarias* einen kanalartigen Anhang hat, der sich durch die ganze Leibeshöhle erstreckt. Seine Bedeutung ist unbekannt. Die bandförmigen Nieren münden gemeinsam in die Harnblase. Beim Weibchen ist die Papille

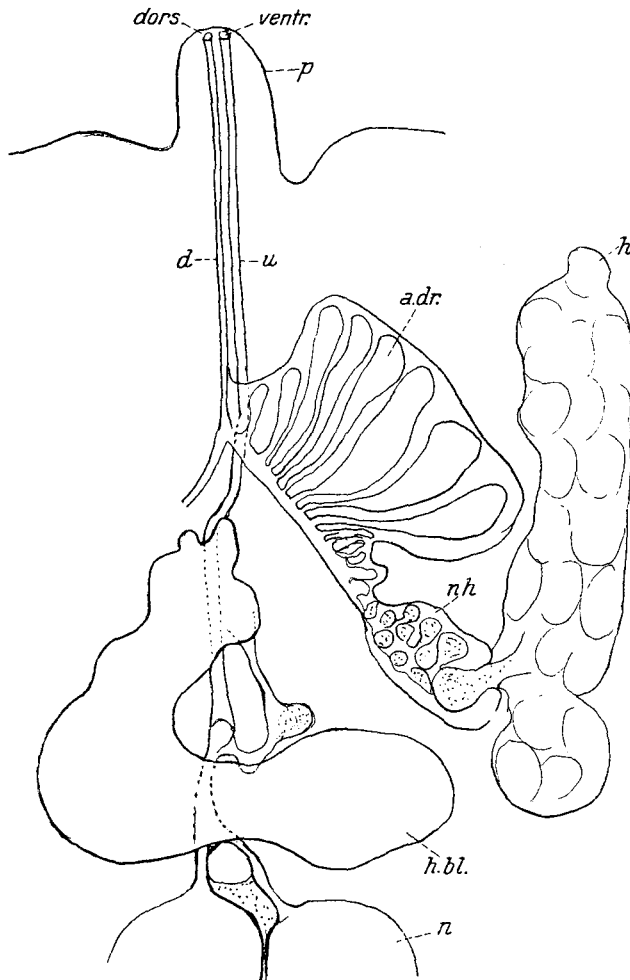


Abb. 18. Urogenitalsystem von *Periophthalmus chrysospilos*.
Buchstabenerklärung wie auf Abb. 19.

breit und etwas an der Spitze eingefaltet (Abb. 20d). Die Vagina ist kurz, in sie münden ganz kurze Eileiter, die mit der Höhlung des Ovars kommunizieren. Beim Männchen ist die Papille sehr viel länger als beim Weibchen, dabei fadenförmig und erigierbar, sie hat die Funktion eines Penis (Abb. 19, 20). Von der männlichen Geschlechtsöffnung führt der Ductus

ejaculatorius (*d*) bis an die Leibeshöhle heran, dorsal über dem Enddarm und dem Ureter liegend. Er gabelt sich dann in zwei Äste, die seitlich von der Harnblase verlaufen und in die jederseits mächtige Anhangs-

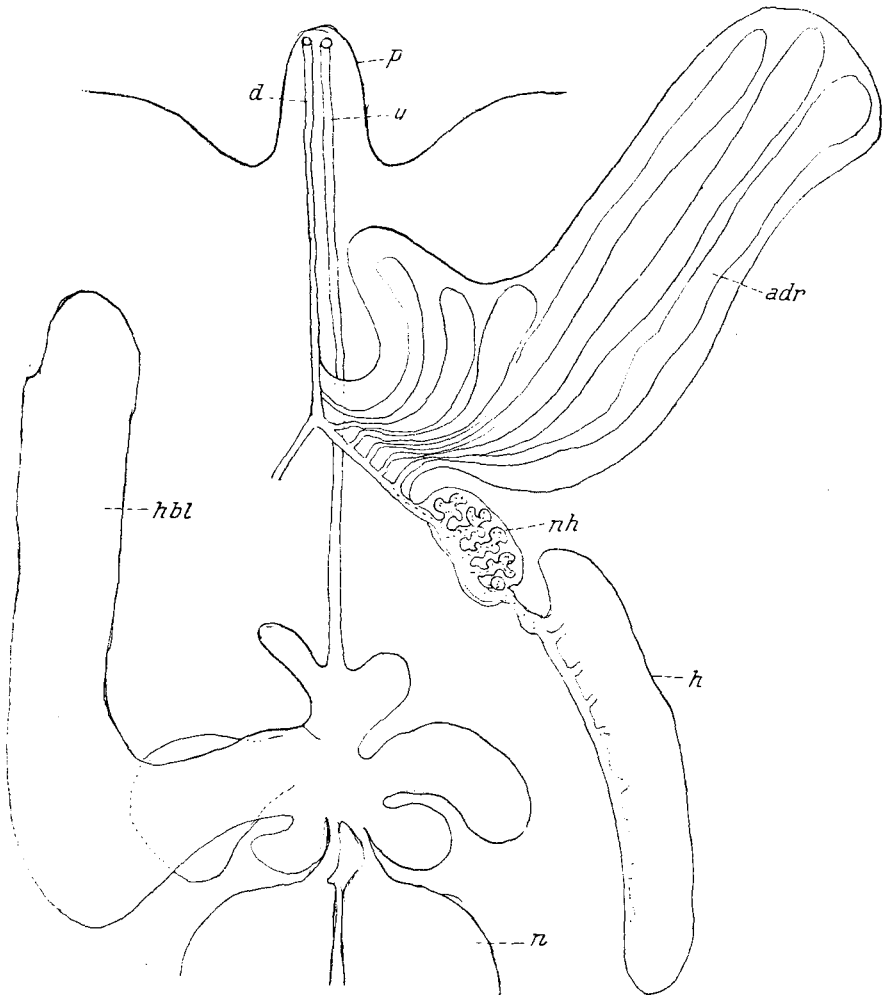


Abb. 19. Das gleiche von *Perlophthalma argutilineatus*. *h* Hoden; *nh* Nebenhoden; *adr* Anhangsdrüse der Vas deferens; *hbl* Harnblase; *n* Niere; *d* Ductus ejaculatorius; *u* Ureter; *p* männliche Urogenitalpapillen (Penis).

drüsen (*adr*) einmünden. Die Anhangsdrüse setzt sich aus schlauchförmigen Drüsen zusammen mit kubischem secernierendem Epithel. Sie sind den Samenblasen von *Rana fusca* sehr ähnlich. Die Drüsenschläuche münden getrennt hintereinander in das Vas deferens. Die wurstförmigen

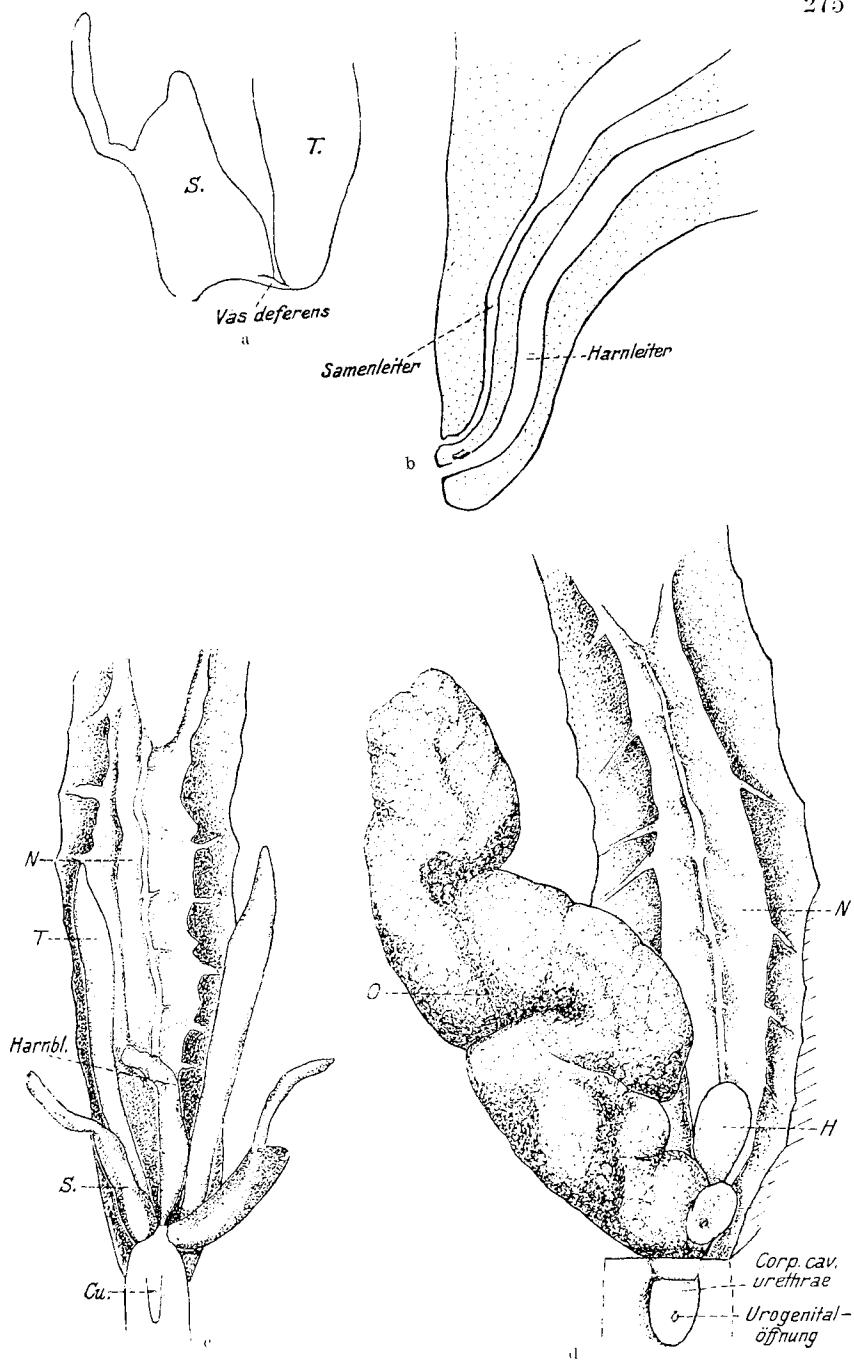


Abb. 20a-d. Desgl. Situsbild, *Gobius cinnabaeus* (a u. c) und *Periophthalmus argentilatus*. (b und d). ♂ und ♀. Cu Corp. cav. urethrae; H Harnblase; N Niere; O Ovar; S Samenblase; T Hoden.

Hoden (*h*) haben an ihrem ovalen ersten Fünftel eine Verbindung mit dem Vas deferens, das hier aufschwillt und mit geknäuelten Kanälchen

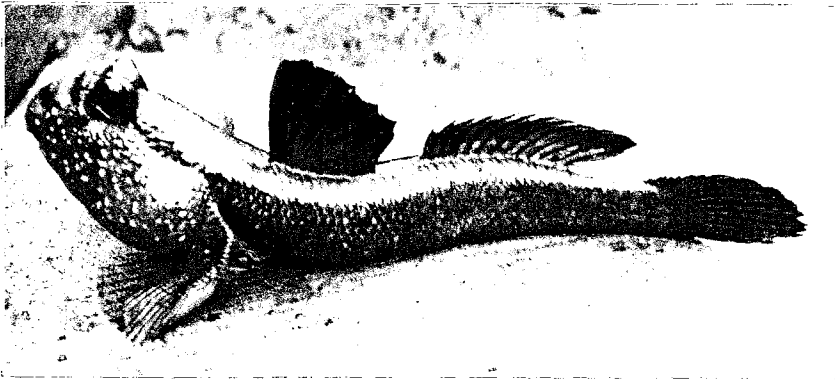


Abb. 21a. *Periophthalmus schlosseri* (Männchen) in Reizstellung (Kampf oder geschlechtliche Erregung).

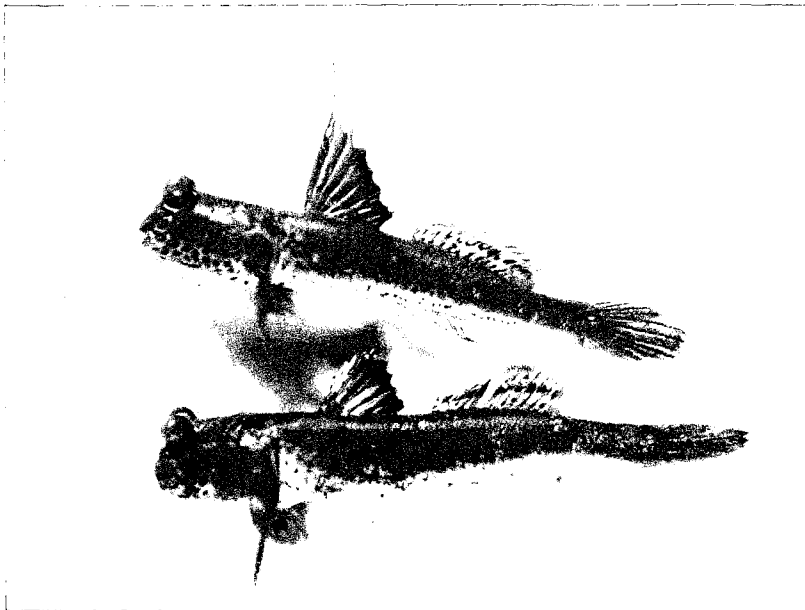


Abb. 21b. *Periophthalmus chrysospilos*, Männchen (oben) und Weibchen.

angefüllt ist. Es ist das eine Art Nebenhoden, der natürlich nichts mit dem Nebenhoden der Selachier oder der Landwirbeltiere zu tun hat. Funktionell und im Bau ist er ihm aber gleich.

Da die Boleophthalmen und Periophthalmen sowie die Salariiden ovovivipar sind und ihre Eier bis zur Somitenanlage in dem Eileiter im Ovar entwickeln, müssen sie eine Begattung haben. Liebesspiele habe ich nun sowohl bei den Periophthalmen wie bei den Boleophthalmen häufig beobachten können.

Die Männchen dieser Formen sind sehr streitsüchtig und beißen sich oft heftig. Dabei spreizen sie vor dem Angriff besonders die oft sehr schön bunte Rückenflosse, auch der Schwanz kann stiletartig dorsal erhoben werden (Abb. 21a). Der Kopf wie auch der Vorderkörper wird aufgerichtet. Er kann auch leichte Drehungen machen, da doppelte Gelenkpfannen am Condylus occipitalis vorhanden sind, in die die Condylen eines wohlentwickelten Atlas hineinpasse. In der Hauptsache erlaubt dieses Gelenk eine dorsal-ventrale Bewegung des Kopfes. Es ist das wohl zweifellos eine Neuerwerbung für das Land, obwohl auch sonst bei Fischen Gelenkverbindung des Schädels mit der Wirbelsäule (BÜTSCHLI) angegeben wird. Die Kämpfe gehen auch stets von einem Männchen aus, das in das Jagdgebiet eines anderen eindringt. Ein brünstiges Männchen nimmt nun auch die Kampfstellung gegenüber einem brünstigen Weibchen ein, es verfolgt es sehr lebhaft und umspielt es mit den hoch erhobenen bunten Flossen. Die Begattung erfolgt so, daß sich die Tiere auf dem Schlamm Bauch an Bauch seitlich aneinander legen, oft auch aufrichten. Näheres über den Vorgang der Begattung kann ich nicht angeben, da man mit einem scharfen Glas nicht näher als 20—30 m an die Tiere beim Liebesspiel herankommt. Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind in Form von Flossenfäden der ersten Dorsalflosse deutlich beim Männchen (*P. chrysospiros*) neben der intensiven Färbung ausgeprägt (Abb. 21b).

2) Brutpflege.

Bei den Gobiiden übernimmt nun, wie bekannt, das Männchen die Brutpflege, indem es das Weibchen in das von ihm gebaute Nest, das meist unter Steinen liegt, hineintreibt. Bei den Periophthalmen bauen nun aber die Männchen wie auch die Weibchen die Nester, die zunächst als ständiger Unterschlupf dienen. Die Nester bestehen aus einem flachen Erdtrichter, der von einem Erdwall umgeben ist. Bei *Periophthalmus schlosseri* ist das Nest 1,2—1,5 m im Durchmesser, bei *Periophthalmus argentilineatus* 5—7 cm. Diese Nester sind neuerdings auch von PETIT (1922) im »Bulletin du Muséum d'histoire naturelle« beschrieben worden (Taf. V, Abb. 8). Im Zentrum des Nestes befindet sich eine meist schräg gestellte Öffnung, die in einen Kanal führt, der

bei *Periophthalmus schlosseri* mehrere Meter Länge haben kann. Der Kanal führt bis an das sehr niedrige Grundwasser heran, so daß er hier stets mit Wasser gefüllt ist. Der Bau der Nester erfolgt so, daß die Tiere vom Centrum aus die Erde mit dem Mund ergreifen und peripher ausspucken, was mit einem lauten schnalzenden Tone vor sich geht. So entsteht der Trichter mit Rand. Die Glättung erfolgt durch das ständige Herumrutschen am Trichter. Beim Kanalbau wird Erde bis an den Rand des Trichters getragen bzw. gespuckt. Die Beobachtungen über Nestbau und Brutpflege wurden mir dadurch ermöglicht, daß ich neben der schwierigen Beobachtung im Freien, Tiere unter möglichst normalen Bedingungen in der Gefangenschaft halten konnte. Herr Dr. v. FABER, der Chef des Treub-Laboratoriums, stellte mir lebenswürdigerweise ein geräumiges Gewächshaus in Buitenzorg zur Verfügung, in dem ich Sumpfmangrovelandschaften einrichten konnte. Hier gediehen alle Arten der Periophthalmen wie der Boleophthalmen vorzüglich (Abb. 22). Als Futter bekamen sie lebende kleine Fische, Garneelen und Termiten, namentlich letztere wurden sehr gierig genommen, obwohl sie in der Freiheit nicht im Periophthalmengebiet beobachtet wurden. Der Nestbau ist sehr verschieden, je nachdem, ob es sich um ein Wohnnest oder Brutnest handelt. Manche Tiere legen überhaupt in der Gefangenschaft keine Wohnester an, sondern suchen sich irgendeinen Schlupfwinkel unter einem Stein, Brett oder sonst Geeignetem. Andre bauen Wohnester, die aber nicht sehr sorgfältig ausgeführt werden. Das Brutnest dagegen wird sehr sorgfältig ausgebaut. Ich habe das Bauen eines solchen Nestes allerdings nur zweimal bei *Periophthalmus argentilineatus* und *chrysospilos* beobachten können (Taf. V, Abb. 8). In einem Falle fand ich auch am 4. II. 27 Embryonen in der Eihülle am Grunde der Brutkammer an einem flachen Stein angeklebt, die aber abgestorben waren. Wahrscheinlich waren die Bedingungen im Treibhaus nicht günstig genug für die Aufzucht. Ist ein Brutnest angelegt, so wird es vom Weibchen nur auf kurze Zeit zur Futteraufnahme verlassen, bleibt aber dabei stets bewacht. Gewöhnlich sitzt das Weibchen so, daß es halb aus dem Kanal des Trichters herausschaut und alles beobachten kann. Nähert sich irgendein fremdes Tier, so wird es weggebissen. Wird das Tier beunruhigt, so zieht es sich schnell in die Bruthöhle zurück. Diese Beobachtungen wurden nun im Freien ergänzt. Es ist uns allerdings nie gelungen, noch nicht geschlüpfte Brut im Freien aufzufinden. Es mag das daran liegen, daß es sehr schwer ist, in dem schlammigen Gelände ein Nest so sorgfältig, wie es erforderlich ist, auszugraben. Weiter scheint die eigentliche Brutzeit von Februar bis Oktober zu liegen.

denn von November bis Januar war bei den zahlreichen Sektionen Trächtigkeit beim Weibchen eine große Ausnahme. Trächtige Weibchen erkennt man sofort an dem riesigen Leibesumfang. Die Brutpflege-



Abb. 22. *Periophthalmus argentilintatus* im Gewächshaus zu Luftzorg. Auf dem Rand des Beckens zwei Tiere. Das eine in Ruhe, das zweite rechts in beobachtender Stellung. Das Tier auf dem Ziegel in der Mitte des Beckens sucht nach Termiten, die dort mit Pilznest deponiert sind.

periode ist zudem bei der günstigen Temperatur und dem schon weit fortgeschrittenen Entwicklungszustand der Eier sicher sehr kurz. Bei *Periophthalmus chrysospilos* wurden die ersten trächtigen Weibchen bei

Pasar Ikan, Batavia gefunden. Das Verhältnis der Geschlechter war im September bei Massenfängen wie folgt:

14. IX. 26	Weibchen : Männchen	21 : 6	
15. IX. 26	„ „	15 : 7	
16. IX. 26	„ „	23 : 14	
17. IX. 26	„ „	12 : 33	
18. IX. 26	„ „	8 : 35	Ein Weibchen hiervon wies die in den ersten Tagen beobachtete größere Epiphyse auf.
21. IX. 26	„ „	8 : 38	Ein Weibchen mit fast reifem Ovar besaß große Epiphyse.
22. IX. 26	„ „	7 : 33	
1. X. 26	„ „	7 : 9	
			101 : 175
			1 : 1,74

Es ist also in diesem Monat zuerst ein großer Weibchen-, dann ein großer Männchenüberschuß vorhanden, der wahrscheinlich durch die versteckt brütenden Tiere zu erklären ist.

Die Eier eines Weibchens vom 21. IX. 26, die Schluß der Medullarlinie zeigten, wurden in einer Kulturschale mit Seewasser angesetzt. Die Eier lösen sich leicht aus dem Ovarialsack heraus. Sie hängen an einem Bündel von feinen klebrigen Fäden, die am vegetativen Pol des Eies zusammenlaufen. Mit diesen Fäden kleben sie automatisch an jeder Unterlage fest und flottieren so im Wasser. Leider konnte die Entwicklung nur bis zum Augenstadium verfolgt werden, dann gingen die Embryonen zugrunde, wahrscheinlich weil uns gute Durchlüftungsanlagen fehlten.

Bei einer *Periophthalmus argentilineatus*-Varietät (F.) hatten wir noch einmal Gelegenheit, ein trächtiges Weibchen zu finden. Es wurde am 2. I. 27 in Tjilatjap am Strand eines kleinen Baches, der in das Meer mündete (kleiner Kanal, siehe Karte Abb. 12 u. 14), gefunden. Der Bach ist zu beiden Seiten in einer Höhe von 75 cm mit Steinen ausgemauert. Zur Flutzeit ist er stark über die Hälfte mit Seewasser gefüllt. Zur Ebbezeit rieselt nur auf der Sohle ein kleiner, wenige Zentimeter tiefer Bach meерwärts. Zu beiden Seiten des Baches ist nach dem Meer zu Grasfläche, weiter zurück Kokospalmenwald. Ebbe war in den Tagen, die für die Untersuchung zur Verfügung standen, 6 Uhr morgens und 3 Uhr mittags,

Flut vormittags um 10 Uhr und abends um 8 Uhr. Der Salzgehalt einer Wasserprobe, am 7. I. 27 7 Uhr abends bei hereinströmender Flut (Kanal halb gefüllt) am Anfang des Kanals (vom Meer aus gerechnet) entnommen, ergab $4,24\text{‰}$. Wasserprobe 2 Uhr mittags zur Ebbezeit vor der ersten Brücke (Entfernung vom Meer etwa 100 m, siehe Karte S. 262) entnommen, $7,05\text{‰}$. Salzgehalt des freien Meeres bei Tjilatjap (Nordküste von Noesa Kambangan) $28,4\text{‰}$.

Die *Periophthalmen* sitzen zum Teil in greller Sonne auf den trockenen Steinen und verschwinden bei Beunruhigung teilweise in den Steinspalten, wo sie ihre Wohnhöhlen haben. Die Tiere sind nicht sehr scheu und unschwer zu fangen. Es sind mindestens zwei Varietäten von *argenteolineatus* vertreten: Eine häufige Art, wohl näher der Stammform stehend, var. E, und eine weniger häufige Art mit auffälliger schwarzgelber Zeichnung, var. F. Die Steine der Bachsohle sind teils nackt, teils mit einer dünnen Sandschlammschicht bedeckt. Auf diesem Schlamm, meist halb auf dem Lande, sitzen junge *Periophthalmen*. Auch sie verschwinden vielfach in Steinspalten. Es ist so gut wie sicher, daß die *Periophthalmen* hinter diesen Steinspalten ihre Nester haben, doch ist es bei der Ungunst des Geländes nicht möglich, bis zum Ende eines Ganges, der in einer Steinspalte beginnt, zu gelangen. Durch Klopfen auf die Steine können die *Periophthalmen* mitunter aus den Spalten herausgetrieben werden.

Eine *Gobius*-Art ist im Kanal sehr zahlreich, es sind Tiere mit gut entwickelten Zungen. -- Die Art kann ich erst angeben, wenn das Material bestimmt worden ist.

Auf der Sohle des Baches findet man alle Jugendstadien dieser *Gobius*-Art. Mit Leichtigkeit könnte hier die ganze Entwicklung gewonnen werden.

Von zwei hochträchtigen *Periophthalmus argenteolineatus*-Weibchen (var. E. und F.), die einzigen, die wir fanden, werden die Ovarien in Petrischalen, teils in Süßwasser, teils in Salzwasser ausgeschüttelt (3. I. 27). Die Eier, die mit Haftfäden versehen sind, haften wie bei *Periophthalmus chrysophilus* am Grunde der Glasschale fest. Die Entwicklung steht kurz vor Schluß der Medullarrinne. Die Eier entwickeln sich hier 4 Tage ohne Durchlüftung gut weiter bis kurz vor dem Augenstadium, um dann zugrunde zu gehen. Am 8. I. 27 sind nur noch wenige am Leben. Auch ins Meer und in den Kanal versenkte Schalen bringen keinerlei Erfolg.

Daß das Brutgeschäft nun tatsächlich am Bachrande zwischen den Steinen vor sich ging, erwiesen die zahlreichen Jugendstadien von *Periophthalmus*.

γ) Metamorphose.

Deutlich lassen sich in ihrem Verhalten zur Umwelt drei Stufen unterscheiden. Erstens: junge Tiere nach der Metamorphose, diese sind die größten. Sie sitzen meist am Rande des Wassers, seltener auf dem Trockenen, hüpfen aber bei der Verfolgung auch auf trockenen Steinen umher und verschwinden in Steinspalten. Zweitens: Tiere in der Metamorphose. Diese sitzen im Wasser, nur der Kopf sieht aus dem Wasser heraus. Sie halten sich meist dicht am Ufer auf. Nähert man sich den Tieren, so fliehen sie nicht ans Land, sondern weiter ins Wasser hinein. Drittens: Tiere vor der Metamorphose. Diese sind immer unter Wasser, in den Steinspalten oder, wenn sie noch ganz klein sind, $\frac{3}{4}$ —1 cm Länge haben, auf dem Schlammboden des Baches. Sie liegen hier unter Wasser, halb vom Schlamm bedeckt, sehr still und sind nur nach sorgfältiger Prüfung von den vorerwähnten *Gobius*-Arten zu unterscheiden, zumal die Augen noch ganz seitlich im Kopfe liegen, (siehe Abb. 23a). Es gelang, dieses Stadium in größeren Mengen dadurch zu gewinnen, daß der Bach an einer Stelle aufgestaut und Formol plus Susa ins Wasser hinter der Staustelle geschüttet wurde. Die Tiere kamen tot oder betäubt an die Oberfläche und konnten hier mit einem Netz leicht gefangen werden. Bemerkenswert ist, daß sich unter den gefangenen Tieren nur Tiere vor der Metamorphose befanden. Die andern konnten wahrscheinlich noch rechtzeitig aufs Land fliehen.

Die drei typischen Stadien sind im Bild (Abb. 23a—c u. 24) wiedergegeben. Die jungen geschlüpften Tiere (Abb. 23a) unterscheiden sich kaum von *Gobius*-Larven. Sie sind typische Grundfische. Deutlich hebt sich schon die über der Mundöffnung gelegene Falte heraus, die für die Periophthalmen charakteristisch ist. Die Nase ist noch gobiidenartig und noch nicht in ihrer vorderen Öffnung zu einem Zipfel ausgezogen. Die zweite, große Rückenflosse wird später im Wachstum von der ersten überflügelt. Die erste, persistierende ist sehr klein. Der Kopf ist langgestreckt, breit und niedrig. Die Augen sind im Vergleich zu *Gobius* sehr groß, liegen aber seitlich. Die paarige erste Gehflosse ist durchaus gobiidenartig und noch nicht zum Stützen zu verwenden.

Ein Stadium während der Metamorphose zeigt Abb. 23b und c. Die dorsale Mundrandfalte ist vertieft. Der Nasenzipfel ist noch nicht angelegt. Der Kopf ist höher und schmaler geworden. Die Augenwanderung hat begonnen. Der obere Augenrand ragt schon etwas über den Kopf vor. Die vordere paarige Flosse kann hier schon als Stütze verwandt werden. Die Tiere leben fast stets im Wasser, jedoch an der Uferzone. Sie verlassen schon auf kürzere Zeit das Wasser. Ein

Stadium endlich mit fast vollendeter Metamorphose zeigt Abb. 24. Hier ist im großen und ganzen der *Periophthalmus*-Typ erreicht. Der Kopf ist im Vergleich zu erwachsenen Formen noch etwas zu niedrig, und die Augen stehen noch nicht weit genug über den Kopf hervor. Diese Stadien leben schon am Lande, flichen aber noch ins Wasser und halten sich nur noch gelegentlich im Wasser auf.

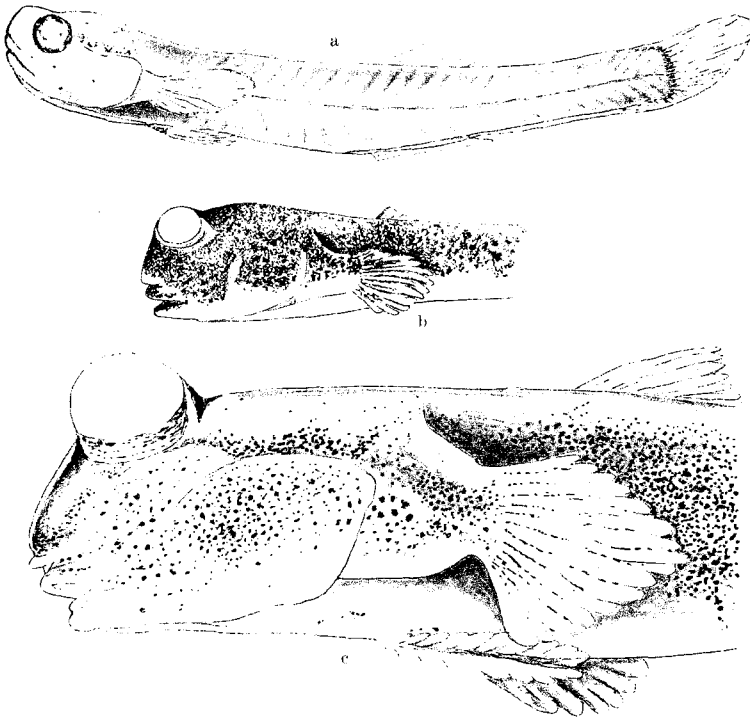


Abb. 23 a. *Periophthalmus argenteilacatus* var F. Tjilatjap. 9 mm langer Jungfisch. Gobliidentyp mit seitlichen Augen und Schwimmbrustflossen.

Abb. 23 b. Desgl., beginnende Metamorphose. Die Augen wandern dorsalwärts. Die Brustflosse wächst zur Gehextremität aus.

Abb. 23 c. Desgl., nahezu vollendete Metamorphose.

Die Metamorphose wird bei Periophthalmen wie bei Amphibien durch den Einfluß der Schilddrüse bedingt, worauf an anderer Stelle eingegangen werden soll.

Bei den Salariaiden ist ebenfalls Ovoviviparität zu beobachten. Jedenfalls entwickeln sich die Eier im Eileiter bis zum Keimstreifen. Wie ich an einem Exemplar aus der Wijnkoopsbai der Südküste Javas, das ich einige Tage im Aquarium hielt, beobachten konnte, kleben die

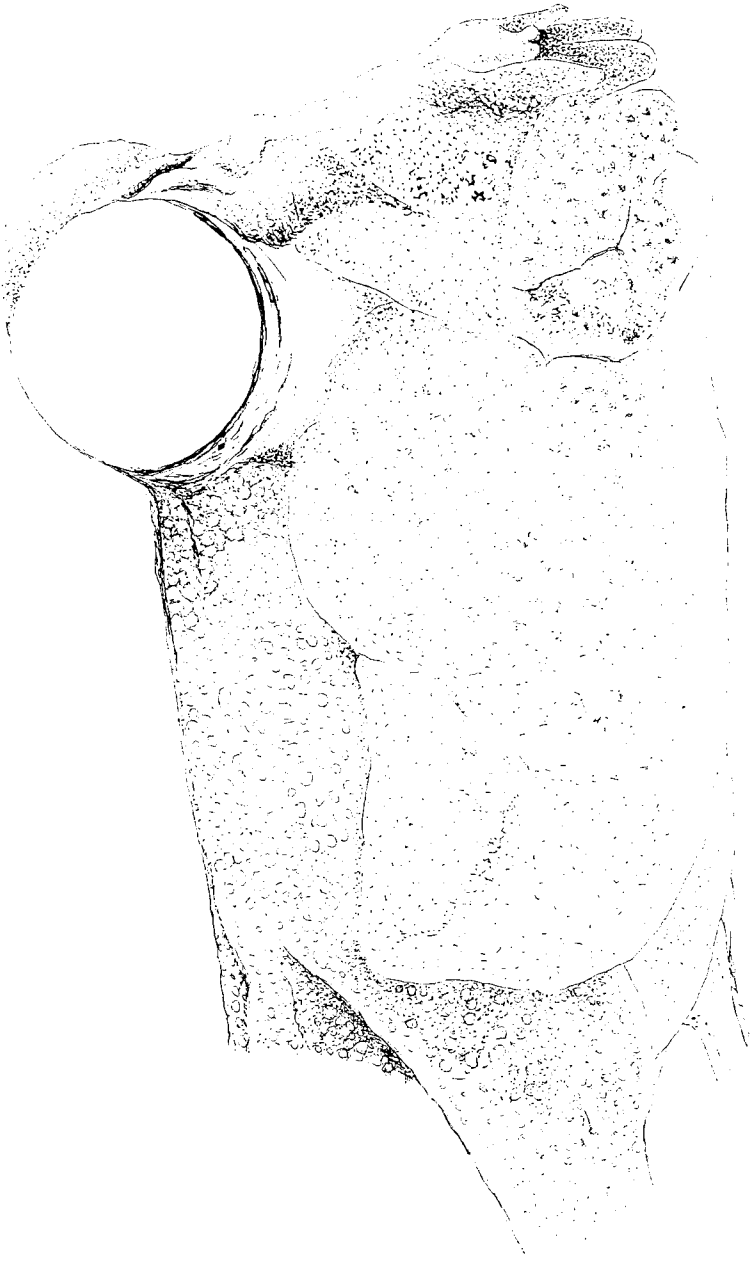


Abb. 24. Kopf eines fertig metamorphosierten jungen *Periophthalmus argenteilucatus*.

Salarias-Arten ihre Eier über der Wasserzone an den Felsen fest und bespülen sie von Zeit zu Zeit mit Wasser aus der Mundhöhle. Die Jungfische, die noch blenniusartig sind, fallen in das Meer, wo sie wohl später metamorphosieren, was allerdings nicht beobachtet werden konnte.

2. Die Haut, Hautderivate und die Hautatmung.

Wenn ein Meerestier zum Landtier wird, so müssen zwei Bedingungen zugleich erfüllt werden: Die Epidermis muß Einrichtungen erhalten, die das Tier vor dem Austrocknen und vor der Bestrahlung schützt. Weiterhin muß sie widerstandsfähiger gegen Druck und gegen Stoß werden, als das im Wasser der Fall ist.

Eine Hauptgefahr bei der Überwindung des Überganges vom Wasser zum Land liegt für das Wassertier in der Verdunstung seiner Körperflüssigkeit durch die Haut. Deshalb werden solche Übergänge nur an flachen, sumpfigen Küsten oder an Brandungszonen vor sich gehen können. Dabei haben die Tiere zunächst noch die Gelegenheit, sich aktiv oder passiv netzen zu können. Wir beobachten das besonders bei Landkrabben (Ocypoden), Boleophthalmen und Periophthalmen und *Salarias* sowie auch bei unsern Amphibien. Begünstigt, ja wahrscheinlich wird ein Übergang weiterhin durch die große konstante Sättigung der Luft mit Wasser. Eine Hauptgefahr beruht auf großem Wechsel des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft. Meist ist auf dem Lande ein solcher Wechsel vorhanden. Nur in den sumpfigen Tropenregionen und in der Brandung ist die Luftfeuchtigkeit 100 %, daher ist auch hier diese Fülle von Übergangsformen vorhanden.

Der Luftfeuchtigkeitsgehalt ergibt nun im Verein mit Lufttemperaturen, Luftdruck, Bewölkung, Winden, Bestrahlungseffekten den Verdunstungsfaktor, die Evaporation. Gerade weichhäutige Tiere werden bei ungünstigen Faktoren eine große Evaporation erleiden, weil ihre Haut noch keinen genügenden Abschluß darbietet. Die Haut wird also zu stark eintrocknen. Die Zellen werden abgetötet oder doch funktionsunfähig, und die wichtigsten Lebenstätigkeiten (Hautatmung, Sinnes- und Drüsenfunktion) werden dauernd geschädigt (Hesse). Bei Wassertieren liegen nun außerdem die Respirationsorgane meist außen am Körper oder doch unter kontinuierlicher Wasserbespülung. Sie haben eine besonders dünne Membran, so daß sie bei dem Übergang zum Landleben besonders gefährdet sind und meist nicht als Atmungsorgane übernommen werden können, jedenfalls nicht ohne grundlegende Um-differenzierung. So sehen wir dann auch ganz allgemein, daß die Hautatmung zuerst die ausschließliche bei werdenden Landtieren ist. Wäh-

rend der Metamorphose der Frösche ist sie es noch heute. Auch kann der erwachsene Frosch ohne Lunge seinen O_2 -Bedarf decken. Auf die Dauer genügt aber die Hautatmung für die Landtiere nur bei den Feuchterdtieren (Oligochäten, Erdpolychäten). Meist werden Landatmungsorgane geschaffen, die nun, weil sie eine zur Aufnahme genügender O_2 -Mengen zarte, schnellen Gasaustausch gestattende Oberfläche haben und ständig feucht gehalten werden müssen, im Inneren des Körpers entwickelt werden. So werden also solche Tiere am leichtesten das Land erobern, deren Haut vor der Austrocknung einen möglichst leicht zu schaffenden Schutz gewährleistet. Das sind die Gastropoden, die sich in ihre Schale zurückziehen können. Die Polychäten erreichen dasselbe durch Verdickung ihrer Cuticula, die Crustaceen durch ihren Chitinpanzer und die Wirbeltiere durch ihre mehrschichtige Haut mit der Erbanlage der Verhornung. Zudem haben alle diese Tiere, mit Ausnahme der Polychäten, in einem Hohlraum geschützte Kiemen, (Mantelraum der Gastropoden, Duplicatur des Panzers bei Crustaceen, Kiemendeckel bei Teleosteen). Nun ist aber weiter die Tatsache zu beachten: wird die Haut genügend vor Austrocknung geschützt, dann kann sie nicht mehr zur Hautatmung in ausreichender Weise dienen, es müssen also in dem Maße, wie die Haut geschützt wird, Landatmungsorgane, Lungen herausdifferenziert werden.

Bei den von mir untersuchten Übergangsformen von Meeres- zu Landtieren auf geologisch jungen, tropischen Gebieten ergaben sich nun in bezug auf die Haut recht interessante Ergebnisse, die zunächst nur, wie auch die folgenden Beobachtungen, im Überblick dargestellt werden sollen, bis speziellere Untersuchungen auch experimenteller Art vorliegen werden.

a) Die Landnereiden.

Bei den Landpolychäten, den *Nereis*- wie auch *Lycastis*-Formen ist eine wesentliche Verdickung der Cuticula eingetreten, die namentlich am Kopf sehr mächtig wird, so daß das Bild einer Kopfkapsel wie bei den Chilopoden, mit denen die Tiere zusammen leben, in Erscheinung tritt. Überhaupt sind die Tiere in ihrer äußeren Form und der Art der Fortbewegung, oberflächlich betrachtet, kaum von feuchtlebenden Myriapoden zu unterscheiden.

Einen wesentlichen Schutz vor Austrocknung hat die Haut durch die Entwicklung von Körnerdrüsen und eigenartigen geknäuelten Schleimdrüsen (Abb. 25, *dr*) bekommen, die namentlich seitlich und dorsal sehr mächtig werden. Das Epithel ist hier stark verdickt (siehe Abb. 25), so daß die Drüsen, die in der Haut die Basalmembran nie

durchbrechen, sehr lang werden. In dem dorsalen Kiemenblattbelag, wo, wie weiter unten noch zu schildern ist, hohe Epithelsprossen beobachtet werden, gehen die Schleimdrüsen mit diesen in die Bindegewebsschicht hinein. Im Prinzip haben wir dieselbe Feuchtbodenanpassung wie bei den Lumbriciden, nur daß hier die Knäueldrüsen fehlen.

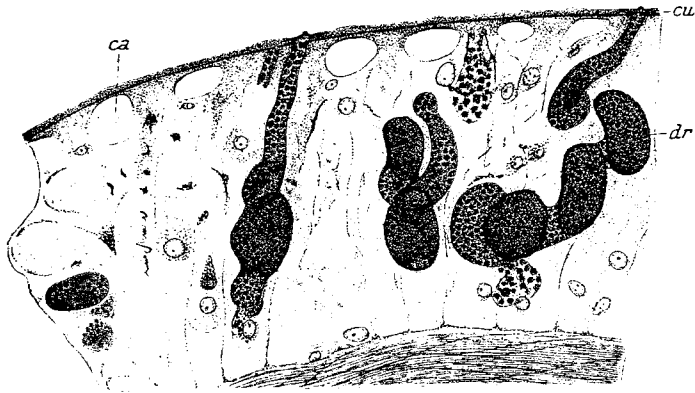


Abb. 25. Schnitt durch die drüsigte Haut eines Landpolychäten (*Lycastisart*). *ca* Capillare dicht unter der Cuticula (*cu*), Knäueldrüse (*dr*), mit Ausführgängen, die Cuticula durchbohrend. Occ. 4, Obj. Ap. 2 mm. Verkl. $\frac{1}{5}$.

Die Haut der Gastropoden, die ja zum großen Teil Schutz durch die Schale hat und zeitweilig ganz in die Schale zurückgezogen wird, hat ebenfalls besonders an Kopf- und Fußpartie sowie am Mantelrand mächtige Entwicklung einzelliger Drüsen im Vergleich mit den Wasserformen aufzuweisen.

b) Die Coenobitidae.

Die Coenobiten können als Schneckenschalenbewohner ebenfalls leicht ihre Haut zeitweilig vor Austrocknung schützen. Wohl alle strandbewohnenden Paguriden können gelegentlich Trockenperioden überleben, wenn sie sich in ihre Schale zurückziehen. Bei den Coenobiten lassen sich nun auf den Sundainseln alle Stadien der Landanpassung beobachten, von der Sumpfform bis zur reinen Landform. Alle haben außerdem die Eigenschaft, daß sie sich in ihnen nicht zusagenden Tagesperioden in ihre selbstgegrabenen Höhlungen zurückziehen, wo sie natürlich vor dem Austrocknen geschützt sind. In steigendem Maße beobachtet man nun eine noch zunehmendere Dicke der Chitinschicht an den Teilen des Körpers, die beim Laufen und ähnlichen Funktionen nicht in der Schale verbleiben, also an den vorderen Teilen des Cephalothorax und seiner Anhänge, während das Abdomen und die seitlichen Kiemenhöhlenduplicaturen weichhäutig bleiben. Die Coenobiten haben nun

weiterhin die Eigenschaft, daß das erste Beinpaar ungleich entwickelt ist. Die linke Schere ist viel stärker als die rechte. Sie dient als Waffe, zur Ergreifung der Nahrung, vor allem aber als Operculum für die Schalenöffnung, wenn das Tier sich zurückgezogen hat. Zu diesem Zwecke ist die Schere sehr massig und gebogen, so daß sie genau in die Schalenöffnung der Schnecke hineinpaßt. Sie bildet so einen guten Schutz für das Tier vor Angriffen und verhindert auch zugleich ein Austrocknen. Der Verschuß ist bei gut angepaßten Landformen wie *Coenobita caripes* ausgezeichnet entwickelt. Die Chitindecke und die Verkalkung gerade der linken Schere ist enorm. Die rechte Schere ist viel kleiner. Sie dient zur Zerkleinerung der Nahrung und schiebt sich in den Mund hinein, legt sich aber beim Verschuß um die linke Schere herum, so daß sie auch am Abschluß teil hat. Da, wo Hautatmung ist, am hinteren Teil des Cephalothorax und am Abdomen, ist die Chitinisierung sehr dünn, namentlich am letzteren. Complexdrüsen sind am Kiemendeckel, im Kopf und in den Extremitäten reich entwickelt, sie dienen zur Feuchthaltung der Haut. Bei *Birgus latro* ist der Schnecken-schalenschutz fortgefallen. Hier tritt die Hautatmung gegenüber der Kiemenatmung zurück. Dasselbe ist der Fall bei den amphibisch lebenden und den Landkrabben (*Ocypoda*, *Uca*, *Cardisoma* und *Gecarcinus*). Alle diese Formen bauen Erdhöhlen wie die Coenobiten und *Birgus*. Ihre Haut ist stark chitiniert, dagegen ist die Kiemenhöhle aufgetrieben und zum Landatemorgan geworden, wie bei den Respirationsorganen dargelegt werden soll.

c) Die Blenniiden und Gobiiden nebst allgemeinen Bemerkungen über die Fischepidermis.

Von den feuchthäutigen Landfischen sollen uns hier besonders die Salariaiden, die Boleophthalmen und Periophthalmen interessieren, deren Haut eine recht interessante Anpassung an das Landleben zeigt.

Die aus den Blenniiden sich herleitenden Salariaiden werden in gewissen Zeiträumen von den Brandungswellen überspült. Sie sind allerdings oft beträchtlich lange außerhalb des Wassers, wie ich an der Küste von Perim im roten Meer beobachten konnte (Abb. 26). Sie fliehen ins Wasser, sind aber am Lande außerordentlich behende. Die Epidermis ist im allgemeinen am Körper dünnschichtig, meist in ein bis vier Schichten. Die äußerste Schicht hat einen scharfen festen Cuticularsaum. Dorsal und an den Seiten ist die Haut besonders dünn, oft nur einschichtig. Zahlreiche Schleimzellen sind vorhanden. Die Gefäßcapillaren liegen dicht unter der ganzen Haut und dringen bis an die Cuticula heran. Ventral

ist die Haut stärker cuticularisiert als Schutz gegen die raue Unterlage der Brandungsfelsen, die meist aus Lavamassen oder auch Korallenbänken besteht. Besonders stark ist die Cuticula als geradezu schmelzartiger Überzug an den Unterstützungsflächen der gegabelten Bauchflossen, der Brustflossen, an den After- und ventralen Schwanzflossenstrahlen entwickelt.

Cuticulabildungen kommen nach RAUTHER (1927) bei den Synnathiden als dünner Saum an der Körperoberfläche vor. Bedeutend verstärkt ist die Cuticula bei den *Nerophis*-Männchen in den zur Aufnahme



Abb. 26. Brandungsfelsen auf Perim (rotes Meer) mit *Salarias*.

der Eier bestimmten Bezirken der Bauchhaut. Es handelt sich hier um eine Secretmasse, in die Diatomeen eingeschlossen sein können. Zu den Cuticulabildungen sind auch die Flammzellen von *Hippocampus* zu rechnen. Auch *Lepadogaster* hat auf seinem Saugnapf eine auf dem Querschnitt senkrecht gestreifte Cuticula. Sie setzt sich aus sehr schlanken Prismen zusammen. Ähnliche Cuticulascheiden an den Bauchflossen sind auch bei den Salariiden mächtig entwickelt. Man kann sie sehr gut mit einer Nadel abpräparieren. Innen sieht man dann sehr schön die polygonale Forderung als Abdruck der äußersten Epithellage, während die Deckenschicht gelblich ist und einen schmelzartigen Eindruck macht. Taf. V, Abb. 10 stellt einen Querschnitt durch einen Teil eines Bauchflossenastes dar. Auf den Faserknorpel, der den Flossenstrahlen anliegt,

folgt ein lockeres Bindegewebe mit zahlreichen Chromatophoren und Gefäßen, darauf (mit VAN GIESON rot gefärbt) das Corium. Auf der Basalmembran sitzen die Zellen des Stratum germinativum, die kurz cylindrisch sind. Dann folgt eine Schicht von rudimentären Zellen und darauf sehr hohe cylindrische Zellen, die die Matrix für die Cuticula abgeben. Über jeder Zelle bemerkt man einen noch kolloidalen Secretballen. Die feste Cuticula besteht aus zwei Schichten; der inneren weichen, mit VAN GIESON mehr rötlich sich färbenden, aus mehreren Lagen bestehenden, und der äußeren gelben Schicht, die nach außen einen festen Abschluß bildet. Zwischen je zwei Matrixzellen geht ein feines Büschel von Fasern bis an die äußerste Grenzschicht heran. Diese feste Cuticula bildet natürlich einen ausgezeichneten Schutz beim Klettern der Salariiden auf rauhen Untergründen und beim Anklammern in der starken Brandung. Als allgemeine Körperbedeckung bildet sie nach der Schleimabsonderung einen Schutz vor dem Austrocknen. Es ist bemerkenswert, daß die Schuppen bei den Blenniiden und Salariiden ganz rückgebildet sind. Die Cuticula an den Flossen ist übrigens bei den Salariiden nicht etwa eine Neuerwerbung, sondern sie kommt schon bei *Blennius pavo* des Mittelmeeres vor, allerdings in schwächerer Ausprägung. Daß es sich um eine echte Cuticula, also ein Gerüsteiweiß handelt, zeigt die Reaktion. Die Xanthoproteinreaktion ist positiv. Mit MILLON gibt nur die innere Schicht Rotfärbung.

Bei den Ichthyopsiden ist nun nach RAUTHER die vorteilhafteste Ausgestaltung des Integumentums nicht die Cuticula, sondern die Ausbildung eines mächtigen Coriums mit Schuppen, einer mehrschichtigen Epidermis mit Tendenz zur Verhornung. Damit haben wir ein von den Pleromatenzuständen weit abführendes Bau- und Funktionsprinzip der Fische.

Als Verhornung bezeichnen wir die Umwandlung der oberflächlichen Zellagen in eine hohe, sehr resistente Decke. Die Cystinreaktion zeigt nun die Keratinnatur der verhornenden Epidermis mit Sicherheit an. Die Fähigkeit, echte verhornende Zellen zu bilden, ist schon bei den Cyclostomen vorhanden, ihre Zähne bestehen ja aus Horn. Die *Dipnoi* und Teleosteer zeigen oft Hornbildung auf Lippen und Kieferbekleidung. Bei Elasmobranchiern und Chondrosteern ist allerdings nie Verhornung beobachtet worden. Als örtliche Hornbildungen sind die Perlorgane der Cypriniden zu nennen, die als sekundäre Geschlechtsorgane anzusehen sind (TOZAWA 1923). Sehr eigenartig sind die Kopfgruben, Hornkegel, Zähnchenhügel, Haftpapillen und die Zähnchen tragende Hornschicht der Kieferränder von *Discognathus* nach den Untersuchun-

gen von LEYDIG und RAUTHER. Hier wurde auch eine Häutung beobachtet.

In seiner ausgezeichneten Abhandlung über die Epidermis der Fische in »BRONNS Klassen und Ordnungen« (1927) gibt RAUTHER merkwürdigerweise an, daß die Verhornung als Verdunstungsschutz bei den Fischen am Lande begreiflicherweise nur ausnahmsweise in Frage kommen könne; »aber gerade in Fällen wie bei *Periophthalmus* und andern sich zeitweilig außerhalb des Wassers aufhaltenden Fischen ist sie nicht merklich ausgebildet«. Für *Periophthalmus* trifft das nun sicher nicht zu, wenigstens nicht für gut an das Land angepaßte Formenkreise wie *schlosseri*, *argenteolineatus* und *dipers*.

Die Epidermis des *Boleophthalmus*, besonders *boddaertii*, ist dorsal und an den Seiten mit knöpfchenartigen Papillen dicht besetzt, während sie ventral, also an den Kriechflächen, glatt ist. Sowohl bei *Boleophthalmus* wie *Periophthalmus*, wie auch in schwächerem Maße bei den Wassergobiiden ist eine vesiculöse Modifikation der Epidermiszellen vorhanden, mit Ausnahme der Basalschicht und der Deckschicht. Sie wurde von KASCHKOROFF bei *Trachypterus taenia*, der in geringer Tiefe auf dem Meeresboden liegt, beobachtet. Die Zellen haben eine dünne Exoplasmamembran und wässerigen Inhalt. Sie haben also Turgor und stehen den Chordazellen sehr nahe. Bei den *Boleophthalmen* ist die Epidermis am ganzen Körper vesiculös, diese Tiere bohren ja häufig im Schlamm, so daß dieser Hautschutz erklärlich ist. Eigenartig ist der Bau der Papillen, die auf Druck leicht eingedellt werden können. Untersucht man sie auf Schnitten, so zeigen sie folgenden Bau (Abb. 27). Die Papille stellt eine blasige Erweiterung des Coriums und der Epidermis dar. Das Bindegewebe des Coriums tritt durch eine enge Öffnung in die Blase ein und fasert sich in spärliche Stützfasern auf, wodurch das Gewebe der Blase, das über der Haut halbkugelig vorragt, gehalten wird. Seitlich wird die Blase im ganzen Umfange von den Blasenzellen der Epidermis begrenzt, während die Kuppel aus einer Lage von zwei bis drei Zellreihen gebildet wird, die die Fortsetzung der Deckepithelienschicht darstellen. Aus dem Corium heraus führen nun durch die Öffnung zwei Gefäße in die Blase hinein, ein zuführendes und ein abführendes. Das zuführende Gefäß breitet sich mit Hilfe von Capillaren in der Deckenschicht der Epidermis auf der Kuppel aus. Die Capillaren gehen meist bis an die äußerste Deckzellage heran. Die zu- und abführenden Gefäße sind mit einem Pigmentmantel umgeben. Die Papillen sind ihrem ganzen Bau nach typische, aber sehr eigenartige

Hautatmungsorgane, die vor allem geeignet sind, im feuchten Medium des Schlammes die O_2 -Zufuhr aufrecht zu erhalten.

Die Verhornung bei den Boleophthalmen ist auf der Haut nur da stärker, wo die Haut einer Reibung ausgesetzt ist, also an der Ventralseite, den Stützflossen und den Mundrändern.

Bei den Periophthalmen fehlen die Papillen auf der Haut, dagegen ist die Verhornung überall ausgeprägt, natürlich am stärksten wieder an den Stellen, die der Reibung ausgesetzt sind. Vesiculär ist die Haut

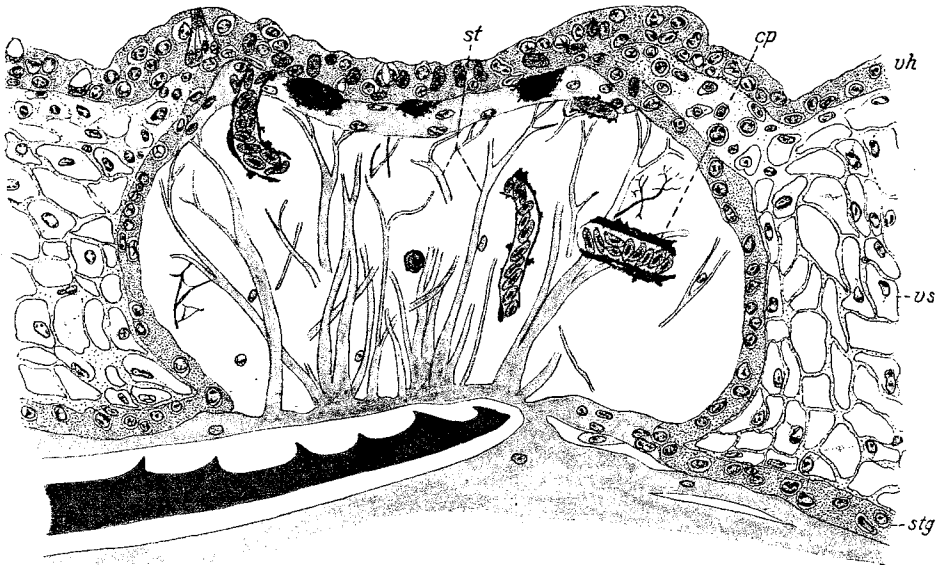


Abb. 27. Rückenhaut von *Boleophthalmus boddaertii* mit respiratorischen Papillen (rp); verhornende Zellen (vh); vesiculöse Zellen (vs); Stratum germinativum (stg); Capillaren (cp); Stützgewebe (st). Oc. 1, Komp. Imm. $\frac{1}{12}$. Verkl. $\frac{2}{3}$. Nach einem Präparat von Herrn cand. rer. nat. Eßlinger.

ebenfalls nur an diesen Stellen. Vom Nacken an etwa fehlen bei *Periophthalmus argentilineatus* die vesiculären Stellen. Die Epidermis ist hier sehr dünn, aus sehr kleinen Zellen bestehend. Die Schuppen sind hier ebenfalls noch gut ausgeprägt. Die Vascularisierung der Haut ist überall gut durchgeführt. Die Capillaren gehen bis unter die äußerste verhornte Schicht. Die Hautatmung spielt also eine bedeutende Rolle, worauf schon RAUTHER hinweist.

Daß es sich bei den Periophthalmen wirklich um echtes Horn handelt, ergab wieder die Cystinprobe, die bei *Periophthalmus schlosseri*

und *argentilineatus* positiv ausfiel. Weniger stark ist sie bei *Periophthalmus chrysospilos*.

Das Mundhöhlenepithel ist sowohl bei den Boleo- wie bei den Periophthalmen sehr dick, vesiculöse Zellen kommen nicht vor. Geschmacksknospen sind zahlreich vorhanden, ich vermute, daß die sonst überall vorkommenden vesiculären Zellen auch zur Wasseraufnahme dienen können.

Sehr eigenartig sind die Epithelverhältnisse des Mundes bei den Blenniiden und Salariiden. Die ganze Mund- und Rachenhöhle ist hier mit einem papillentragenden, sehr hohen Epithel ausgestattet. In die

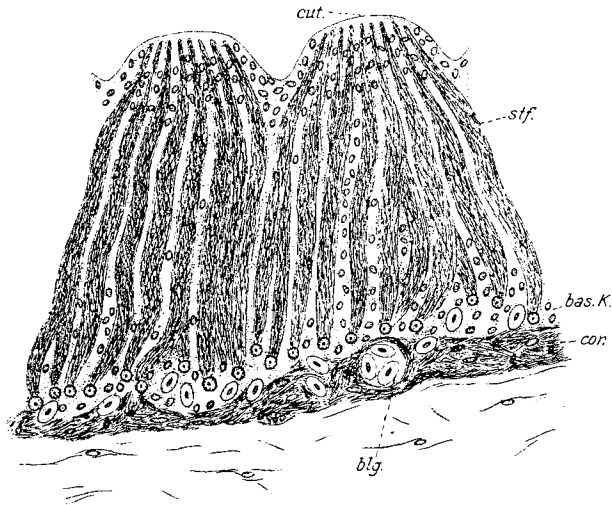


Abb. 28. Mundhöhlenepithel von *Salarias spec.* Vergr. 600 $\times$.
cor. Corium, cut. Cuticula, bas.K. Basalkern, blg. Blutgefäß, stf. Stäbchenartige Gebilde auf Papillen.

Papillen ragen stäbchenartige Gebilde hinein, die von am Grunde der Epidermis liegenden großen Zellen ausgeschieden werden. Die Deckenschicht der Epidermis ist wieder mit einer Cuticula bedeckt (Abb. 28).

In der Bezahnung unterscheiden sich die Boleo- und Periophthalmen grundlegend von den Blenniiden und Salariiden. Erstere sind wie ihre Vorfahren, die Gobiiden, Raubtiere. Ihr Gebiß ist daher wohl differenziert. Im Ober- wie Unterkiefer ist eine Reihe sehr spitzer Zähne vorhanden, die heterodont sind. *Periophthalmus schlosseri* hat im Oberkiefer z. B. fünf bis sechs mittlere Zähne, die sehr groß, konisch und spitz sind, während die seitlichen kleiner sind (im ganzen etwa 24). Im Unterkiefer sind die Zähne mehr gleichmäßig, etwa 18–20. Die Boleophthalmen haben im Oberkiefer gerade, kurze Zähne, die wenig

über die Haut herausragen, im Unterkiefer dagegen sind die Zähne sehr fein und horizontal gestellt, mit Ausnahme von zweien, die stärker, zugespitzt und aufgerichtet sind.

Bei den Salariiden finden wir, wie schon CUVIER hervorhebt, im Ober- wie Unterkiefer je eine Reihe parallel gestellter, als Widerhaken nach hinten gerichteter Zähne, die schmal und breit plattenartig tief in Epidermisfalten stecken. Eine Verbindung mit dem Kiefer fehlt, die Zähne bewegen sich auf einem elastischen Kissen und dienen bei dem bauchständigen Mund dieser Tiere zum Abgrasen von Algenflächen an den Brandungsfelsen. Wie weit die Zähne cuticulare Bildung sind oder ob und wie weit das Corium daran teil hat, muß erst die weitere Untersuchung ergeben. Es scheint fast so, als ob die Zähne in genetischem Zusammenhang mit den stäbchenartigen Gebilden in dem Rachenepithel stehen. In Verbindung mit den Zähnen sind auch lange, typische Schlauchdrüsen entwickelt, was bei Fischen bisher nicht beobachtet wurde.

3. Die Respirationsorgane.

Ebenso wie bei den werdenden Landtieren die Haut vor Verdunstung geschützt werden muß, ist dies in noch höherem Maße für die Atmungsorgane der Fall. Nur bei stark feuchthäutigen Tieren reicht die Hautatmung aus, sowie aber der Übergang zu Trockenlufttieren angebahnt wird, muß die Haut vor Wasserabgabe noch stärker geschützt werden, und damit reicht dann die Hautatmung nicht mehr aus. Wie HESSE mit Recht sagt, war der erfolgreichste Weg zum Schutz des Atemapparates die Verlagerung ins Innere des Körpers, die möglichst schon im Wasser erfolgt sein muß, wie bei Decapoden durch die Kiemendeckel, bei Gastropoden durch den Mantelraum, bei Teleostern und Dipnoern durch den Kiemendeckel usw.

Diese Einrichtungen müssen aber wesentliche Umwandlungen erfahren, um für das Land geeignet zu werden. Meist werden ganz neue Atmungsorgane geschaffen, wie Fächertracheen der Spinnen, Tracheen von *Peripatus* und Myriopoden und Insekten, die Lungen der Landvertebraten. Bei den von mir beobachteten Formen ließ sich nun eine große Mannigfaltigkeit feststellen.

a) Die Erdnereiden und *Physcosoma lurco*.

Die Erdnereidenform hat Hautatmung wie die Lumbriciden, die *Lycastis*-Art dagegen hat plattenartige Anhänge dorsal an den Parapodien, die auch durch eigene Muskulatur beweglich sind (Abb. 29). Vom ventralen Hauptgefäß führt in jedes Segment ein Ast in das Atem-

plättchen hinein (Abb. 29). Eine bulböseartige Schwellung ist jederseits im Gefäß vorhanden. Von diesem Gefäß gehen nun quer zur Längsachse des Atemplättchens Capillargefäße ab, die sich zuweilen noch aufzweigen.

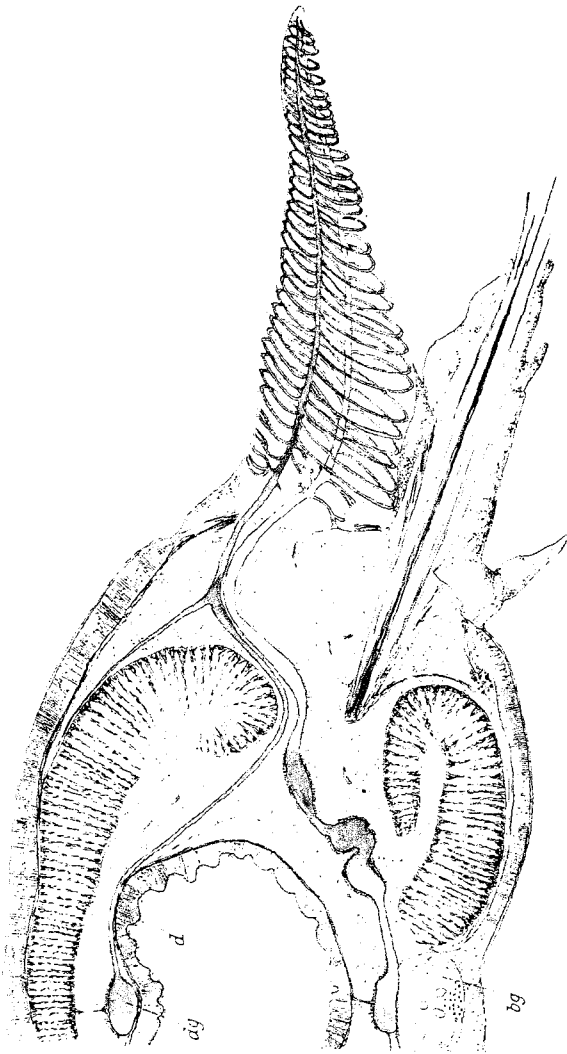


Abb. 29. Blättchen Kieme am Parapodium von *Loriculus*, Erdpöschel mit direkt unter der Cuticula gelegenen Capillarnetz in korbtürmiger Anordnung. LITZ Obj. 3, Oc. 3, Verkl. 1/2. *d* Darm; *dg* dorsales Gefäß; *bg* Bauchganglion.

Die Capillaren durchziehen parallel zueinander das Plättchen und liegen *dahin* und unmittelbar unter der im Vergleich zum Körper sehr dünnen Cuticula. Die Gefäße werden zu einem Sammelgefäß vereinigt, welches das arteriell gemachte Blut in einem Hauptast in die

Dorsalarterien und in einem Nebenast zur Muskulatur leitet. Der Bau des Atemplättchens ist insofern noch bemerkenswert, als Dorsalepithelsprossen in das lockere Bindegewebe hineinführen, die mit einer hohen und sehr dünnen Cuticula ausgekleidet sind. Oft verzweigen sich diese Einstülpungen auch in zwei bis drei Äste. Sie machen durchaus den Eindruck von ganz primitiven Tracheen. Die Schleim- und Knäueldrüsen sind in den Atemplättchen reich entwickelt.

Durch die Ausbildung der epithelialen Einstülpungen mit dünner Cuticulaauskleidung ist hier ein Weg gewiesen, wie etwa bei *Peripatus* Tracheen entstanden sein könnten, als er sich aus polychätenartigen Vorfahren zum feuchthäutigen Tier entwickelte. Tatsächlich ist ja *Peripatus* neuerdings auch auf den Sundainseln, allerdings auf der ältesten, Borneo, gefunden worden.

Die Erd-*Physcosoma* (*lurco*) hat kaum irgendwelche Anpassung an das Leben in der Erde bekommen. Die Cuticula ist stärker geworden, aber Landatmungsorgane habe ich nicht feststellen können. Herr Kollege FISCHER (Hamburg-Bergedorf), der die Freundlichkeit hatte, diese Formen zu bestimmen, wofür ich ihm hier herzlich danke, hat sie ja auch mit der Wasserform *lurco* noch identifizieren können.

b) Die Landerustaceen.

Wenn wir die Respirationsverhältnisse der amphibischen und Landkruster betrachten, so müssen wir BALSS (1927) recht geben, wenn er sagt: »Die Verhältnisse des Respirationsapparates bei den landbewohnenden Formen bedürfen dringend einer neuen Untersuchung.« Bei meiner Beobachtung an den verschiedenen weit an das Land angepaßten Decapoden auf Java 1926/27 war ich schon zu derselben Ansicht gekommen, da seit FRITZ MÜLLER (1864), JOBERT (1876) und SEMPER (1878 nichts außer neueren Angaben von BOUVIER bei *Coenobita* vorliegt. Ich kann im Rahmen dieser Arbeit zunächst nur einen kurzen Überblick bringen, das Ausführlichere wird von meinen Schülern bearbeitet werden.

Von den amphibisch lebenden *Uca*-Arten an bis zu *Ocypoden* und *Gecarcinus* geht eine allmähliche Reduktion der Kiemen vor sich. Dabei wird die Cuticula der Kiemenäste immer dicker. Trotzdem scheinen die Kiemen noch zur Wasseratmung geeignet zu sein. Die Kiemenhöhlen werden immer geräumiger und erscheinen blasig aufgetrieben. Die seitliche Wand wird zunächst reicher vascularisiert, dann entstehen Zotten, wie z. B. bei *Ocypoda ceratophthalma*, so daß die Wand schwammig erscheint. Endlich wird die dorsale Luftkammer

von der ventralen kleinen Kiemenkammer durch ein Septum abgetrennt (Taf. VI, Abb. 11a und b). Das respiratorische Gewebe ist übrigens meist mit zahlreichen Nematoden als Parasiten versehen. In der dorsalen Kiemenhöhle findet man stets Luft. Diese Verhältnisse erinnern

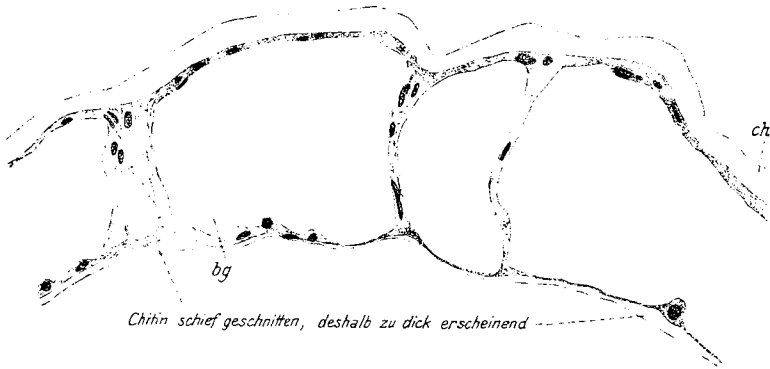


Abb. 30. Kiemendeckel von *Coenobita* mit reicher Vascularisierung. (Nach einem Präparat von Herrn cand. rer. nat. Kees.) *bg* Gefäße; *ch* Chitin. Oc. 1. Ölimmers. $\frac{1}{12}$. Verkl. $\frac{1}{3}$.

ganz an *Birgus latro*, der mit den Coenobiten nahe verwandt ist. Auch er hat reduzierte Kiemen und Hautfalten in der seitlichen Wand der Kiemenkammer, die mit Capillaren durchsetzt ist.

Auch die Coenobiten selbst zeigen in dem Maße, wie sie sich an das Land anpassen, steigende Reduktion der Kiemen und verstärkte Vas-

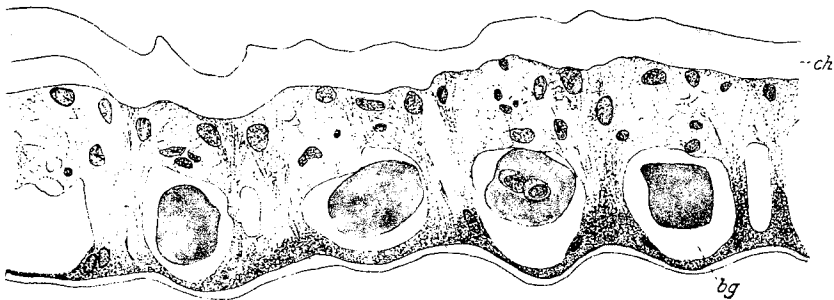


Abb. 31. Desgl. vom *Dingenes pugilator*. *ch* Chitin, *bg* Gefäß. Oc. 1. Ölimmers. $\frac{1}{12}$. Verkl. $\frac{1}{3}$.

cularisation der seitlichen Kiemensackwände (Abb. 30 u. 31). Es lassen sich hier lückenlose Reihen aufstellen. Mit BOUVIER läßt sich feststellen, daß die Hautatmung am Abdomen eine bedeutende Rolle spielt. Die Chitindecke ist hier cuticulaartig dünn und tracheenartig eingesenkt, besonders auf der dorsalen Seite. Sie ist mit einem feinen Capillarnetz versehen. Zwei Venen führen jederseits das Blut zum Pericard. Die

Blutbewegung wird durch rhythmische, sich kontrahierende Blasen an der Abdominalbasis beschleunigt. Läßt man Coenobiten aus Glas nachgemachte Schneckenschalen beziehen, was leicht gelingt, so kann man die Respirationsvorgänge gut beobachten.

Inwieweit die Landdecapoden noch Wasser aufsuchen müssen, um ihre Kiemenhöhlen zu netzen, läßt sich noch nicht allgemein sagen. Es wird ja auch von *Birgus* angegeben, daß er jede Nacht noch ans Meer gehen muß, um seine Kiemen frisch zu befeuchten. Für gut angepaßte Coenobiten stimmt das nicht. Ich habe z. B. *Coenobita cavipes* und *rugosa* einen Monat und länger in einer Kiste mit Sand und Kies bei nur mäßiger Feuchtigkeit gehalten. Die Tiere waren dabei sehr munter. Ich halte sie jetzt 1½ Jahr in Gefangenschaft. Auch hier beobachtete ich so gut wie nie, daß die Tiere ins Wasser gehen, obwohl sie stets dazu Gelegenheit haben. Zwingt man sie dagegen, unter Wasser zu bleiben, so sterben sie in ½—1 Tagen an Atemnot und verlassen vorher zum Schluß ihr Haus, wie das auch BORRODAILE feststellte.

Über die Mechanik der Atmung ist so gut wie nichts bekannt. Es werden in Kürze darüber Untersuchungen angestellt werden. Der Respirationskoeffizient beträgt nach vorläufigen Messungen von FRÄULEIN cand. rer. nat. SCHÖTTLE: 1, wie auch sonst bei Pflanzenfressern.

c) Die Landteleosteer.

Ein besonderes Interesse bieten die Respirationsverhältnisse bei den sich an das Land anpassenden Teleosteern, wobei ich hauptsächlich die Gobiiden-Boleo- und Periophthalmenreihe, daneben die Blenniiden-Salariidenreihe berücksichtigen möchte. Für die letzten ist, soviel ich sehen konnte, überhaupt noch nichts bekannt, für die ersten gibt es eine kurze Beschreibung von *Periophthalmus koelreuteri* von RAUTHER, die an sich gut ist, aber erst durch den Vergleich mit den Wasser- und Übergangsformen und der Entwicklung interessanter wird.

Es sind naturgemäß die Küstenformen, wenn wir von *Exocoetus* und *Dactylopterus* absehen, die in erster Linie gezwungen werden, gelegentlich außer Wasser zu weilen. Weiter trifft das aber auch für Süßwasserfische unter ungünstigen Lebensbedingungen zu, wie bei Verschlammung, Austrocknung usw. Von den Küstenformen sind es nach RAUTHER *Agonus cataphractus*, *Anarrhichas lupus*, *Centronotus gunellus* u. a., die bei der Ebbe gelegentlich auf feuchtem Schlick zurückbleiben, ohne Schaden zu leiden. Das trifft auch für manche *Lepadogaster*-Arten zu wie *bimaculatus*, wie das SIMROTH (1891) angibt, und wie ich das selbst auf Lanzarote (Afrika) und an der Adria beobachten konnte.

Da nun naturgemäß die Fische auf dem Lande nach Luft schnappen, so ist es erklärlich, daß die Mund- und Rachenrespiration als accessorsche zu der Haut- und Kiemenatmung hinzukommt, und daß besonders Einrichtungen am Kiemenapparat entstehen, die spezifisch zur Landatmung dienen. Insbesondere sind es tropische Süßwasserformen, die auf diese Weise in kleinen stehenden Gewässern mit schlammigem Grunde auf direkte Luftatmung angewiesen sind, z. B. die Labyrinthfische. Ich selbst habe in Java *Anabas scandens* und *Ophiocephalus*, die gelegentlich auf das Land gehen, aber recht unbeholfen in ihrer Bewegung sind, auch schnell außerhalb des Wassers zugrunde gehen, untersucht. Auf feuchtem Schlamm leben sie nur 12—24 Stunden. *Ophiocephalus* geht allerdings bei Verhinderung der Luftatmung im Wasser innerhalb einiger Stunden zugrunde, was auch schon DAY (1868) angibt und ich bestätigen konnte.

Sehr wenig sind nun die Verhältnisse der Respirationsorgane bei Periophthalmen, gar nicht bei den Boleophthalmen und Salariaiden untersucht. RAUTHER (1910) hat, wie oben gesagt, kurz aber richtig die Respirationsorgane von *Periophthalmus koelreuteri* beschrieben, aber erst ein Vergleich mit den Gobiiden, den Wasserformen und der Reihe der sich allmählich mehr an das Land anpassenden Formen macht eine solche Untersuchung wertvoller, namentlich wenn noch die Metamorphosestadien hinzukommen. Hier nur kurz einige Bemerkungen über das Respirationssystem von *Periophthalmus argentilineatus* im Vergleich mit *koelreuteri*, *chrysospilos* und *Gobius tentacularis*. *Periophthalmus argentilineatus* hat als bestangepaßte Landform neben der Hautatmung eine Nasenhöhlenatmung, Mundrachenhöhlen- und Kiemensackatmung. Die Nasenhöhle wird bei den Sinnesorganen näher beschrieben werden. Es läßt sich nahe der vorderen Nasenöffnung am Kiefferrand eine Pars olfacatoria von verhältnismäßig geringer Ausdehnung und eine große Pars respiratoria unterscheiden. Letztere reicht als durch Spezialmuskulatur erweiterungsfähiger Schlauch an die hintere oder besser dorsale Nasenöffnung bis dicht unter die Augen. Ventral von den Orbiten gehen medianwärts zwei reich verzweigte Blindsäcke, die bis an das Septum heranreichen.

Für die Mundrachenatmung kommt von vorn nach hinten zunächst die obere Mundspalte in Betracht, deren Epithel am Grunde der Spalte sich fingerförmig verzweigt und reich mit Gefäßen durchzogen ist (Abb. 32a). Betrachtet man die Mundhöhle, so fällt sofort die reiche Fältelung auf. Daneben sind aber ausgedehnte Blindsäcke vorhanden, so daß eine größere Oberfläche des Raumes zustande kommt. Ganz vorn in der Nasenzipfel-

höhe ist ein dorsaler nach vorn zu geschlossener länglicher Blindsack vorhanden. Etwa 0,15—0,2 mm dahinter liegt ein ähnlicher ventraler

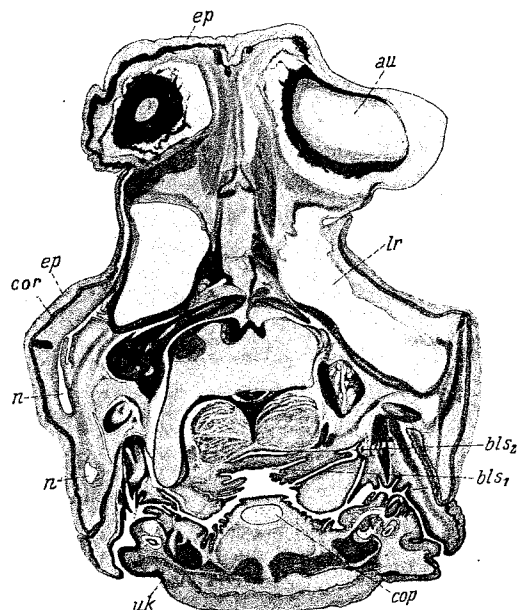


Abb. 32a.

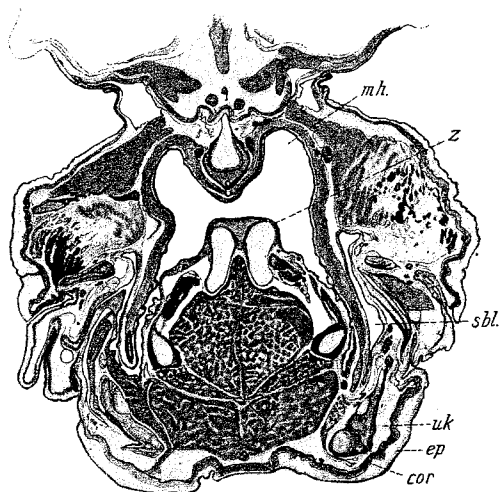


Abb. 32b.

Blindsack, in derselben Höhe verzweigt sich der dorsale Blindsack reich nach allen Seiten. Etwas weiter nach hinten zu endet der dorsale Sack

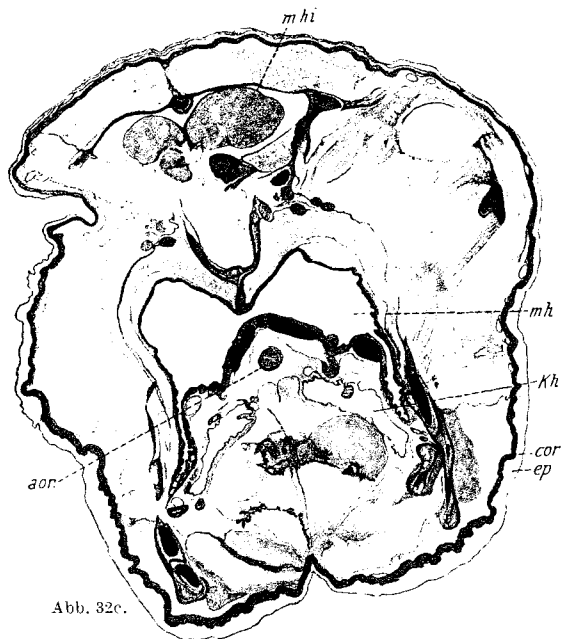


Abb. 32c.

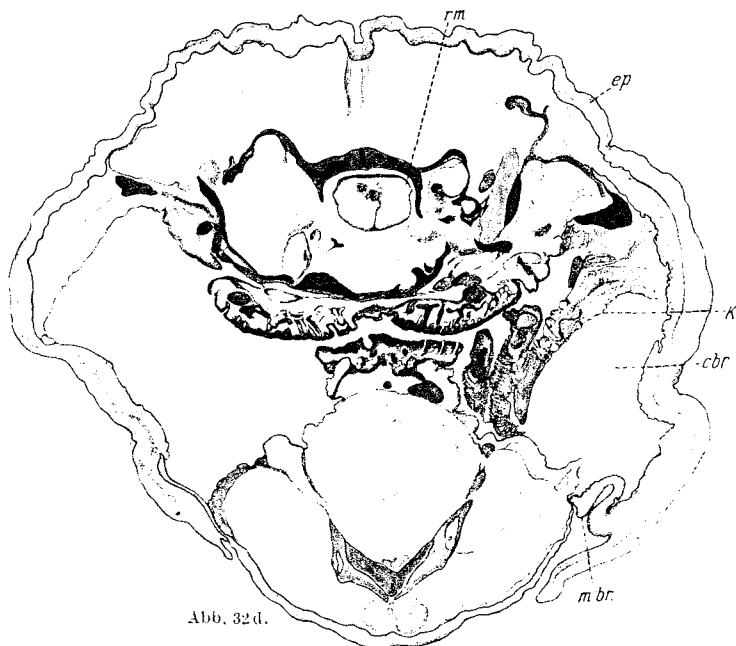


Abb. 32d.

Abb. 32 a—d. Querschnitte durch den Kopf von *Periophthalmus argentilineatus*, um den Mund-, Rachen- und Nasenraum zu zeigen. Vergr. 13,3%. *au* Auge; *aor* Aorta; *bls*₁ ventraler Blindsack; *bls*₂ dorsaler Blindsack; *cbr* Kiemenhöhle; *cop* Copula; *cor* Corium; *ep* Epidermis; *K* Kieme; *lr* lymphatischer Raum; *mh* Mundhöhle; *mhi* Mittelhirn; *mbr* Kiemendeckelmembran; *N* Nase; *rm* Rückenmark; *sbl* seitlicher Blindsack; *uk* Unterkiefer; *z* Zahn.

in der Mundhöhle mit schmaler Öffnung, während der ventrale in eine große Erweiterung und dann erst in die Mundhöhle mündet. Weiter nach hinten (0,4—0,45 mm von der Mundöffnung entfernt) tritt ein dorsales weites Gaumenkissen mit Schwellgewebe auf (Abb. 32a). Von vorn nach hinten bemerkt man in den Schnittserien zunächst einen, dem Epithel des Gaumenkissens genäherten Blindsack, worauf in kürzeren Abständen zwei weitere ähnliche darüber gelagerte folgen. 0,5 mm von der Mundöffnung entfernt bekommt dann das Gaumenkissen eine mediane mittlere Spalte, so daß zwei halbkugelige Kissen vorhanden sind.

Die beiden der Mundhöhle genäherten Säcke münden jetzt gemeinsam in diese Spalte hinein, während der dorsale Sack mächtiger wird. Die beiden Kissen verstreichen dann etwas weiter nach hinten, und nun mündet auch der dorsale Sack in die Mundhöhle, die jetzt seitlich mächtige zottenartige Falten bekommt. In der Region, wo die Mundwinkel sich befinden, entstehen dann nach hinten zu jederseits zwei mächtige reich gefaltete, ventrale Ausstülpungen, die nach den Kiemenbögen zu je einen Blindsack bilden (Abb. 32b). Sie enden hinter den Hyoidbogen und sind gewissermaßen als Backentaschen anzusehen. In gleicher Weise können wir uns vorstellen, daß etwa die Mundhöhlendrüsen der Landvertebraten aus Hohlräumen und Blindsäcken sich bilden konnten, ebenso wie wir sie bei *Periophthalmus argentilineatus* ausgeprägt sehen. Hinter den Copula des Hyoidbogens beginnt auch die Schilddrüse. Unmittelbar hinter dieser hinten blind endenden Backentasche bemerkt man darauf in den Schnittserien zwei nach vorn zu blind endende, median gelegene Hohlräume mit Fältelung, die ventral vom ersten Branchialbogen liegen und als respiratorische Säcke der Kiemenhöhle anzusehen sind. Diese Blindsäcke (Abb. 32b) werden auch von RAUTHER bei *Periophthalmus koelreuteri* beschrieben. Sie sind durch eine Hautfalte von beiden Branchialbögen weitgehend abgekammert. Zwei weitere Kammern liegen seitlich, sie enthalten die Pseudobranchien. Die Kiemenbögen schließen eng aneinander; zipfelartige Querfortsätze an der oberen Knorpelstütze dienen als Reusenapparat in den Kiemenspalten. Die Bögen liegen im spitzen Winkel zur Mediane und biegen dann scharf dorsal um. Die Kiemen sind weitgehend gegenüber den Gobiiden reduziert (Abb. 32d). An der Basis sind die Blättchen verwachsen, so daß ähnliche Bilder wie bei den Pseudobranchien zustande kommen. Das Epithel der Blättchen ist gegen Austrocknung durch eine ziemlich feste Cuticula geschützt. Die Kiemendeckelspalte ist sehr eng und nur wenige Millimeter lang.

In der folgenden Zusammenstellung sind einige Werte dafür angeführt:

Art	Gesamtumfang des Kopfes in der Gegend der Kiemenspalten (Werte in mm)	Kiemenspalten (beide zusammen) (Werte in mm)
<i>Gobius caninus</i>	5,0	2,2
<i>Boleophthalmus boddarti</i>	6,4	1,8
<i>Periophthalmus chrysopilos</i> . . .	3,1	1,1
„ <i>schlosseri</i>	7,8	2,0
„ <i>argenteolineatus</i>	2,6	0,8

Die Branchiostegalmembran ist mit einem eigenen quergestreiften Muskel ausgestattet. Die Membran ist klappenartig und wirkt als Rückstauklappe. Ventral ist der Kiemensack jederseits noch blindsackartig nach hinten zu verlängert. Dadurch nun, daß die Kiemenhöhle stark erweitert werden kann — sie stellt z. B. bei *Periophthalmus schlosseri* bei der Respiration zwei mächtige nach hinten sich blasenartig erweiternde Säcke dar, was auch u. a. bei den Boleophthalmen beobachtet wird —, kann respiratorisch Luft in sie eingesogen und ausgestoßen werden. Auch bei *Periophthalmus chrysopilos* sind die Säcke groß, dagegen sehr viel kleiner bei *Periophthalmus dipus* und *argenteolineatus*; dafür ist aber bei diesen Formen der Bau der Höhlung für Landatmung wesentlich vervollkommenet worden.

Die Atemmechanik ist sowohl bei den Boleophthalmen als auch bei den stark amphibischen Periophthalmen und den Salariiden so, daß die Tiere, die ja selbst im Wasser stets bestrebt sind, Luft zu atmen (dadurch nämlich, daß sie den Kopf außerhalb des Wassers halten, wodurch sie Fröschen sehr ähnlich sehen), durch Verschluß des Kiemensackes mit der Branchiostegalmembran und Erweiterung der Kiemenhöhle Luft durch den Mund einziehen lassen. Sie schließen dann den Mund und lassen die Luft geraume Zeit in der Mund-Rachenhöhle und dem Kiemensack. Normalerweise wird die Luft wieder durch Kompression aus dem Mund ausgestoßen, nur unter Wasser lassen sie sie aus den Kiemenspalten austreten, worauf die accessorische Kiemenatmung einsetzt. Die Boleophthalmen können bei sauerstoffreichem Wasser noch dauernd ihren O_2 -Bedarf durch die Kiemen decken. Bei stark angepaßten *Periophthalmus argenteolineatus*-Formen habe ich nie ein so starkes Auftreiben des Kiemensackes beobachtet, dafür aber bewegen sich die Kiemendeckel fächernd an der Seite und erneuern so die Luft. Sitzen diese Tiere im Wasser, so daß der Kopf herausragt, so ist auch die Mundspalte mit untergetaucht. Der Respirationskoeffizient schwankt nach

vorläufigen Messungen von Fräulein cand. rer. nat. SCHÖTTLE, die an einem von Herrn Privatdozent Dr. FISCHBECK am hiesigen chemischen Institut wesentlich verbesserten Atmungsapparat vorgenommen wurden, bei *Periophthalmus argentilineatus* zwischen 0,67 und 0,83 und bei *P. dipus* zwischen 0,74 und 0,94.

In der Gobiidenreihe beobachtet man nun, je mehr diese Formen Schlammbewohner werden, Vascularisation der Haut, Erweiterung der Kiemenhöhle und beginnende Hohlraumbildung für accessorische Atmung. Immer aber sind noch die für Teleosteer typischen Verhältnisse auch in bezug auf die Nasenräume vorhanden. Auch die Periophthalmen zeigen vor der Metamorphose die Eigenschaften der Gobiiden, die ja ihre Vorfahren sind. Das Studium der Entwicklung wird diese Verhältnisse noch weiterhin klären. Für die Boleophthalmenreihe wie auch für die Salariiden, die ja in konvergenter Weise sich von den Bleniiden ableiten, müssen ebenfalls noch weitere Untersuchungen, die im Gang sind, angestellt werden. Sonst aber kann schon jetzt gesagt werden, daß sich Übergangsreihen in phylogenetischer wie ontogenetischer Hinsicht in allen Fällen klar nachweisen lassen.

d) Biologisches und Experimentelles über Wasser- und Landatmung.

Diese mehr morphologischen Beobachtungen mögen nun noch durch einige biologische ergänzt werden. Die Landpolychäten und Gephyreen sind wirklich feuchthäutige Erdtiere geworden. Sie ließen sich 1 Jahr (der Versuch wurde nach 1 Jahr 1 Monat abgebrochen) in Tübingen im Warmhause im Blumentopf halten.

Von den amphibischen und Landbrachiuren kann man sagen, daß sie das Wasser fliehen, wie es z. B. für *Uca* bei herannahender Flut beobachtet wurde. Weiter einwärts im Mangrovegebiet können größere, in der Färbung unscheinbare, mehr oder weniger stark an das Land angepasste Krabben beobachtet werden (*Ocypodidae*, *Grapsidae*). In Batavia kommen diese Formen auf dem ganzen Gebiet von Zone 2 an in den Kalis und Ponds (Fischteiche) bis zum Pasar Ikan vor, oft einige 100 m weit vom Meere entfernt. Besonders häufig sind sie im Gebiet der Zone 1 und 2, und hier wieder halten sie sich vornehmlich in der Nähe kleinerer Tümpel und Kalis auf. An den Ufern dieser Gewässer haben sie auch ihre Löcher, die sehr tief in den Erdboden hineingehen und nach einem zur Hälfte senkrechten Verlauf meist in die Vertikalrichtung übergehen. Die Mündung ist von einem größeren Erdball, aus größeren Brocken bestehend, umgeben, und oft genug kann man die Krabben beim Herausragen dieser Erde beobachten. In einigen Fällen endigt die Röhre in

enem bis zu 40 cm hohen Schornstein (an einen spitzen Maulwurfs-
haufen erinnernd), von dem oft mehr als 20 cm über der äußersten Flut-
grenze liegen (Ameisennester wurden in einem solchen Krabbenhügel
bei Belawan beobachtet). Die Endigungen dieser Schornsteine liegen
immer im wasserfreien Gebiet. Die Krabben sind sehr häufig außer-
halb des Wassers zu beobachten, man kann sogar sagen, daß sie sich
meist außerhalb des Wassers befinden.

Sie sehen außerordentlich gut auf dem Lande einen bewegten
Gegenstand, mindestens auf 12 m Entfernung. Man kann sich nur sehr
langsam und mit großer Vorsicht den Tieren bis auf 3 m nähern.

Sie lassen sich beim Herankommen, falls sie am Ufer eines Flusses
sind, ins Wasser fallen, kommen oft nach 5 Minuten Wartens wieder
heraus. Sie laufen außerordentlich geschickt und flink. Zur Zeit der
Hochflut ist im Gebiet der Zone 1. und 2 ein auffälliger Vorgang zu be-
obachten. Die Krabben fliehen das Wasser. Sie sitzen an den Rän-
dern der Kalis auf dem obersten Rand ihrer Wohnung, auf Erdhügeln
und auf Baumstämmen oft in dichten schwarzen Klumpen, oft genug auch
in den Zweigen von Gesträuch. Bei den Tieren an den Baumstämmen
(*Metapograpus latifrons*) kann man beobachten, daß sie beim Steigen
der Flut ebenfalls höher klettern.

(Beobachtungsstellen: Batavia, Tjilatjap, Laboan: Süßwassersumpf,
Belawan.)

Im Gebiet der Zone 2 (Schlammzone bei Ebbe ohne Wasser) bis in
das Gebiet der Mangrove vordringend sind zur Zeit der Ebbe kleine bunt-
gefärbte Krabben (Winkerkrabben, *Uca*-Arten) zu beobachten. Sie
sitzen meist nicht weit von der Mündung ihrer Löcher entfernt und
laufen ab und zu kleine Strecken mit großer Geschwindigkeit über den
Erdboden. Ihre Augen sitzen auf langen Stielen, die heruntergeklappt
und aufgestellt werden können. Schon bei einer Entfernung von 4 m
verschwinden die Tiere blitzschnell in ihren Löchern, um nach einiger
Zeit wieder vorsichtig herauszusehen. Am leichtesten sind sie zu fangen,
wenn man die Öffnung ihres Loches versperren kann. Dann sind sie
hilflos, laufen kurze Strecken planlos hin und her und lassen sich leicht
mit der Hand greifen. Sie sind in heller, warmer Sonne am lebhaftesten
und meist auch nur dann außerhalb ihrer Löcher. Am besten sind sie in
der Mittagszeit zu beobachten. Dieselbe Stelle, die vormittags von Tieren
wie besät war, zeigte in Belawan z. B. um 5 Uhr nachmittags kein ein-
ziges Tier (Beobachtungsstellen: Batavia, Tjilatjap, Laboan, Belawan).

Im gleichen Grade der Landanpassung stehen wahrscheinlich die
langbeinigen, grauen Felsenkrabben, die an Spinnern erinnernd, vornehm-

lich die Brandungsfelsen mit *Salarias* zusammen bevölkern: *Grapsus grapsui* und *Eriphia lacrimana*. Sie sehen sehr gut (mindestens 5 m), laufen überaus geschickt und schnell ins Wasser und sind aus diesem Grunde nur sehr schwer zu fangen (Beobachtungsstellen: Wijnkoopsbai, Noesa Kambangan, Laboean, Sabang, Perim).

Noch schneller laufen die eigentlichen Landstrandkrabben, *Ocypoda macrophthalma*, die das Gebiet des trockenen Strandes bewohnen. Sie sind in der Farbe dem Sand ganz angepaßt und meist nur bei Bewegung zu sehen. Ihre Löcher befinden sich auf dem Sand, ohne Schornstein. Sie sind deshalb aber leichter zu fangen als die vorige Art, weil sie oft bis 30 m und mehr vom Meere entfernt sind und durchaus nicht die Tendenz haben, ins Wasser zu fliehen. Beobachtungsstellen: Hoorn, Amsterdam, Wijnkoopsbai, Tjerita, Popole (ein Tier mit roten Augen), Sabang (*Sesarma taeniolata*).

Den höchsten Grad der Landanpassung stellen wohl die Krabben dar, die in einem Exemplar in Tjerita und in größerer Anzahl in Sabang, weit landeinwärts auf dem Waldboden, gefunden wurden (*Sesarma spec.*). In Sabang waren die Tiere bis 40 m vom Meere entfernt, unter faulem Holz in Gemeinschaft mit Myriapoden. Das Tier in Tjerita wurde im Kokospalmenwald, mehrere Meter waldeinwärts auf dem Stamm einer Kokospalme gerade noch in Reichweite gefunden. Das Tier war völlig frisch, trotzdem es 4 Tage ohne Wasser in einer engen Glasröhre gehalten wurde. In Buitenzorg ist es leider entkommen.

Die Ocypoden vertragen ein Untertauchen in Seewasser nur wenige, 6—12, Stunden, wie auch schon BORRADAILE feststellte. Bachwasser indessen wirkt schon bei *Ocypoda ceratophthalma* nach 2 Stunden tödlich.

Eine ähnliche Reihe bilden die Paguriden und Coenobitiden. Den ersten Schritt auf dem Wege der Landanpassung stellen die Einsiedler dar, die auf dem Grenzgebiet der Zone 2—3 und am Mangrovestrand vorkommen. Sie sind immer nur für kurze Zeit außerhalb des Wassers und bewegen sich auf dem Lande nur sehr ungeschickt und schwerfällig. Die eigentlichen landangepaßten Paguriden sind Sand-, Fels- und Baumbewohner. Besonders wurden sie beobachtet auf Noesa Kambangan, Wijnkoopsbai, Laboean und Sabang. Auf Noesa Kambangan wurden die Einsiedler vornehmlich an der Ost- und Südküste beobachtet, die größeren Tiere besonders an der Südküste. Die Tiere sind auf dem feuchten Waldboden zu finden, der hier wenige Meter vom Meere entfernt, 2 bis 3 m über dem Meer aufsteigend beginnt. Gerade an dieser Böschung sind die Tiere besonders häufig. Beim Herankommen lassen sie sich meist einfach herunterfallen. Sie sitzen auf der Böschung

und auf den Bäumen oft über Reichthöhe. Ein Einsiedler z. B. wurde sitzend auf einem Felsen gefunden, wo er an einer Kokosnuß fraß. Auf dem Sand befinden sich die Einsiedler, meist kleine Tiere, besonders im Wurzelwerk der Bäume, hinter kleinen Sandhügeln, Ästen und Steinen, an Frucht- und verwesenden Resten. In Sabang werden die Tiere als Angelköder von Eingeborenen in dem Buschwerk gesucht, das einige Meter hinter der Sandgrenze beginnt. Die weiteste Entfernung vom Meer in Sabang, in der die Tiere gefunden wurden, betrug 75 m.

Auf der Höhe von Noesa Kambangan (580 Fuß) wurden die Reste eines Einsiedlers gefunden. Es ist aber unsicher, ob das Tier nicht nur dorthin verschleppt worden ist.

Herr VAN HEURN gibt an, daß die großen Einsiedler in Sumatra bisweilen auf den Hausdächern in Rattenfallen gefangen werden.

Sowohl von Noesa Kambangan wie Laboean, Wijkoopsbai und Sabang wurden Einsiedler mitgebracht, die in Kisten mit Drahtgaze mit etwas Steinen und Erde und einer Schale mit Seewasser gehalten wurden. Sie wurden ab und zu mit Früchten gefüttert. Bis zum 20. III. 27 war noch kein Tier gestorben, auch bis heute, VI. 28, halten sich die Tiere in Tübingen noch gut. Dagegen sind häufig Tiere ausgebrochen. Die Tiere wissen den Deckel des Gefäßes zu finden, und wenn dieser nicht stark beschwert ist, so heben sie ihn leicht mit den Scheren hoch. Sie blicken dann vorsichtig über den Rand der Kiste, lassen eine Zeitlang die Antennen spielen, ähnlich wie Insekten, die etwas wittern, und beginnen dann den Abstieg. Häufig sind die Tiere im Laboratorium unter Schränken, sogar in abliegenden Zimmern gefunden worden.

Am 11. I. 27 werden einige Einsiedler von Tjilatjap in ein Glasgefäß gesetzt, in dem sich Erde befindet, die zur Hälfte ganz trocken, zur Hälfte etwas angefeuchtet ist. Wasser befindet sich in dem Gefäß nicht. Die Tiere werden mit Bananen gefüttert. 12. I. 27: Die Tiere halten sich meist auf der feuchten Hälfte auf, doch sind sie auch auf der trockenen zu sehen. 17. I. 27: Aus dem Glas wird die feuchte Erdhälfte entfernt, so daß die Tiere nur noch trockene Erde haben. Am 24. I. 27 ist von den Einsiedlern einer tot, die andern (vier Tiere) haben sich unter die Bananen in einen letzten Rest von Feuchtigkeit geflüchtet. Abbruch des Versuches am 1. II. 27. Einer von den kleinen Einsiedlern von Noesa Kambangan liegt tot in der Petrischale mit Wasser. Die Petrischale ist verhältnismäßig hoch; wahrscheinlich ist das Tier ertrunken. Versuche ergaben, daß die Einsiedler unter Wasser sehr bald absterben, wie das schon BORRADAILE angibt. Es ist dabei ziemlich gleichgültig, ob man Salz- oder Süßwasser nimmt. Im ersteren leben

sie etwas länger. Im Maximum können die Tiere 24 Stunden unter Wasser leben. Dabei zeigen die einzelnen Arten konform ihrer Landanpassung verschiedene Widerstandsfähigkeit. *Coenobita perlata* zeigt die größte Vitalität im Wasser und ist auch tatsächlich am wenigsten an das Land angepaßt. *C. clupeata* und besonders *cavipes* zeigen die geringste Widerstandsfähigkeit im Wasser. Bei Atemnot im Wasser gehen die Tiere fast stets aus ihrer Schale heraus. Manchmal kann man die wie tot daliegenden Tiere in der Luft noch wieder beleben. Eine merkwürdige Beobachtung machte ich durch Zufall am 3. V. 28 in Tübingen. Zwei Coenobiten (*C. cavipes*) wurden im Laboratorium unter Sonnenbestrahlung in einem Glasgefäß (12 Uhr) beobachtet. Nach $\frac{1}{2}$ Stunde schon hatten beide Tiere ihre Schalen verlassen. Das eine Tier war tot, das andre betäubt, letzteres ließ sich im Schatten wieder zum Leben erwecken. Nach den MERKERSchen Befunden bei Regenwürmern muß der Tod wohl durch Ultraviolettbestrahlung zustande gekommen sein. Daß die Tiere oft in praller Sonne in den Tropen zu sitzen vermögen, rührt daher, daß bei der feuchten Luft die Strahlen absorbiert werden.

Den Grad der Landanpassung bei Teleosteen kann man experimentell feststellen, indem man prüft, wie lange die Formen untergetaucht und ohne Wasser zu leben vermögen. Verwandt wurden zu derartigen Versuchen *Periophthalmus chrysospilos*, *Periophthalmus argenteolineatus*, *Boleophthalmus boddartii*, *Boleophthalmus viridis*, *Gobius*-Arten (*G* 1, *G* 8), *Ophiocephalus*, *Anabas scandens*, als Ergänzung dazu *Rana*. Die Tiere stammten aus den gewohnten Fangplätzen Batavias. Soweit es die Zeit und das Material erlaubten, wurden bei der Auswahl der Tiere zwei Gesichtspunkte berücksichtigt.

1. Es wurden Tiere verwandt, die von draußen gebracht wurden, entweder durch Fischer oder von uns selbst gefangen waren. Der Vorteil dieses Verfahrens liegt darin, daß die Tiere direkt aus ihren natürlichen Bedingungen ohne die Einflüsse der Gefangenschaft kommen. Ein Nachteil ist, daß sie durch das Fangen unter Umständen geschädigt sein können und der Tod so nicht durch den Einfluß des Versuches herbeigeführt sein kann.

2. Der eben erwähnte Nachteil scheidet aus, wenn man Tiere zu den Versuchen verwendet, die längere Zeit im Laboratorium gehalten und beobachtet worden sind.

Folgende Versuchsserien wurden angesetzt:

a) In einer Versuchsserie werden die Tiere auf mäßig feuchtem Boden (Schlamm oder Erde) in einer Kiste gehalten.

b) In der zweiten Versuchsserie werden die Tiere in einem Glasgefäß mit Wasser unter weiter Drahtgaze (6 mm Maschenweite) gehalten.

Die Tiere haben unter der Drahtgaze genügend Bewegungsfreiheit (ungefähr 5 cm Höhe). Über der Drahtgaze steht das Wasser 1 cm hoch. Die Tiere haben also immer eine Wassersäule von 1 cm über sich. Das Wasser wird nicht durchlüftet.

c) In einer dritten Versuchsreihe beträgt die Höhe des Wassers über dem Draht 5 cm. Das Wasser wird nicht durchlüftet. Die Tiere werden, soweit es durch die Versuchsdauer nötig wird, mit lebenden Krabben gefüttert, doch ist die Nahrungsaufnahme in keinem Falle wirklich beobachtet worden. Da die Tiere jedoch längere Zeit hungern können, so beeinträchtigt das den Versuch nicht wesentlich.

Die Maxima- und Minimatemperaturen werden bestimmt und über das Verhalten der einzelnen Tiere, so weit wie möglich, Protokoll geführt.

Ergebnisse (siehe S. 321—323).

Nähere Angaben im Protokoll. Bemerkenswert ist, daß bei *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm die Haut einen trockenen, d. h. schleimfreien Zustand aufweist. Auffällig ist ebenfalls, daß *Periophthalmus chrysospilos* 1 cm unter Wasser durchschnittlich kürzer lebt als 5 cm unter Wasser.

Am 14. II. 27, 4 Uhr nachm. bei 29° C werden im Kaliwasser (Hafenkanal, s. Abb. 4b) zwei *Gobius tentacularis*, ein großer *Gobius minutus*, ein *Boleophthalmus boddarti* und zwei *Boleophthalmus viridis* 5 cm unter Wasser angesetzt. In einem Glas werden drei *Periophthalmus chrysospilos* 1 cm unter Wasser angesetzt. Alle Tiere kommen sofort bis zur Höhe der Drahtgaze hoch und verweilen hier den Kopf gegen die Drahtgaze gedrückt. Auf mäßig feuchtem Schlamm werden um 1/2 5 Uhr nachm. in einer Kiste sechs *Periophthalmus chrysospilos* ohne Wasser angesetzt. In einer zweiten Kiste in gleicher Weise drei *Periophthalmus chrysospilos*, ein *Boleophthalmus boddarti* und zwei *Boleophthalmus viridis*.

Am 15. II. 27, 7 Uhr vorm. Maximum und Minimum während der Nacht: im Wasser 26° zu 31°, in der Luft 29,5° zu 25°. Sowohl die *Periophthalmus* wie die *Boleophthalmen* und die *Gobiiden* im Wasser sind tot. Auf feuchtem Sand leben morgens noch alle Tiere, jedoch sind die *Boleophthalmus viridis* sehr schwach. Nachm. 1/2 5 Uhr sind drei *Periophthalmus chrysospilos* tot, die *Boleophthalmus viridis* haben sich wieder erholt. Der Schlamm wird nochmals etwas angefeuchtet. Maximum und Minimum während des Tages 24° und 31° (diese wie alle folgenden sind Lufttemperaturen).

16. II. 27. Nachttemperatur 24,5° zu 31°. Morgens um 8 Uhr lebt nur noch ein *Periophthalmus chrysospilos* und ein *Boleophthalmus boddarti*. Der Schlamm wird nochmals etwas angefeuchtet. Um 1/2 11 Uhr ist *Periophthalmus chrysospilos* tot, nur kurze Zeit postmortal, die Haut

ist durchaus feucht. *Boleophthalmus boddartii* lebt noch um 5 Uhr. Ein *Periophthalmus chrysopilos* zugesetzt, in den zweiten Kasten ein *Periophthalmus* und ein *Gobius minutus*. Einige Garneelen gereicht. Temperatur: 26,5° zu 29°.

17. II. 27. Nachttemperatur $1\frac{1}{2}$ 8 Uhr morgens 25° zu 28,8°. Ein *Periophthalmus chrysopilos* ist über Nacht herausgesprungen. *Boleophthalmus boddartii* lebt immer noch, wenn auch recht schwach. Von den hereingelegten Krabben nichts gefressen. Der andre *Periophthalmus chrysopilos* ist recht munter. *Gobius minutus* lebt noch. Morgens (6 Uhr) war er recht schwach, da der Schlamm nur wenig feucht war, abends ist auch der *Boleophthalmus boddartii* wieder ganz munter. Mittags um 12 Uhr (29,2°) wird zu dem *Boleophthalmus boddartii* auf feuchtem Schlamm ein *Anabas scandens* gesetzt. Das Tier versucht mehrmals im Laufe des Nachmittags gegen das Drahtgitter zu schnellen. Es ist abends ($1\frac{1}{2}$ 5 Uhr) noch ganz frisch. Mittags 11 Uhr 15 Min. (27,5°) ein *Periophthalmus chrysopilos* und ein *Boleophthalmus boddartii* 5 cm unter Wasser gesetzt. *Periophthalmus chrysopilos* steigt gleich an die Drahtgaze und hält das Maul an den Draht.

12 Uhr 5 Min. zeigt *Periophthalmus chrysopilos* auf Reizung nur noch schwache Beweglichkeit. Er bewegt die Kiemendeckel sehr langsam und schwerfällig (in Abständen von mindestens 1 Sekunde). Er sperrt das Maul auf und hält es längere Zeit offen.

12 Uhr 9 Min. erscheint das Tier bereits wie tot. Erst auf mehrfaches Reizen hin zuckt es zusammen und schnellt den Körper ruckartig ein Stück weiter.

12 Uhr 11 Min. wieder etwas lebhafter. Der *Boleophthalmus boddartii* ist zu dieser Zeit noch normal und frisch.

12 Uhr 15 Min. häufiges plötzliches Zusammenzucken bei *Periophthalmus chrysopilos* auch ohne Reizung.

12 Uhr 20 Min. nur noch ganz schwache Bewegungen bei *Periophthalmus chrysopilos*, auch auf Reizung.

12 Uhr 30 Min. tot (29,5°).

1 Uhr 36 Min. hat auch der *Boleophthalmus boddartii* den Kopf dicht am Gitter.

4 Uhr 40 Min. *Boleophthalmus boddartii* tot. Der Tod kann nur wenige Minuten vorher eingetreten sein (Tier kann nicht ganz gesund gewesen sein).

Temperatur: Maximum und Minimum des Tages 30° zu 26°.

11 Uhr 20 Min. ein kleiner und großer *Boleophthalmus boddartii*. Gestern von der linken Seite geholt. 1 cm unter Wasser gesetzt.

1 Uhr 35 Min. sind die Tiere bereits häufig an der Drahtgaze zu sehen, wo sie nach Luft zu schnappen suchen.

4 Uhr 40 Min. ist der kleine *Boleophthalmus* tot, der große lebt noch und ist ganz munter.

18. II. 27. *Anabas* ist tot, schon längere Zeit, *Gobius* ist auch tot, allerdings kann der Tod kaum länger als vor 1 Stunde eingetreten sein. Der *Periophthalmus* im gleichen Kasten ist noch überaus munter und lebhaft. Mittags springt er aus einem Spalt des Deckels und kann nicht mehr gefunden werden. *Boleophthalmus boddaertii* vom ersten Versuch (14. II. 27) lebt immer noch (5 Uhr nachm.). *Boleophthalmus boddaertii*, gestern 1 cm unter Wasser gesetzt, noch ganz frisch und munter, jedoch steht an einer kleinen Stelle der Draht in gleicher Höhe mit dem Wasserspiegel, und an dieser Stelle befindet sich der Kopf des Tieres. Der Wasserstand wird mittags erhöht.

8 Uhr 30 Min. morgens wird bei 27° ein neuer *Anabas* in den Kasten mit feuchtem Schlamm gesetzt. Das Tier ist über Tag ganz munter, schnellst sich mehrmals gegen den Deckel. Um 5 Uhr wird es tot aufgefunden. Jedoch kann der Tod vor nicht länger als $\frac{1}{2}$ Stunde eingetreten sein. Temperatur 5 Uhr 26° zu 30°.

19. II. 27. *Boleophthalmus boddaertii* 1 cm unter Wasser vom 17. II. immer noch am Leben und frisch. $\frac{1}{2}$ 8 Uhr vorm. lebt *Boleophthalmus boddaertii* auf feuchtem Schlamm noch. $\frac{1}{2}$ 9 Uhr ist er tot. Starke Wunde am Schwanz. Temperatur 7 Uhr vorm. 30° zu 26°, 5 Uhr nachm. 25,5° zu 28,5°.

20. II. 27. *Boleophthalmus boddaertii* 1 cm unter Wasser frisch wie bisher. Er liegt meist still am Grunde des Gefäßes, auch beim Herausnehmen der Drahtgaze kommt er nicht an die Oberfläche. Erst nachmittags ist er häufiger an der Drahtgaze zu sehen. Hier öffnet er auch ab und zu das Maul, um nach Luft zu schnappen.

7 Uhr 40 Min. werden vier *Periophthalmus chrysopilos*, drei Weibchen, ein Männchen, zu je zwei in Kisten auf mäßig feuchten Schlamm gesetzt. Die Tiere sind abends noch sehr frisch und munter, bis auf eins, das vielleicht vorher nicht ganz gesund war.

8 Uhr 7 Min. Zwei *Periophthalmus chrysopilos*-Weibchen werden 1 cm unter Wasser gesetzt. Die Tiere gehen sofort in die Ecken des Gefäßes, wo die Drahtgaze der Oberfläche am nächsten ist.

8 Uhr 30 Min. Augen treten bei den Tieren weit aus dem Kopf heraus. Ein Tier wird zwischen der Drahtgaze eingeklemmt, verletzt und muß herausgenommen werden. Bei dem verbleibenden *Periophthalmus chrysopilos* Zahl der Atemzüge pro Minute 32.

8 Uhr 40 Min. Alle Flossen sind bei dem Tier gespreizt.

8 Uhr 52 Min. Tier reagiert kaum noch auf Reiz und liegt bereits auf der Seite.

8 Uhr 56 Min. Tier liegt auf dem Rücken, zuckt aber ab und zu noch etwas.

8 Uhr 57 Min. Tier liegt auf der Seite ohne Bewegung. Maul offen, keine Reaktion mehr auf Reiz. Tot.

9 Uhr 7 Min. Ein neuer *Periophthalmus chrysopilos* unter den gleichen Bedingungen angesetzt.

9 Uhr 13 Min. Tier liegt bereits auf dem Rücken, Maul aufgesperrt, atmet nicht, bewegt sich aber noch auf starke Reizung.

9 Uhr 16 Min. Es erfolgt keine Reaktion mehr auf Reizung.

9 Uhr 18 Min. Tier wacht außerhalb des Wassers auf dem Trockenen noch einmal auf. Ein starkes Zittern und Zucken läuft durch den ganzen Körper, vielleicht 2 Sekunden lang, dann ist das Tier tot.

9 Uhr 20 Min. Neuer *Periophthalmus chrysopilos* angesetzt. Ist im Wasser sehr ungebärdig. Schwimmt sogleich stark hin und her und stößt gegen Draht und Glas.

9 Uhr 30 Min. Tier bereits tot.

9 Uhr 33 Min. Neues Tier angesetzt (Weibchen). Tier schwimmt sogleich lebhaft umher und schnappt nach Luft.

9 Uhr 40 Min. Tier reagiert sehr lebhaft auf Reiz.

9 Uhr 50 Min. Tier tot, Kiemenatmung überhaupt nicht beobachtet.

10 Uhr 17 Min. Neues, ganz frisches und sehr lebhaftes Weibchen angesetzt.

10 Uhr 25 Min. Zahl der Atemzüge pro Minute 16. Tier hält den Kopf sehr häufig ganz hoch bis dicht an die Drahtgaze.

10 Uhr 38 Min. 44 Atemzüge.

10 Uhr 50 Min. 8 Atemzüge, Tier liegt in einer Drahtecke auf der Seite, Maul steht schon die meiste Zeit offen.

10 Uhr 57 Min. Tier tot.

8 Uhr 20 Min. morgens. Drei *Periophthalmus chrysopilos*-Männchen werden 5 cm unter Wasser gesetzt.

8 Uhr 30 Min. Tier 1: 40 Atemzüge pro Minute, Augen treten bei allen Tieren weit aus dem Kopf. Tiere bei Drahtwölbungen immer an den flachsten Stellen.

8 Uhr 40 Min. Alle Tiere haben gespreizte Flossen. Tier 1: 66 Atemzüge.

8 Uhr 52 Min. Tier 1: 60 Atemzüge, Tier 2: 80, Tier 3: tot.

8 Uhr 56 Min. Tiere reagieren nicht mehr sehr stark auf Reiz.

8 Uhr 59 Min. Tier 1: 58 Atemzüge, Tier 2: 76; ganz plötzlich sehr viel Atemstöße, unregelmäßig.

9 Uhr 11 Min. Tier 1: 52 Atemzüge, Tier 2: 70. Bei Reizung schnelleres Atmen, starke Bewegungen der Kiemendeckel (weites Ausholen).

9 Uhr 15 Min. Tier 1 noch sehr lebhaft, schwimmt häufig im Glas umher.

9 Uhr 30 Min. Tier 1 ruckartig 40 Atemzüge, Tier 2: 68 Atemzüge.

9 Uhr 33 Min. Tiere immer noch in Bewegung.

9 Uhr 40 Min. Tier 1 sehr verlangsamte Atmung, 20 pro Minute, mitunter Pausen von über 15 Sekunden zwischen Atemzügen. Ruckartiges Zusammenfahren. Tier 2: 52 Atemzüge.

9 Uhr 50 Min. Tier 1 aussetzende Atemtätigkeit, bei Reizung wieder einsetzend.

10 Uhr 6 Min. Tier 1 überhaupt keine Atmung mehr. Tier 2 hat noch 24 Atemzüge nach langer Pause.

10 Uhr 15 Min. Tier 1 tot, Tier 2 nur noch eine schwache Reaktion auf Reiz.

10 Uhr 38. Min. Tier 2 schwimmt auf Reizung blitzartig hin und her, dabei schnelle Atmung.

10 Uhr 50 Min. Tier 2 tot.

9 Uhr 52 Min. *Anabas scandens* wird auf mäßig feuchtem Schlamm in einen Kasten zu *Periophthalmus chrysospilos* gesetzt. Tier ist sehr bald mit Schlamm beschmiert.

10 Uhr 37 Min. Tier macht einen matten Eindruck.

12 Uhr 15 Min. Tier wieder recht munter, wird 2 Uhr 15 Min. tot aufgefunden, ist aber noch frisch.

Temperaturen: morgens 7 Uhr 28,5° zu 26°, 4 Uhr nachm. 26,7° zu 29,5°.

21. II. 27. Zwei *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm tot. Tiere haben eine ganz trockene Haut. Schlamm wird frisch angefeuchtet. *Boleophthalmus boddarti* 1 cm unter Wasser lebt immer noch.

8 Uhr 4 Min. wird ein *Anabas scandens* 5 cm unter Wasser gesetzt. Das Tier schwimmt zuerst sehr lebhaft umher, um danach die meiste Zeit still zu liegen und nur noch auf Reizung zu schwimmen.

4 Uhr. *Anabas* liegt auf der Seite, richtet sich auf Reizung hin noch einmal auf und macht ein paar ruckartige Bewegungen.

4 Uhr 5 Min. Noch am Leben.

4 Uhr 10 Min. Keine Reaktion mehr, tot.

1 Uhr 45 Min. Zwei *Periophthalmus argentilineatus* frisch von der linken Seite geholt, werden 5 cm unter Wasser gesetzt. Tier a sitzt auf

dem Boden, atmet schnell, 104 pro Sekunde. Tier b sitzt an der Drahtgaze.

1 Uhr 54 Min. Tier a 115 Atemzüge, Tier b 128.

2 Uhr 1 Min. Tier a 120 Atemzüge, Tier b 116.

2 Uhr 15 Min. Tier a 92 Atemzüge, Tier b etwas weniger, unregelmäßig. Tiere sitzen ganz still an einer Stelle.

2 Uhr 20 Min. Tier b 72 Atemzüge, langsamer werdend, Bewegungen des ganzen Kopfes bei der Atmung.

2 Uhr 25. Tier a atmet krampfhaft, leichtes Bewegen des Kopfes. 88 Atemzüge, Tier b etwas weniger; Tier sinkt etwas zurück. Bei beiden Tieren noch gute Reaktion auf Reiz.

2 Uhr 40 Min. Tier a 88 Atemzüge, Tier b 56.

3 Uhr 8 Min. Tiere immer noch ganz munter. Die Flossen, die nach den ersten Minuten gespreizt waren, sind wieder zurückgeklappt.

3 Uhr 15 Min. Tier a 96 Atemzüge, sitzt auch am Gitter, Tier b 60 Atemzüge, unregelmäßig.

3 Uhr 41 Min. Tier b durch einen Spalt des Drahtes entkommen und wieder ganz munter, scheidet aus. Tier a atmet heftiger, 138.

4 Uhr 26 Min. Tier schwimmt lebhaft umher.

4 Uhr 42 Min. 96 Atemzüge.

5 Uhr. Tier zeigt die letzte Zeit wenig Veränderung. Wird lebend zurückgelassen und am nächsten Morgen (22. II. 27) tot aufgefunden.

1 Uhr 50 Min. werden zwei *Periophthalmus argentilineatus* 1 cm. unter Wasser gesetzt.

1 Uhr 55 Min. Tier a am Boden, 116 Atemzüge, Tier b am Draht, 92 Atemzüge. Atemstöße unregelmäßig schnell und langsam. Flossen überall gespreizt. Tier a besonders lebhaft.

2 Uhr 15 Min. Tier a 100 Atemzüge. Ganz kurze Stöße. Tier b 92. Die Tiere liegen jetzt ganz still.

2 Uhr 22 Min. Tier b bewegt sich häufiger, dabei schnelleres Atmen. Kopf dicht am Draht. 80 Atemzüge.

2 Uhr 30 Min. Tiere reagieren noch gut auf Reiz.

2 Uhr 40 Min. Tier a 64 Atemzüge, regelmäßig, Tier b 80 Atemzüge, unregelmäßig.

3 Uhr 8 Min. Flossen wieder eingeklappt, Tiere noch ganz munter.

3 Uhr 15 Min. Tiere bewegen die Kiemen lange nicht so stark, wie die *Perioph.* 5 cm unter Wasser.

3 Uhr 41 Min. Tier a tot, Tier b 96 Atemzüge, unregelmäßig.

4 Uhr 43 Min. 96 Atemzüge, aber regelmäßig, Tier wird in diesem

Zustand zurückgelassen (22. II. 27) kurz nach 6 Uhr morgens tot aufgefunden.

Boleophthalmus boddaertii atmet nur sehr langsam. Bewegen der Kiemendeckel kaum zu beobachten. Tier lebt noch am 22. II. 27 7 Uhr nachm.

2 Uhr 8 Min. wird ein *Periophthalmus argentilineatus* auf feuchten Schlamm gesetzt. Ist am 22. II. 27 6 Uhr nachm. noch sehr munter. Um dieselbe Zeit wird auch ein *Gobius minutus* auf feuchten Schlamm gesetzt. Ist am 22. II. 27 morgens 7 Uhr noch sehr munter. 3 Uhr nachm. tot. Tod vielleicht 2 Stunden vorher eingetreten.

2 Uhr 30 Min. wird ein *Gobius minutus* 5 cm unter Wasser gesetzt. Ist am 22. II. morgens tot im Becken.

4 Uhr 15 Min. Ein *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm tot. Tod vor kaum länger als $\frac{1}{2}$ Stunde eingetreten. Blut noch nicht geronnen. Haut feucht, aber schleimfrei.

4 Uhr 15 Min. Zwei *Boleophthalmus viridis* werden auf feuchten Schlamm gesetzt. Ein Tier ist am 22. II. 27 morgens noch am Leben, nachm. 3 Uhr tot. Das zweite Tier lebt noch am 22. II. 27 abends 6 Uhr.

Zwei *Boleophthalmus viridis* werden 5 cm unter Wasser gesetzt, sind am 22. II. 27 7 Uhr noch am Leben, nachm. 3 Uhr tot.

Temperaturen: $\frac{1}{2}$ 8 Uhr morgens 25° zu $29,6^{\circ}$.

22. II. 27. Letzter *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm morgens 7 Uhr tot gefunden.

5 Uhr 22 Min. werden zwei *Boleophthalmus viridis* 1 cm unter Wasser gesetzt, zwei *Boleophthalmus viridis* 5 cm unter Wasser. Einer auf feuchten Schlamm, desgleichen ein *Periophthalmus chrysospilos*.

Temperaturen: morgens 24° zu 29° , abends 24° zu $28,5^{\circ}$.

23. II. 27. *Periophthalmus chrysospilos* gestern auf feuchten Schlamm gesetzt, abends noch frisch. *Boleophthalmus viridis* auf feuchtem Schlamm von vorgestern tot. Die von gestern noch lebend, auch am Abend. *Boleophthalmus viridis* 1 cm unter Wasser, ein Tier tot, war morgens 7 Uhr noch ganz frisch.

Das andre schwimmt unruhig hin und her. Sehr starkes Bewegen der Kiemendeckel.

8 Uhr 30 Min. 88 Atemzüge.

9 Uhr. 96 Atemzüge.

9 Uhr. 30 Min. 96 Atemzüge.

11 Uhr 11 Min. 92 Atemzüge. Tier hält sich den ganzen Tag über und ist abends 6 Uhr 10 Minuten beim Verlassen noch frisch. *Boleophthal-*

mus viridis 5 cm unter Wasser. Ein Tier tot, das andre durch den Draht entkommen.

8 Uhr 15 Min. wird ein neuer *Boleophthalmus viridis* zusammen mit dem *Boleophthalmus boddaertii* (1 cm unter Wasser mehrere Tage), der immer noch frisch ist, 5 cm unter Wasser gesetzt.

8 Uhr 20 Min. Tiere schwimmen krampfhaft gegen den Draht und versuchen herauszukommen. *Boleophthalmus boddaertii* atmet heftiger als *Boleophthalmus viridis*.

8 Uhr 30 Min. *Boleophthalmus viridis* 80 Atemzüge, verhältnismäßig ruhig. *Boleophthalmus boddaertii* 96, ruckartig.

9 Uhr. *Boleophthalmus viridis* 92 Atemzüge, *Boleophthalmus boddaertii* 64. Tiere ruhig am Boden.

9 Uhr 30 Min. *Boleophthalmus viridis* 88 Atemzüge, *Boleophthalmus boddaertii* 60.

11 Uhr 11 Min. *Boleophthalmus viridis* 104 Atemzüge, *Boleophthalmus boddaertii* 40. Kopf dicht am Gitter, Maul leicht geöffnet.

Boleophthalmus viridis hält sich den ganzen Tag über und ist abends 6 Uhr 10 Min. noch frisch, jedoch atmet er heftiger als der *Boleophthalmus viridis* 1 cm unter Wasser (5 Uhr 25 Min.). *Boleophthalmus boddaertii* 3 Uhr 45 Min. noch am Leben, 3 Uhr 59 Min. tot.

8 Uhr 15 Min. ein *Periophthalmus argentilineatus* 1 cm unter Wasser gesetzt.

8 Uhr 20 Min. Tier atmet ruhig, Flossen gespreizt. Sitzt am Draht.

8 Uhr 30 Min. 72 Atemzüge, unregelmäßig, ab und zu schwimmt das Tier gegen die Gaze.

9 Uhr: 72 Atemzüge.

9 Uhr: 96 Atemzüge.

9 Uhr 58 Min. 52 Atemzüge, noch gute Reaktion auf Reiz.

10 Uhr 45 Min. Tier ausgebrochen, schnappt an der Oberfläche stark nach Luft.

10 Uhr 48 Min. Neuer *Periophthalmus argentilineatus* angesetzt.

11 Uhr 11 Min. 50 Atemzüge, Flossen gespreizt.

11 Uhr 25 Min. Tier atmet ganz langsam und unter Bewegung des gesamten Körpers. 64 Atemzüge.

11 Uhr 35 Min. Tier sehr unruhig.

1 Uhr 23 Min. Tier schwimmt noch lebhaft umher.

1 Uhr 37 Min. Tier noch lebend.

1 Uhr 48 Min. Tier tot.

8 Uhr 15 Min. Ein *Periophthalmus argentilineatus* 5 cm unter Wasser gesetzt.

8 Uhr 20 Min. Tier atmet krampfhaft, heftiges Bewegen des Kopfes, schwimmt gegen die Gaze.

8 Uhr 30 Min. 96 Atemzüge, krampfhaft, dabei Bewegen des ganzen Körpers, springt oft gegen die Gaze.

9 Uhr 20 Min. Tier unruhig am Gitter, 92 Atemzüge.

9 Uhr 30 Min. 60 Atemzüge, Tier sehr unruhig, sitzt kaum $\frac{1}{4}$ Min. still.

9 Uhr 45 Min. Ganz schwache Reaktion auf Reiz.

9 Uhr 48 Min. tot. Tier zeigt herausgenommen 9 Uhr 52 Min. noch schwache Zuckungen, lebt aber nicht mehr auf (Männchen).

Periophthalmus argentilineatus auf feuchtem Schlamm von vorgestern 8 Uhr 40 Min noch frisch.

11 Uhr 11 Min. Tier hat stark aufgeblasene Backen, nicht mehr lebhaft.

11 Uhr 20 Min. Tier hüpfte noch, aber sehr schwach. Backen noch aufgeblasen.

11 Uhr 55 Min. tot, wenig post mortal.

12 Uhr. *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm von gestern tot, noch ganz frisch, eben gestorben.

12 Uhr 5 Min. wird ein neuer, ganz frischer *Gobius minutus* auf feuchten Schlamm gesetzt. Tier abends noch munter.

2 Uhr 55 Min. Ein *Periophthalmus chrysospilos* (Männchen), einwandfrei und gesund, 2 Tage im Laboratorium beobachtet, wird 1 cm unter Wasser gesetzt.

2 Uhr 58 Min. Tier schwimmt lebhaft hin und her, schnappt nach Luft, bewegt die Kiemen aber nicht.

2 Uhr 59 Min. Tier bläst die Backen auf.

3 Uhr 2 Min. Ungemein lebhaft Reaktion auf Reiz.

3 Uhr 5 Minuten. Tier spreizt die Flossen.

3 Uhr 6 Min. Erstes Bewegen der Kiemendeckel, setzt wieder aus, Tier schnappt weiter nach Luft.

3 Uhr 30 Min. Tier tot.

3 Uhr 37 Min. Neuer *Periophthalmus chrysospilos* (Weibchen) 1 cm unter Wasser gesetzt, ganz frisches Tier.

3 Uhr 47 Min. Leichtes Bewegen der Kiemendeckel, dann Aussetzen.

4 Uhr 25 Min. Tier tot. 4 Uhr 15 Min. noch lebend gesehen.

2 Uhr 5 Min. wird ein frischer *Gobius minutus* und ein *Gobius tentacularis* 1 cm unter Wasser gesetzt.

2 Uhr 28 Min. *Gobius minutus* schnappt nach Luft.

5 Uhr noch am Leben.

2 Uhr 25 Min. tot.

6 Uhr 10 Min. wird ein *Anabas scandens* 1 cm unter Wasser gesetzt. Tier am nächsten Tage morgens noch lebend, reagiert gut auf Reiz. 10 Uhr. 35 Min. liegt das Tier auf der Seite, reagiert aber noch auf Reiz. 10 Uhr 40 Min. tot.

1 Uhr 27 Min. wird ein Frosch 1 cm unter Wasser gesetzt. Tier schwimmt bald sehr lebhaft umher.

1 Uhr 37 Min. Tier tot.

2 Uhr 15 Min. Frosch 5 cm unter Wasser gesetzt, nach $1\frac{1}{2}$ Minuten sehr starkes und lebhaftes Umherschwimmen.

2 Uhr 28 Min. Tier betäubt, wie tot, lebt nach einiger Zeit draußen wieder auf.

3 Uhr 2 Min. Frosch 1 cm unter Wasser.

3 Uhr 13 Min. tot.

Temperaturen: 7 Uhr 40 Min. vorm. $28,5^{\circ}$ zu 25° , 6 Uhr 10 Min. nachm. 30° zu 26° .

24. II. 27. *Gobius tentacularis* 1 cm unter Wasser tot. *Boleophthalmus viridis* auf feuchtem Schlamm (22. angesetzt) tot. *Boleophthalmus viridis* 1 cm und 5 cm unter Wasser, beide munter und frisch. Sie reagieren lebhaft auf Reiz. Tier 1 cm unter Wasser, bewegt die Kiemendeckel nur sehr selten. Tier 5 cm unter Wasser, atmet regelmäßig (1 Uhr 68 Atemzüge).

5 Uhr abends beim Verlassen des Laboratoriums sind die Tiere noch so frisch wie morgens.

Periophthalmus argentilineatus auf feuchtem Schlamm den ganzen Vormittag über recht munter.

2 Uhr 25 Min. lebt das Tier noch. 2 Uhr 40 Min. tot. ♀. Wahrscheinlich am 22. II. 12 Uhr mittags angesetzt.

Gobius minutus auf feuchtem Schlamm noch lebend.

9 Uhr 47 Min. macht das Tier einen recht matten Eindruck.

11 Uhr 35 Min. verstärkt sich der Eindruck der Schwäche, doch reagiert das Tier auf mehrmaliges Reizen hin sehr lebhaft.

1 Uhr nur noch sehr schwache Lebensäußerungen, 2 Uhr 25 Min. Tier zuckt nur noch leicht.

3 Uhr 30 Min. Tier liegt mit offenem Maule da. Keine Reaktion mehr auf Reiz. Das Tier wird als tot herausgenommen, bewegt sich auch nicht mehr in der Präparierschale, in der es 5 Minuten liegt. Beim Aufstecken geht noch einmal ein Zucken durch den Körper. Tod in diesem Falle ganz allmählich eingetreten.

1 Uhr 15 Min. werden zwei frische *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchten Schlamm gesetzt.

9 Uhr 14 Min. wird ein *Periophthalmus chrysospilos* 5 cm unter Wasser gesetzt. Tier sitzt zunächst still am Grunde.

9 Uhr 16 Min. Tier schnappt nach Luft, fährt gegen das Gitter, zuckt und bewegt die Kiemendeckel, setzt wieder aus. 80 Atemzüge.

9 Uhr 17 Min. Starke Reaktion auf Reiz. Tier schwimmt blitzschnell in die andre Ecke.

9 Uhr 25 Min. Tier reagiert noch auf Reiz, aber schwächer, Maul dicht am Draht. 80 Atemzüge.

9 Uhr 35 Min. Noch am Leben.

9 Uhr 45 Min. Tier noch frisch, auf Reiz hin erhöhte Atemtätigkeit.

10 Uhr 18 Min. Tier atmet ruhig.

10 Uhr 35 Min. Tier schwimmt erregt umher.

10 Uhr 47 Min. Tier noch am Leben.

10 Uhr 55 Min. Tier tot.

Temperaturen: 7 Uhr 30 Min. vorm. $29,5^{\circ}$ zu 25° ; 5 Uhr nachm. $25,5^{\circ}$ zu $29,3^{\circ}$.

25. II. 27. *Boleophthalmus viridis* 1 und 5 cm unter Wasser, abends noch frisch und munter, desgleichen die beiden *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm von gestern.

8 Uhr 45 Min. Ein gestern gefangener *Boleophthalmus boddaertii* wird 5 cm unter Wasser gesetzt.

9 Uhr 3 Min. Tier atmet ruckartig, 96 Atemzüge. *Boleophthalmus viridis* im selben Gefäß 48 Atemzüge. Allmählich atmet *Boleophthalmus boddaertii* auch regelmäßiger und ruhiger.

2 Uhr 30 Min. Noch lebend, ruhige Atmung.

3 Uhr 30 Min. tot.

Temperaturen: 7 Uhr 40 Min. vorm. $25,2^{\circ}$ zu $29,3^{\circ}$, 5 Uhr nachm. $25,5^{\circ}$ zu $29,5^{\circ}$.

26. II. 27. Beide *Boleophthalmus viridis* noch frisch und am Leben, desgleichen die beiden *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm.

8 Uhr vorm. Ein *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm ausgebrochen, dafür neues Tier angesetzt.

Temperaturen: 7 Uhr 30 Min. vorm. $25,0^{\circ}$ zu $29,5^{\circ}$, 5 Uhr 30 Min. nachm. $25,8^{\circ}$ zu $28,5^{\circ}$.

27. II. 27. *Periophthalmus chrysospilos* auf feuchtem Schlamm vom 24. II. schon tot, mehrere Stunden. *Boleophthalmus viridis* 1 cm und 5 cm unter Wasser, beide noch abends 5 Uhr 15 Min. ganz frisch.

8 Uhr 25 Min. wird ein *Ophiocephalus*, frisch vom Pasar senen geholt, auf mäßig feuchtem Schlamm gesetzt. Er ist im Laufe des Vormittags bei mehrmaliger Kontrolle noch ganz frisch.

3 Uhr 30 Min. wird er noch lebend gefunden, doch macht er schon einen sehr schwachen Eindruck.

3 Uhr 47 Min. ist er tot.

8 Uhr 25 Min. wird ein *Ophiocephalus*, frisch vom Pasar senen geholt, 5 cm unter Wasser gesetzt.

9 Uhr 35 Min. ist er noch lebend, auf Reiz gut reagierend.

10 Uhr 20 Min. tot gefunden.

11 Uhr 47 Min. werden zwei *Periophthalmus chrysopilos*, bereits mehrere Tage im Laboratorium gehalten, 5 cm unter Wasser gesetzt. Sie beginnen sogleich zu atmen.

12 Uhr 12 Min. 80 Atemzüge bei beiden Tieren. Kopf meist am Gitter.

Kontrollzeiten: 12 Uhr 46 Min. — 1 Uhr 10 Min. (sehr gute Reaktion) — 2 Uhr 9 Min. — 3 Uhr 20 Min. — 3 Uhr 47 Min. — 4 Uhr 45 Min. (96 Atemzüge) — 5 Uhr — 5 Uhr 55 Min.

Temperaturen: 7 Uhr 30 Min. vorm. $24,5^{\circ}$ zu $28,5^{\circ}$, 5 Uhr nachm. $24,5^{\circ}$ zu $28,5^{\circ}$.

28. II. 27. Beide *Periophthalmus chrysopilos*, 5 cm unter Wasser, morgens tot. Schon längere Zeit.

7 Uhr 40 Min. ein *Periophthalmus chrysopilos* 5 cm unter Wasser, ein *Periophthalmus chrysopilos* 1 cm unter Wasser.

8 Uhr *Periophthalmus chrysopilos* 5 cm unter Wasser 100 Atemzüge, 1 cm unter Wasser 72.

8 Uhr 17 Min. *Periophthalmus chrysopilos* 5 cm unter Wasser atmet krampfhaft, beide Tiere fahren erregt gegen das Drahtgitter.

Kontrollzeiten: 8 Uhr 45 Min. — 9 Uhr — 9 Uhr 35 Min. — 9 Uhr 58 Min. — 10 Uhr 20 Min. — 11 Uhr — 11 Uhr 18 Min. (*Periophthalmus chrysopilos* 1 cm sehr schwach) — 11 Uhr 35 Min. (noch lebend). 11 Uhr 50 Min. tot, beim Herausnehmen noch ganz schwache Lebenszeichen, lebt aber nicht mehr auf (1 cm unter Wasser). — 11 Uhr 35 Min. — 1 Uhr 5 Min. (*Periophthalmus chrysopilos* 5 cm tot).

12 Uhr 9 Min. Neuer *Periophthalmus chrysopilos* 1 cm unter Wasser.

1 Uhr 30 Min. Tier schwach.

1 Uhr 42 Min. tot. Die zu diesen Versuchen verwandten Tiere sind 4 Tage im Laboratorium gehalten und im guten Zustande.

Ein *Gobius minutus*, gestern frisch von Fischern bekommen, wird 1 cm unter Wasser gesetzt, nachdem er seit gestern mit Durchlüftung gehalten wurde.

Die beiden *Boleophthalmus viridis* 1 cm und 5 cm unter Wasser noch munter. Der Versuch wird hiermit abgebrochen. Die Tiere werden auf feuchten Schlamm gesetzt.

Periophthalmus chrysospilos auf feuchtem Schlamm noch frisch.

Temperaturen: 7 Uhr 20 Min. vorm. 25° zu $28,5^{\circ}$, 4 Uhr 30 Min. nachm. 25° zu 29° .

1. III. 27. *Periophthalmus chrysospilos* und *Boleophthalmus viridis* auf feuchtem Schlamm abends noch lebend.

2 Uhr 17 Min. wird ein *Periophthalmus argentilineatus*, der 1 Woche im Laboratorium gehalten war, auf feuchten Schlamm gesetzt.

Gobius minutus 1 cm unter Wasser noch frisch.

Temperaturen: 8 Uhr 15 Min. vorm. $25,4^{\circ}$ zu $28,8^{\circ}$, 5 Uhr nachm. $25,3^{\circ}$ zu 30° .

2. III. 27. *Boleophthalmus viridis*, *Periophthalmus chrysospilos* und *Periophthalmus argentilineatus* auf feuchtem Schlamm noch lebend. *Periophthalmus argentilineatus* überaus lebhaft, wesentlich lebhafter als die andern Tiere. Die Feuchtigkeit bei *Periophthalmus chrysospilos* und *Boleophthalmus viridis* ist für die Versuchsbedingungen zu groß, so daß diese Versuche nicht einwandfrei sind.

Gobius minutus 1 cm unter Wasser immer noch lebend.

3. III. 27. Alle Versuchstiere nachm. 4 Uhr noch am Leben. *Boleophthalmus viridis* sehr schwach. Tiere beißen beim Herausnehmen in die Finger. Durch Unachtsamkeit der Eingeborenen ist *Periophthalmus argentilineatus* ausgekommen und nicht zu finden. *Gobius minutus* wird mittags 1 Uhr 5 cm unter Wasser gesetzt (bisher 1 cm unter Wasser), lebt noch 2 Tage gut und wird dann herausgenommen. Die letzten Versuche mit *Periophthalmus* und *Boleophthalmus viridis* sind im Resultat nicht berücksichtigt.

Ergebnisse der Atmungsversuche. Lebensdauer der Tiere unter den verschiedenen Versuchsbedingungen. Mit * versehen die Tiere, die längere Zeit im Laboratorium gehalten und beobachtet worden sind; alle übrigen frisch gefangen. Alle diese Tiere sind aber durchaus gesund, lebhaft und unverletzt. Das gilt vor allem für *Periophthalmus chrysospilos* und *argentilineatus*. Wo nichts weiter angegeben ist, handelt es sich um ein Tier. Die Angabe 2—15 Std. z. B. bedeutet, daß das Tier nach 2 Stunden noch am Leben war, daß der Tod aus äußeren Gründen aber erst in der 15. Stunde festgestellt wurde, sodaß das genaue Datum ungewiß ist.

Nicht einwandfreie Resultate sind möglichst nicht berücksichtigt.

Serie A (feuchter Schlamm).

Periophthalmus chrysospilos. 34—48 Std.; 32—45 Std.; 42 Std.; sechs Tiere 24—38 $\frac{1}{2}$ Std.; 32 Std. 35 Min.; 30 Std. 38 Min.; drei Tiere 24 Std.; zwei Tiere 9—23 Std. (die Haut wird trocken und schleimfrei).

Periophthalmus argentilineatus. 50 Std. 40 Min.; 45 Std. 52 Min.; 2 Tage — (Abreise*); 5 Tage und länger.

Gobius minutus aus wässriger Schlammzone. 24—38 Std.; 27 Std. 25 Min.; 24 Std. 52 Min.

Boleophthalmus boddartii. 4 Tage 16 Std.

Boleophthalmus viridis. Zwei Tiere 25—38 Std.*; zwei Tiere 24 bis 38 $\frac{1}{2}$ Std.; 23 Std. 45 Min.

*Anabas scandens**. 8 $\frac{1}{2}$ Std.; 5—19 Std.; 4 Std. 23 Min.

Ophiocephalus. 7 Std. 17 Min.

Serie B (1 cm unter Wasser).

Periophthalmus chrysospilos. 4 Std. 10 Min.*; drei Tiere 2—15 Std.; 1 Std. 33 Min.*; 50 Min.; 58 Min.*; 35 Min.*; 30 Min.; 17 Min.; 11 Min.; 10 Min. (Tiere sind zum Teil sehr ungebärdig).

Periophthalmus argentilineatus. 3 Std.; 1 Std. 51 Min.

Gobius minutus. 3 Tage und länger*; einmal nur 3 Std. 20 Min.

Gobius tentacularis. 3—17 Std.

*Anabas scandens**. 16 $\frac{1}{2}$ Std.

Boleophthalmus boddartii. 5 Std. 20 Min.; 5 Tage und länger.

Boleophthalmus viridis. 1—14 Std.; 5 Tage und länger*.

Rana spec. 11 Min.; 10 Min.

Serie C (5 cm unter Wasser).

Periophthalmus chrysospilos. Zwei Tiere 6—19 Std.*; 5 Std. 25 Min.*; 2 $\frac{1}{2}$ Std., 1 Std. 55 Min.*; 1 Std. 15 Min.; 32 Min.

Periophthalmus argentilineatus. 3—18 Std.; 1 Std. 41 Min.*; 1 Std. 33 Min.

Gobius minutus. 3—17 Std.; 2—15 Std.; 2 Tage und länger*.

Boleophthalmus boddartii. 7 Std. 54 Min.; 6 Std. 55 Min.; 5 Std. 25 Min.; 2—15 Std.

Boleophthalmus viridis. Zwei Tiere 23 Std. 45 Min.; zwei Tiere 2—15 Std.; 1—14 Std.; 5 Tage und länger*.

Anabas scandens. 8 Std. 6 Min. *.

Ophiocephalus. 1 Std. 55 Min.

Rana. 13 Min.

Gobius tentacularis. Zwei Tiere 2—15 Std.

Aus diesen Versuchen (siehe auch Tabelle S. 323) geht hervor, daß die Landanpassung bei *Periophthalmus argentilineatus* am weitesten ge-

Die Hauptergebnisse der Atmungsversuche in tabellarischer Übersicht. (Alle fraglichen und nicht einwandfreien Resultate sind ausgeschaltet). Es sind auch die Minimalzeiten angeführt, um deutlich zu machen, wie große Verschiedenheiten selbst bei ein und derselben Art bestehen und wie verschieden die einzelnen Tiere auf ihre Umwelt reagieren.

Art	Anzahl der Tiere	Feuchtschlamm (Serie A)		Gaze 1 cm unter Wasser (Serie B)		Gaze 5 cm unter Wasser (Serie C)	
		Maximalzeit	Minimalzeit	Maximalzeit	Minimalzeit	Maximalzeit	Minimalzeit
<i>Periopthalmus chrysospilos</i>	36	34-48 St.; 42 St.	23-24 St.	4 St. 10 Min.	10 Min.	Über 6 St.; 5 St. 25 Min.	32 Min.
<i>Periopthalmus argenteilincatus</i>	9	5 Tage u. länger	45 St. 52 Min.	3 St.	1 St. 51 Min.	Über 3 St.	1 St. 33 Min.
<i>Boleophthalmus boddarti</i>	7	4 Tage 16 St.		5 Tage u. länger	5 St. 20 Min.	7 St. 54 Min.	6 St. 55 Min.
<i>Boleophthalmus viridis</i>	13	Über 25 St.	23 St. 45 Min.	5 Tage u. länger	Zwischen 1 und 14 St.	5 Tage u. länger	Zwischen 2 und 15 St.
<i>Gobius minutus</i>	8	27 St. 25 Min.	24 St. 52 Min.	3 Tage u. länger	3 St. 20 Min.	2 Tage u. länger	Zwischen 2 und 15 St.
<i>Gobius tentacularis</i>	3			Zwischen 2 und 17 St.		Zwischen 2 und 15 St.	
<i>Ophiocephalus</i>	2	7 St. 17 Min.				1 St. 55 Min.	
<i>Anabas scandens</i>	5	8½ St.	4 St. 23 Min.	16½ St.		8 St. 6 Min.	

diehen ist, und daß diese Form nur noch kurze Zeit unter Wasser zu existieren vermag. Von den Boleophthalmen zeigt *boddaertii* die beste Anpassung, was auf die in ihrem Bau sehr vollkommenen Hautatmungspapillen zurückzuführen ist.

4. Die Locomotionsorgane der neu an das Land angepaßten Tiere.

a) Ortsbewegung der *Diopatra* und *Lycastis*art.

Sehr wichtig sind auch für das neu erworbene Leben auf dem Lande die Fortbewegungsorgane. Die Polychäten benutzen dazu ihre Parapodien. Die Landnereiden bewegen sich genau wie ein Scolo-

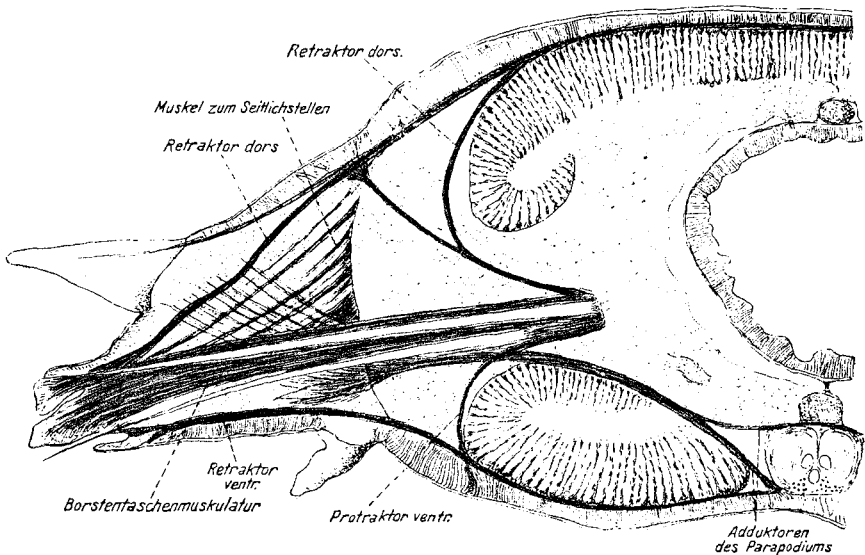


Abb. 33a. (Erklärung s. Abb. 33 c.)

pender, mit dem sie auch äußerlich große Ähnlichkeit haben. *Diopatra*, die an sich in Röhren lebt, bewegt sich nur mit den ersten vier Beinpaaren am Boden und hat dazu die Parapodien (Abb. 33b—c) in echte gegliederte Spaltextremitäten, wie sie die Crustaceen besitzen, umgewandelt. Wenn die Borsten nicht nachzuweisen wären, ließen sich kaum Unterschiede feststellen. Die alte CUVIERSche Vereinigung der Anneliden mit den Arthropoden zu den *Articulata* ist daher nach diesen Befunden mit Recht aufrecht zu erhalten.

Bei den *Lycastis*-ähnlichen Landpolychäten (Abb. 33a), die wie Regenwürmer leben, können folgende Bewegungsarten beobachtet werden.

1. Setzt man das Tier in dünnen Schlamm, so bewegt sich dasselbe ganz nach Art eines Regenwurmes durch Kontraktion des Hautmuskelschlauches und leichte Schlängelung. Die Parapodien werden schräg

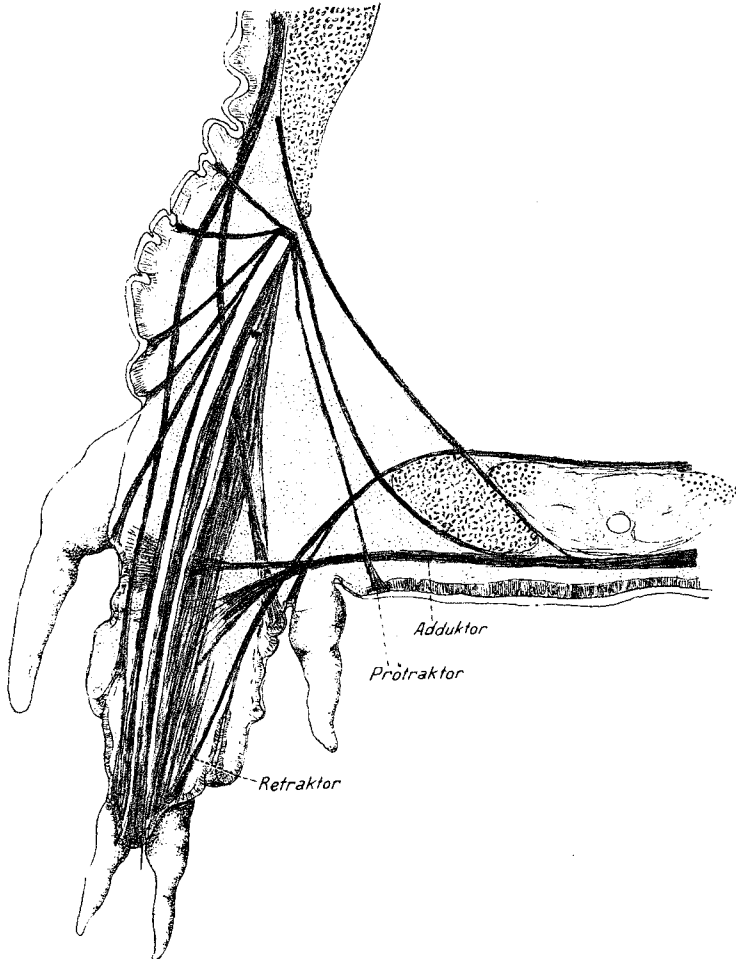


Abb. 33 b. (Erklärung s. Abb. 33 c.)

nach außen rückwärts gestellt und haben lediglich Steuerfunktion; Eigenbewegung der Parapodien kann in diesem Falle nicht festgestellt werden.

2. Auf fester Unterlage bewegt sich das Tier wie ein Tausendfüßler. Die Parapodien werden senkrecht zur Unterlage aufgesetzt und dienen als Hebelwerkzeuge. Die Bewegung der Parapodien erfolgt von der Ruhelage, d. i. schräg rückwärts, zur Senkrechtstellung. Dabei kann

eine Verkürzung der Parapodien eintreten, wodurch erreicht wird, daß sämtliche Segmente den gleichen Abstand von der Unterlage haben.

Bei rascher Bewegung erfolgt diese Verkürzung der Parapodien meist nicht. Die Folge davon ist, daß die Segmente mit senkrecht gestellten Parapodien sich etwas weiter von der Unterlage entfernen.

Dadurch erscheint das Tier in der Vertikalebene leicht geschlängelt. Bemerkenswert ist, daß das Tier in der Horizontalebene, d. h. in der Ebene parallel der Unterlage keine schlängelnde Bewegung ausführt.



Abb. 33 c.

Abb. 33 a—c. a Parapodien des Landpolychäten *Lycastis* spec. mit Muskulatur. Oc. 3, Obj. 3, Verkl. $\frac{4}{5}$. b Ventrale Gehparapodien von *Diopatra* spec. (Java) mit spezialisierter Muskulatur. c Dasselbe nach dem Leben mit der Cuticula-Ringelung.

3. Beim Einbohren in lockere Erde kommen folgende Bewegungsarten zur Anwendung. Zunächst erfolgt eine Kontraktion der Längsmuskulatur. Das Kopfende führt einige tastende Bewegungen aus, dann kontrahiert sich die Ringmuskulatur, wodurch sich das Vorderende des Tieres stark verlängert und, da die schräg rückwärts gestellten Parapodien ein Zurückgleiten verhindern, in die Erde eindringt. Die Parapodien dieses Körperteiles werden nunmehr seitlich dicht dem Körper angelegt.

Die hinteren Teile des Körpers üben mit Hilfe ihrer Parapodien

weiterhin eine Stemmwirkung aus. Hierzu kommt eine schlängelnde Bewegung des ganzen Körpers.

Die wichtigste Funktion haben beim weiteren Eindringen in die Erde die seitlich angelegten Parapodien. Diese werden dabei bis zu einem Höchstmaß verkürzt, sodann extrem verlängert. Dabei wird eine starke Stemmwirkung ausgeübt, wovon man sich überzeugen kann, wenn man das Tier in einer durch starkes Einkrümmen der Finger geschaffenen Höhle hält.

Auf die Verlängerung der Parapodien folgt wieder eine starke Verkürzung. Gleichzeitig kontrahiert sich die Leibesmuskulatur, wodurch für die sich erneut streckenden Parapodien neue Angriffspunkte geschaffen werden.

b) Ortsbewegung der Landerustaceen.

Die Landeinsiedler, die Coenobiten und *Birgus latro* haben als Lokomotionsorgane die zweiten bis dritten Beinpaare ausgebildet. Das erste Scherenbeinpaar wird zuweilen zum Stützen gebraucht, spielt auch zum Anhaften beim Klettern auf den Bäumen eine Rolle. Die Gehextremitäten sind kräftiger und kürzer als bei den Wasserformen geworden und stärker verkalkt. Sie gehen auf den nach einwärts gebogenen letzten Gliedern der Extremitäten, die mit einem spitzen Dorn bewaffnet sind, in demselben Rhythmus wie Vierfüßler. Die Coenobiten können sehr gut klettern. BORRODAILE fand ein Exemplar 20 Fuß hoch auf *Hernandea peltata*. Die gebogenen Endglieder ihrer Extremitäten sind geeignet, kleine Zweige zu umklammern. Die scharfen Klauen dienen zum Festhalten. Werden die Tiere auf den Rücken gelegt, d. h. die Schalenöffnung nach oben, dann kommen sie zunächst ganz langsam aus der Schale heraus und wittern mit den Fühlern, ob keine Gefahr vorhanden ist. Wenn alles ruhig ist, so gehen sie mit dem Körper soweit aus der Schale heraus, daß diese umkippt, und bringen sich dann mit Hilfe ihrer Beine wieder in die richtige Lage.

Wie bei den Coenobiten, so sind auch bei den Krabben die Schreitbeine zu schlanken Laufbeinen geworden. Die Strandocypoden laufen so schnell, daß ein Mensch sie kaum einholen kann.

c) Morphologisches und Physiologisches über die paarigen Flossen der Landgobiiden und der Blenniiden als Landlokomotionsorgane.

Schwieriger war es für die amphibischen Teleosteer, Gehwerkzeuge zu erlangen. Auch sie haben dieses Problem in vollkommener Weise gelöst. Die *Salarias*-Arten haben die zwei hinteren Extremitäten in zwei kräftige gegabelte paarige Hebelarme verwandelt; im übrigen unterstützen

sie die Hebelbewegung der Flossen durch Schlängelung der Körpers,
ähnlich wie die Schlangen.

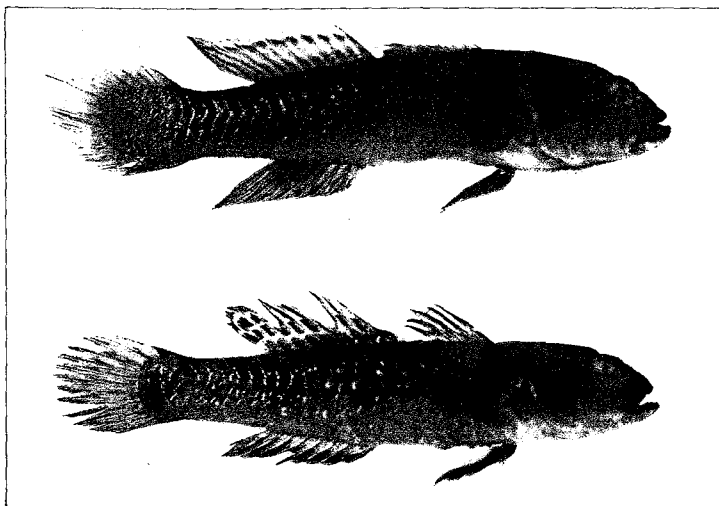


Abb 34a.



Abb. 34b.

Abb. 34a u. b. a Vorwiegend schwimmend sich bewegende Gobiiden von der Küste Javas, ♂ unten, ♀ oben. b Im Grunde des Wassers lebende Gobiiden von der Küste Javas. Meist schwimmend sich bewegend.

Die gegabelten hinteren Flossen haben außerdem gelenkig miteinander verbundene Knochenstücke, die aus den Flossenstrahlen her-

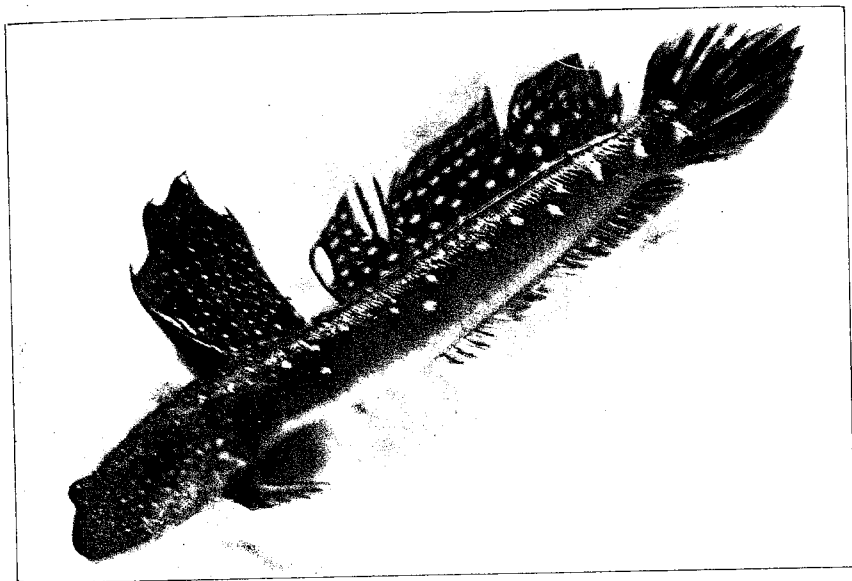


Abb. 35 a.

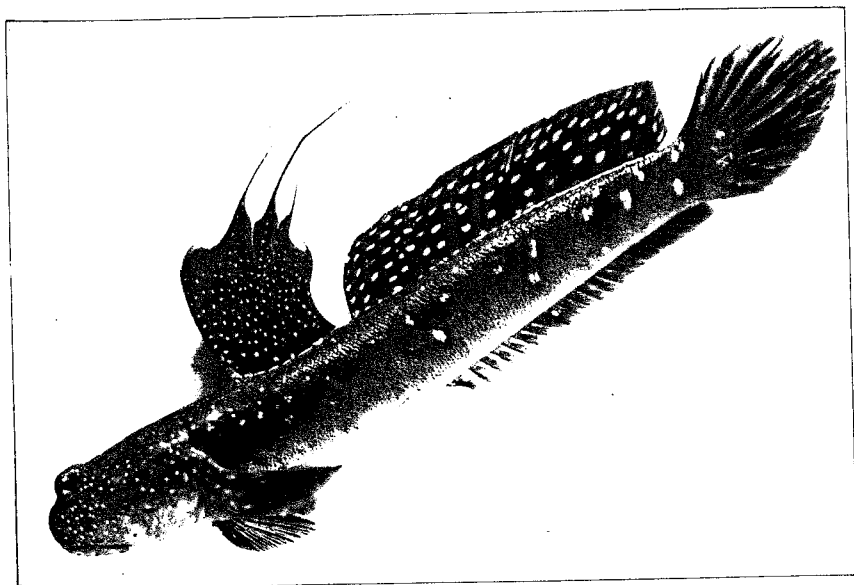


Abb. 35 b.

Abb. 35 a, b. *Boleophthalmus boddaertii*. a ♂, b ♀. Das Weibchen hat hier im Gegensatz zu *Periophthalmus* die sekundären Geschlechtsmerkmale (Farbe und Flossenfäden).

vorgegangen sind. Die bei dem Klettern auf den Felsen in Anspruch genommenen Flächen der Flossen sind mit einer dicken Cuticula überzogen, wie ich das bei der Beschreibung der Haut schon dargetan habe. Die vorderen Flossen sind noch zum Lenken der Schwimmbewegung geeignet, sie stehen mehr seitlich und werden auf dem Lande nur in untergeordneter Weise zur Stütze gebraucht. Auch hier sind die funktionell in Anspruch genommenen Stellen, allerdings in schwächerer Weise als bei den Bauchflossen, mit einer Cuticula überzogen.

Auch die Boleophthalmen (Abb. 35a und b), die ja Schlammbewohner sind, bewegen sich in der Hauptsache durch Schlängelung fort.



Abb. 36. *Periophthalmus schlosseri* ins Wasser steigend.

Die Flossen sind weich und wenig zur Stützfunktion geeignet. Sie sind noch sehr gobiidenähnlich (Abb. 34). Über den Bau siehe die in dieser Zeitschrift erscheinende Arbeit von B. EGGERT. Die Periophthalmen sind viel stärker an das Land angepaßt als die Boleophthalmen. Demgemäß ist die vordere Flosse zu einem Gehwerkzeug geworden, indem sie sich in steigendem Maße von *Periophthalmus schlosseri* an zu *chryso-spilos*, *dipus* und *argenteolineatus* in ihrer Achse verlängert. Die Brustflossen haben ein Schultergürtelgelenk und ein weiteres zwischen den Basalia und der eigentlichen Flosse gelegenes Gelenk. Je stärker die Landanpassung wird, um so mehr wird diese Flosse ein Werkzeug zum Vorwärtsziehen auf dem Lande, wobei beide Flossen gleichzeitig vorgezogen werden. Sie können aber bei Drehungen auch zeitlich verschieden benutzt werden. Je mehr die Flosse Hebelwerkzeug wird, um

so mehr können die Flossenstrahlen zu einem Bündel zusammengelegt werden, wodurch die Flossen um die distale Achse wesentlich verlängert werden (Abb. 36 und Taf. VI, Abb. 17). Die Basalia, die bei *Gobius* in der Vierzahl vorhanden und kurz und gedrungen sind (siehe EGGERT, Abb. 1), werden bei *Boleophthalmus* länger (EGGERT, Abb. 9), bei *Periophthalmus schlosseri* verschmelzen 1 und 2 und 3 und 4 miteinander, so daß zwischen 2 und 3 eine Lücke entsteht, die auch bei *Boleophthalmus* schon vorhanden ist. Auch die Ansatzfläche des Schultergürtels wird verbreitert und verlängert; es entsteht

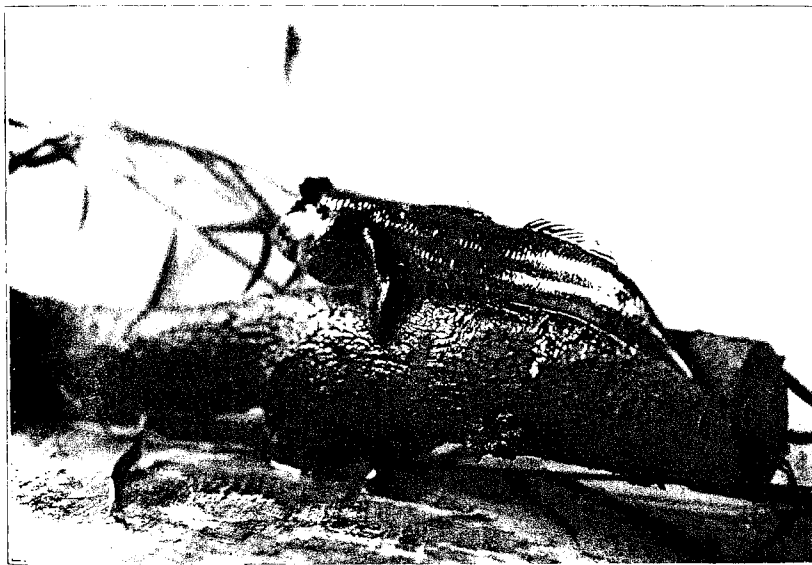


Abb. 37. *Periophthalmus schlosseri* auf Baumstamm ruhend.

eine Lücke an der Crista cleithralis (EGGERT, Abb. 15). Bei *Periophthalmus argentilineatus* wird die Flosse wesentlich schmaler und länger, und die Verschmelzung der Basalia wird noch inniger. Die Flossenstrahlen erleiden eine Verkürzung und geringe Reduktion der Zahl. Mit der Schaffung neuer Ansatzstellen für die Muskulatur tritt eine weitgehende Spezialisierung der Muskeln ein. Als neue selbständige Muskeln sind besonders der *Musculus abductor superficialis* II, der *M. adductor medialis* und die *MM. interradiales* zu erwähnen, die die Drehung des Strahlenfeldes soweit ermöglichen, daß diese dem Boden zunächst aufliegen, später zusammengefaßt als Ganzes das Tier auf den Boden stützen, um bei der Vorwärtsbewegung einen Widerstand auf diesem zu

bilden. Zur Stütze des Körpers dienen weiter die Bauchflossen, die Afterflossen und die ventral verkürzten Radien der Schwanzflossen; letztere wird beim Laufen auf dem Land mit zusammengefaßten Strahlen im stumpfen Winkel zum Körper nach oben getragen. An allen diesen Stützapparaten findet man starke Verhornung. Die Periophthalmen haben also echte artikulierte Vorderextremitäten bekommen, mit denen sie zu gehen und sich vom Boden zu erheben vermögen. Die hinteren Flossen sind entweder auch Stützwerkzeuge oder Saugnäpfe, mit denen die Tiere an Bäumen und Sträuchern heraufklettern können (Abb. 37 und Taf. VII, Abb. 13). Man bekommt durch diese Verwandlungen der Flossen zu Hebelwerkzeugen eine Vorstellung davon, wie Fischflossen zu Landextremitäten werden könnten.

Die Vorderflossen haben neben der Locomotion noch eine Reihe von anderen Aufgaben, so können sie durch energisches Vor- und Zurückschlagen den Luftwechsel in der Kiemenhöhle befördern. Weiterhin können sie zum Abwischen der Kopfes und der Augen dienen.

5. Die Hautsinnesorgane.

Besonders interessant sind die Umformungen der Wasser- in Landsinnesorgane.

Zunächst die Hautsinnesorgane. Diese werden ja im Wasser durch lange Sinneshaare erregt. Auf dem Lande würden solche Organe durch Ver-

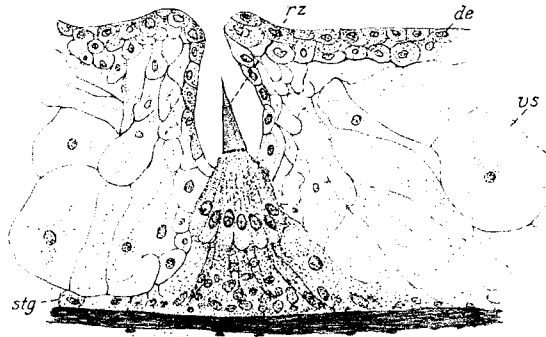


Abb. 38a. Hautsinnesorgane eines jungen *Periophthalmus argentilineatus* mit Reizstift (rz). de Deckepithel; vs vesiculöse Zellen; stg Stratum germinativum. Vergr. wie in Abb. 27.

kleben der Haare unwirksam werden. Sie sind daher bei den Erdpolychäten arthropodenartig geworden. Es sind hohle Sinnesstiftchen der Cuticula entwickelt, die die Cuticula durchsetzen und frei über der Oberfläche hervorragen. Nähere Untersuchungen darüber wird mein Schüler Herr

PFLUGFELDER anstellen. Bei den Landkrebsen sind die langen Sinneshaare der Wasservorfahren zu steifen kurzen Borsten geworden. Die Landfische dagegen haben ihre Seitenlinienorgane zu Drucksinnesorganen umdifferenziert. Sie liegen hauptsächlich an der Unterseite, besonders der des Kopfes. Die Sinneshaare sind verklebt zu einem dicken Sinnesstift, der in einer Sinnesgrube so liegt, daß er etwas über die Hautoberfläche herausragt,

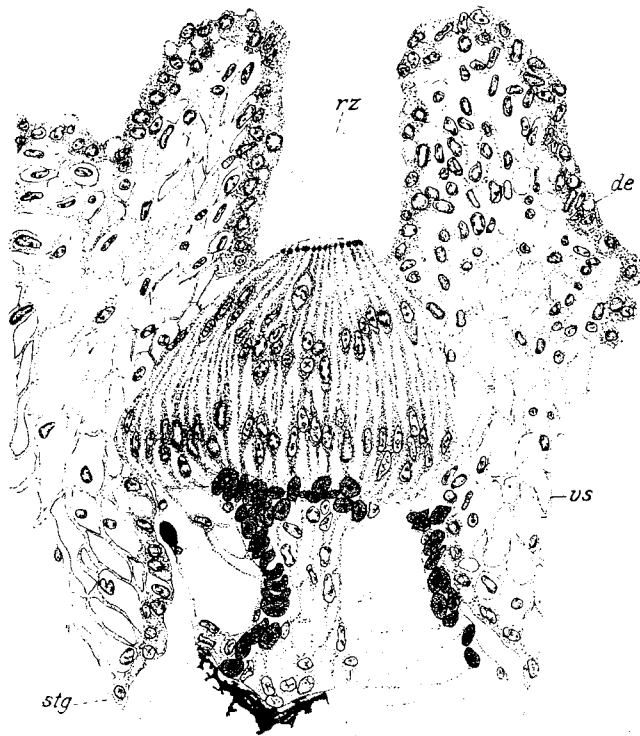


Abb. 38b. Desgl. von *Bolcophthalmus bolcactii*. Nach einem Präparat von Herrn cand. rer. nat. EBLINGER. Bezeichnung wie Abb. 38a. Vergr. wie in Abb. 27.

wie wir das in genau derselben Ausprägung bei Gymnophionen finden. Dieser Stift (*rz*) ist vielleicht der Cupula mancher Seitenlinienorgane zu vergleichen (Abb. 38a).

Auch bei den Boleophthalmen, die mehr im Schlamm leben als auf dem Schlamme, ist die Entwicklung der Hautsinnesorgane die gleiche wie bei den Periophthalmen. Der Sinnesstift ist bei ihnen sogar länger; er sitzt dem Sinnesepithel nicht direkt auf wie bei den Periophthalmen, sondern schwebt auf starren kurzen Sinneshaaren (Abb. 38b).

Bei den Gobiiden (*Gobius minutus*) ist nach SCHULZE ein gallertartiger Kanal vorhanden, der schornsteinartig dem freien Sinnesbügel aufsitzt. Am Grunde befinden sich die Sinneshärechen. Bei der Anpassung an das Landleben ist wahrscheinlich der Gallertkanal zum Sinnesstift der Periophthalmen geworden, bei dem am Grunde die Sinneshärechen eingeschmolzen worden sind, wofür auch der Bau spricht. Bei anderen

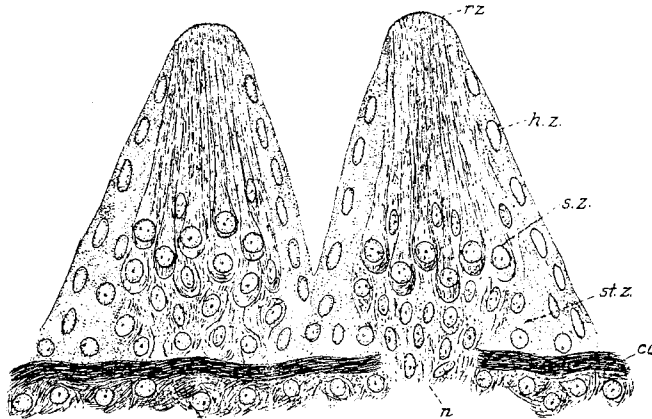


Abb. 39. Desgl. *Salarias*, Oc. 4. Obj. Ap. 2 mm. Verkl. 13. co Corium, h.z. Hüllzelle, n Nerv, r.z. Reizstift, s.z. Sinneszelle, st.z. Stützzelle.

Gobiiden sind auch schon Sinnesstifte nachzuweisen. Neben den Sinnesstiftorganen kommen immer auch normale Seitenlinienorgane vor, die nur im Deckepithel liegen, und die den Seitenorganen der Amphibien gleichen.

Bei den Salariiden stehen die Hautsinnesorgane warzenartig, namentlich auf den Nasen- und Augentakeln vor. Die ringförmig angeordneten Hüll- und Stützzellen umgeben die centralen Sinneszellen, deren Haare zu einem dicken Stift verschmolzen sind. Der Stift ragt aus der Epithelwarze etwas heraus (Abb. 39).

6. Die Geschmacksorgane.

Geschmacksknospen sind namentlich bei den Periophthalmen weiter entwickelt als bei Wasserformen. Bei letzteren lassen sich die als Epithelknospen in der Mundhöhle und in der Umgebung des Mundes vorkommenden Geschmacksorgane nicht von den Seitenlinienorganen unterscheiden. PLATE vermutet, daß wir es hier mit Wechselsinnesorganen zu tun haben, welche sowohl für taktische wie für chemische Reize empfänglich sind. Bei ganz jungen Periophthalmen liegen dieselben Verhältnisse wie bei den Teleosteen vor. Bei *Periophthalmus*

argenteolineatus dagegen sind die Geschmacksorgane leicht von den Hautsinnesorganen zu unterscheiden. Die Sinnesknospen, die überall, namentlich an den zahlreichen Falten der Mundhöhlen liegen, nicht aber außerhalb, sind schmal und elliptisch. Die Sinneszellen sind lang und sehr schwächlich. Die Sinnesstiftchen liegen in einem Geschmacksporus, der dem Becher der Amnioten zu vergleichen ist. Ob diese echten Geschmacksorgane aus den Hautsinnesorganen während der Metamorphose hervorgehen oder Umbildungen sind, vermag ich noch nicht zu sagen.

Das Schmeckvermögen ist bei den Periophthalmen sehr gut ausgeprägt. Nicht zusagende Nahrung spucken sie sofort wieder aus. Sie gewöhnen sich auch an Nahrung, die ihnen sonst nicht geboten wird. Alle tropischen Insektenfresser nehmen mit Vorliebe Termiten an. Normalerweise werden Periophthalmen nie Gelegenheit haben, Termiten zu fressen, weil sie im Sumpfgebiet nicht vorkommen. In der Gefangenschaft dagegen haben sie mit großer Vorliebe Termitenarbeiter gefressen, die ihnen, frisch aus dem Nest genommen, vorgelegt wurden. Auch Ameisen kennen sie nicht. Das erstemal, wenn sie Ameisen sehen, stürzen sie sich auch auf diese, spucken sie aber sofort wieder aus, weil ihnen wahrscheinlich die Ameisensäure unangenehm ist. Ein zweitesmal dagegen beachten sie Ameisen nicht mehr.

7. Die Geruchsorgane.

Mit den Geschmacksorganen stehen nun die Geruchsorgane als chemische Sinnesorgane in engem Zusammenhang. Bei den Landpolychäten vermag ich darüber noch nichts auszusagen. Die *Diopatra*-Arten haben ein sehr feines Geruchsvermögen, zumal sie ihr Auge rückgebildet haben. Sie wittern vorgehaltenes Krebsfleisch, das sie sehr gerne fressen, auf 10 cm Entfernung im Wasser. Sie nehmen es aber nur im Bereich ihres aus dem Schlamm vorstehenden Wohnrohres an. Die Geruchsorgane, die in Form von Papillen ausgebildet sind, liegen auf den fünf Kopfseiten.

Ein ausgezeichnetes Geruchsvermögen haben die Landkrabben und die Coenobiten. Unter den Ocy poden hat *Uca* die Antennula stark reduziert. Außen- und Innengeißel sind verlorengegangen. Die Innengeißel ist noch als kleines Köhlchen nachzuweisen. *Ocy poda* und *Sesarma* hat eine stark eingeschlagnene Außengeißel ohne Endfaden, die Innengeißel ist auch hier kolbenförmig. Die Geruchshaare, die bei Brachiuren (Abb. 40 a und b) sehr lang und dünn sind, werden plumper, an Zahl geringer. Sie sind am Ende abgestumpft mit sehr feiner Chitindecke versehen. Bei *Uca* (Abb. 40 c) sind sie etwa ein Viertel so lang

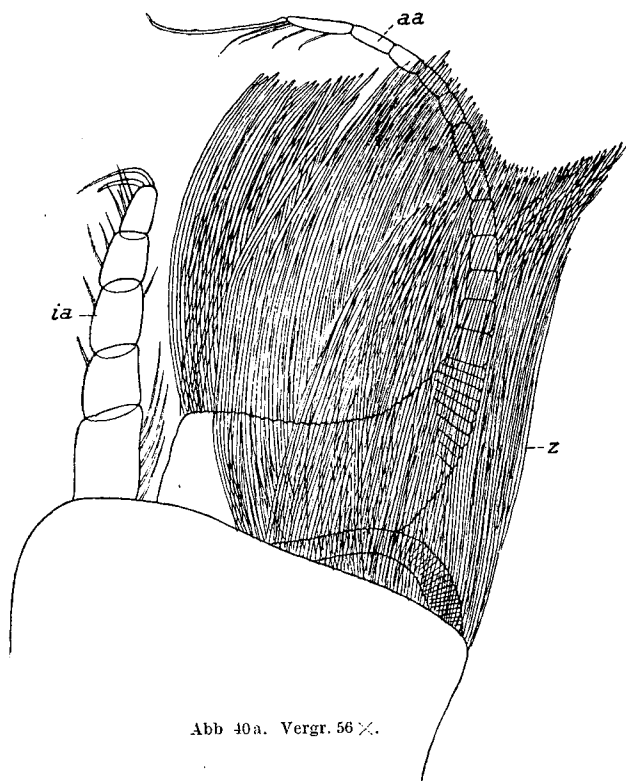


Abb 40a. Vergr. 56 %.

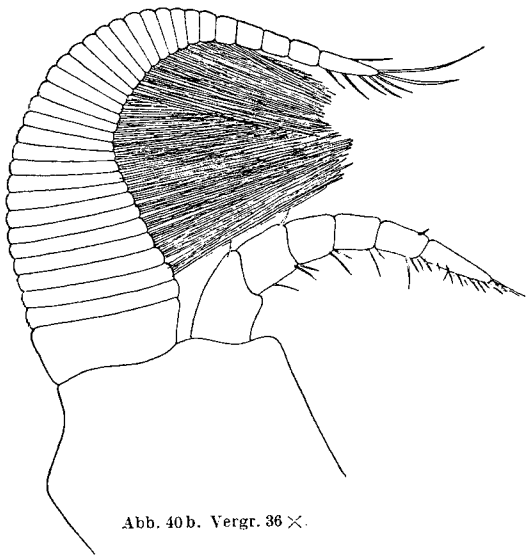


Abb. 40b. Vergr. 36 %.

wie bei Wasserformen, bei *Ocypoda* (Abb. 40f und g) selbst nur noch ein Sechstel. Man muß dabei aber bedenken, daß gerade *Ocypoda ceratoph-*

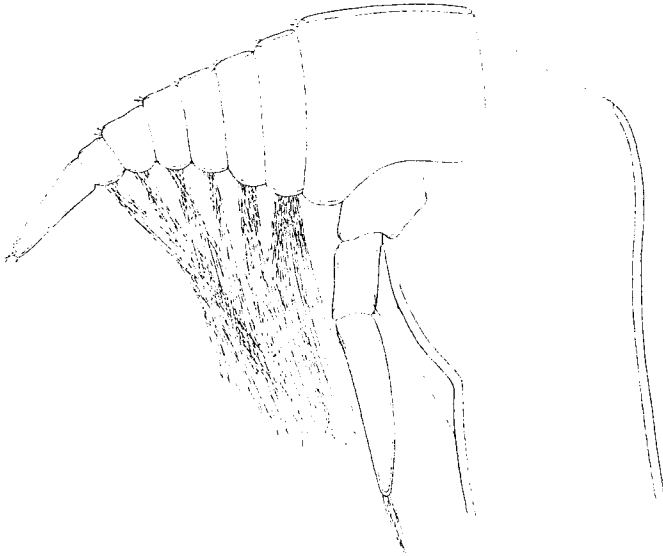


Abb. 40c. Vergr. 104 $\times$.

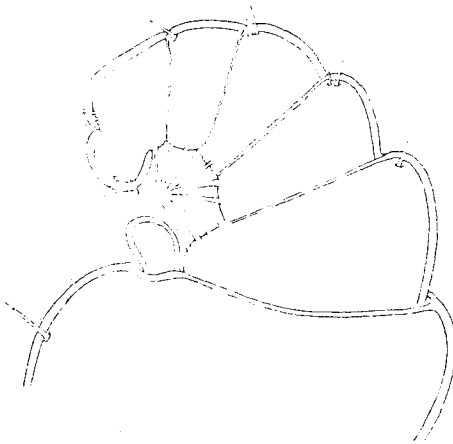


Abb. 40d. Vergr. 168 $\times$.

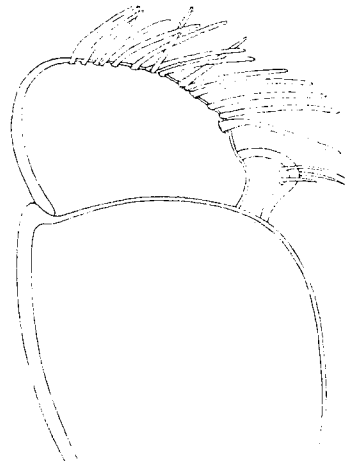


Abb. 40e. Vergr. 168 $\times$.

thalma ein außerordentlich gutes Sehvermögen besitzt; das der *Uca*-Arten ist nicht ganz so gut ausgebildet.

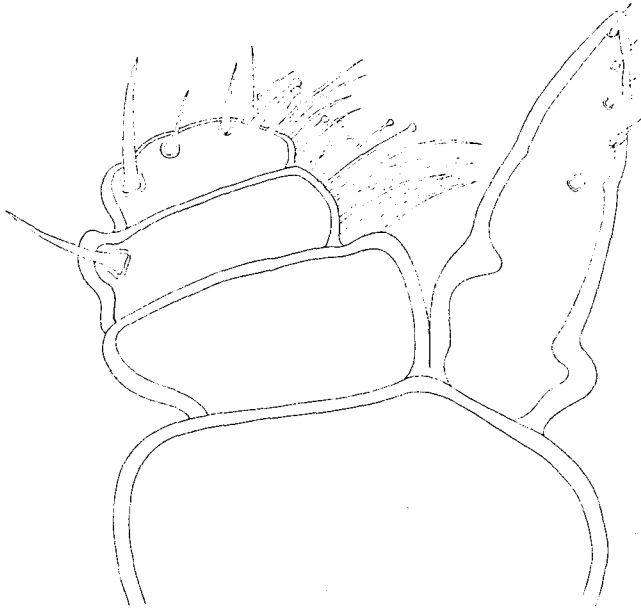
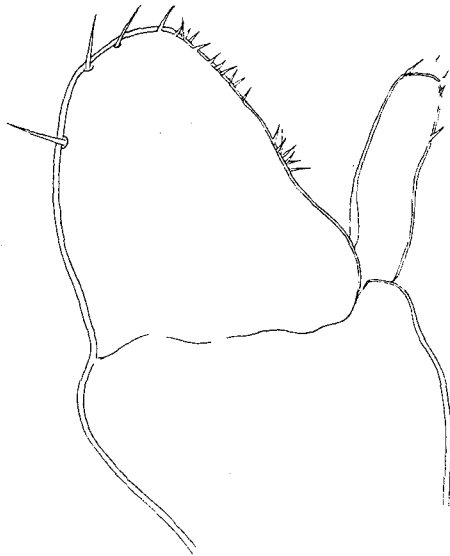
Abb. 40f. Vergr. 320 $\times$.Abb. 40g. Vergr. 104 $\times$.

Abb. 40a–g. Geruchsantennen bei Brachiuren. *aa, ia* Außen- und Innenast, *z* Cilien. a *Atergatis ocyrae*. Korallenbrachiure; b *Sesarma sansiolata*, Felsform, Popole; c *Euplax boscii* Mangrove bei Flut unter Wasser; d *Sesarma spec.* Landform; e *Uca spec.*; f jüngeres Tier von *Ocypoda ceratophthalma*; g älteres Tier von *Ocypoda ceratophthalma*.

1) Die Geruchsantennen der Landcrustaceen im Vergleich mit verwandten Wasserformen.

Sehr viel weitgehender werden die Geruchssinnesorgane an den Antennulae bei den Coenobiten umgewandelt, worauf schon BORRADAILE hinweist. Bei den Zoëen dieser Tiere haben wir noch die Wassergeruchsantenne der Paguriden, die auf Abb. 41a wiedergegeben ist. Sie hat lange Geruchshärchen. Bei der Metamorphose werden diese nun durch die Antennula der Coenobiten ersetzt (Abb. 41b). Die auf die beiden Flagellen folgenden Glieder werden im Vergleich zu den Paguriden wesentlich verlängert, so daß sie die Antenne an Länge übertreffen (Abb. 41c). Sie können zickzackartig zusammengefalted und unter dem Körper verborgen eingeschlagen werden. Das dorsale Flagellum ist gerade und kolbenartig verlängert, während es bei den Paguriden noch ventral halbkreisförmig gekrümmt ist, sich verzweigt und in der Bucht die büschelförmigen Riechhaare trägt. Bei Coenobiten haben wir hier eine schöne Landanpassung der Geruchshaare, indem diese in steigendem Maße mit der stärkeren Landanpassung sich verkürzen und schließlich zu breiten, dachziegelförmigen Platten werden (Abb. 48). Das ventrale Flagellum ist erhalten, es ist starr und trägt an der Spitze zwei lange Borsten. Die Vermutung BORRADAILES, daß diese Borsten zum Reinigen der Riechplatten dienen könnten, trifft nicht zu, dazu sind sie viel zu kurz. Das ventrale Flagellum kann in eine mehr oder minder stark ausgeprägte Rinne eingeschlagen werden. Sie ist am stärksten bei *C. rugosa* ausgeprägt. Die Antennulen der Paguriden sind wesentlich kürzer als die der Coenobitiden; sie besitzen zwei Flagellen, ähnlich wie die Krabben. Das dorsale äußere Flagellum trägt die langen Riechhaare (Abb. 42—44).

Es ist nun zunächst von Interesse, wie sich die Antennulen der Paguriden bei dem Übergang vom vorwiegenden Wasserleben zu einem während der Ebbezeit amphibischen Leben ändern. Zu diesem Zweck wurden eine Reihe von Tieren in den verschiedenen Zonen der Mangroveküste näher untersucht.

Der typische Wassereinsiedler (Abb. 42), (als Beispiel wähle ich *Eupagurus bernhardus*), hat sehr dicht gestellte und feine Riechborsten; demgemäß sind die Glieder des Flagellums sehr zahlreich und sehr schmal. Bei *Pagurus euopsis*, der in der Bucht des Pasar Ikan (Batavia) in der Schlammlinnezone, aber im Wasser lebt, werden die Riechhaarbüschel weniger zahlreich; dementsprechend sind auch die Flagellenglieder breiter. Eine typische teilweise amphibische Form ist *Chibanarius striolatus* an der Mangrovegrenze; dieses Tier bleibt bei Ebbe in sehr

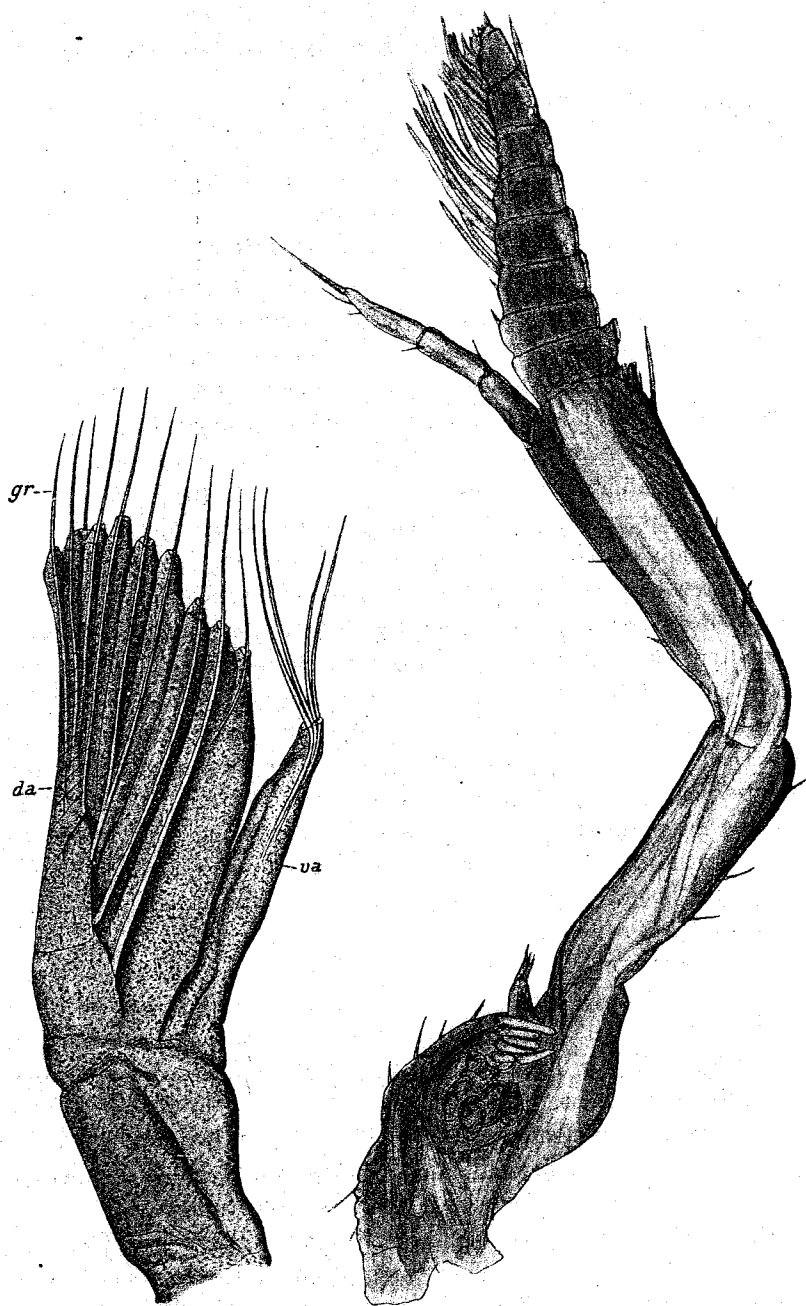


Abb. 41a.

Abb. 41b.

Abb. 41a. Antennula einer Zoëa von *Coenobita rugosa*. *da*, *va* dorsaler und ventraler Art. *gr* Geruchshaare. Vergr. 25,6×.

Abb. 41b. Desgl. in der Metamorphose. Vergr. 140×.

feuchtem Schlamm zurück. Die Haarbüschel werden hier noch spärlicher, dabei aber dicker. Die Segmentgrenzen werden oft undeutlich (Abb. 44), immer aber sind sie ziemlich breit. Noch breiter werden die Ringe bei *Diogenes* spec. aus der Gegend der Küste von Pasar Ikan.

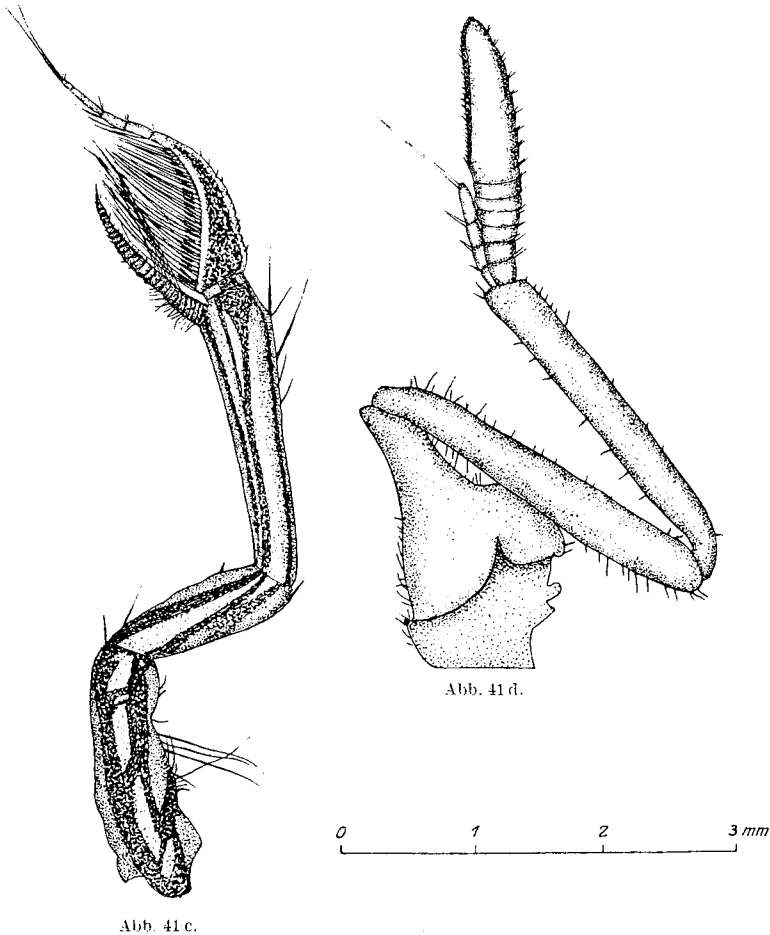


Abb. 41 c. u. d. Vergleich der Antennulae eines Wasser- (c) und Landeinsiedlers (d). Nach einem Präparat von Herrn cand. rer. nat. Kees. Vergr. 18 $\times$.

Die Zahl der Ringe, die noch bei *striolatus* 26 (Abb. 43) betrug (bei *Eupagurus* etwa 50), ist hier nur noch 14. Das Innenflagellum hat fünf Glieder gegen zwölf bei den andern Formen. Die stärkste Anpassung an das Land zeigt eine Form von der Uferböschung aus Laboean, die unbestimmbar ist. Hier ist der Schaft des Flagellums stark verbreitert,

die Grenzen sind nur an der dorsalen Seite noch zu erkennen (Abb. 14), wie das auch bei *Coenobita* der Fall ist (Abb. 15b). (Für die Be-

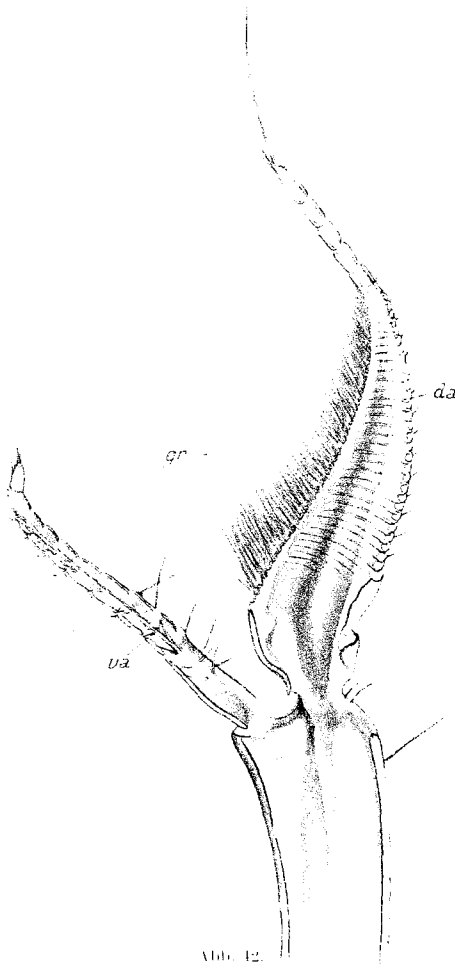


Abb. 12.

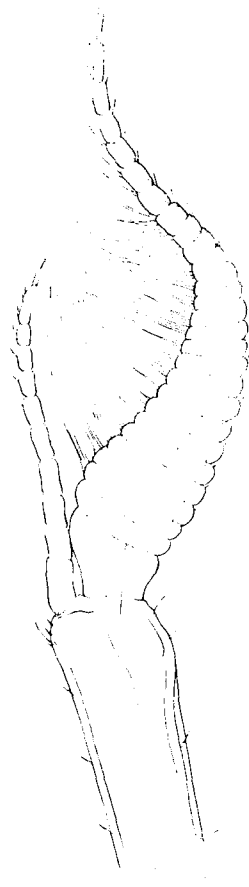


Abb. 13.

Abb. 12. Antennula eines wasserlebenden Einsiedlers *Eupagurus laraburdus*. Vergr. 188 $\times$.
da Dorsalast; va Ventralast; gr Geruchshaare.

Abb. 13. Geruchsantenne eines halbamphibischlebenden *Pagurus stylatus*, Javaküste. Vergr. 307 $\times$.

stimmung aller mich interessierenden Krebse bin ich Herrn Kollegen BALSS, München, zu großem Danke verpflichtet).

Bei den Coenobiten ist zunächst die Antennula noch wie bei den Paguriden im *Zoëa*-Stadium ein typisches Wasserriechorgan mit langen,

bb. 44),
die Be-

vorn auch ziemlich dicken Borsten. Außen- und Innenflagellen sind deutlich zu unterscheiden (Abb. 41a). Interessant wären nun die Metamorphosestadien aus der Periode, wenn das Tier zuerst in der Schnecken-
schale an das Land geht. Diese Stadien fehlen mir noch. Da mir aber

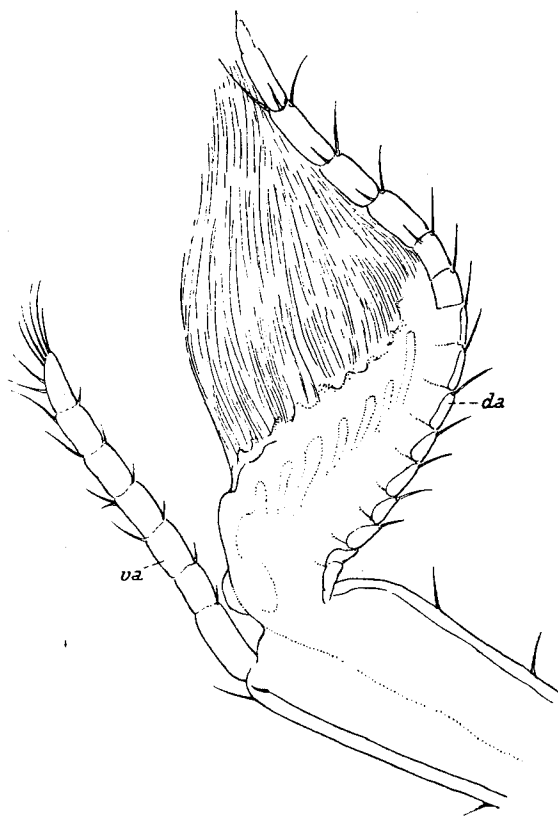


Abb. 44. Desgl., stärker amphibisch als Tier von Abb. 43; an der Uferböschung von Laboean (Bantam) lebend (nach BALSS unbestimmbar). Vergr. 80 X. Bezeichnungen wie in Abb. 41.

eine Reihe von Alterstadien von *rugosa* und *cavipes* zur Verfügung stehen, so kann man sich die Umwandlung der Wasser- in Landantennula immerhin vorstellen (Abb. 45a—f).

Bei ganz jungen *rugosa*-Formen ist die Zahl der Flagellenglieder noch sehr gering. Bei den jüngsten Stadien, die mir zur Verfügung standen, betrug sie neun, wobei sechs die langen Riechhaare tragen (Abb. 41b u. 45a). Diese Tiere leben noch am Strande im Wasser, hart an der Uferzone. Die Antennula ist schon der Form nach die typische Landantenne, indem das Endflagellum, das keine Riechhaare trägt, schon reduziert

ist. Die Riechhaarringe verjüngen sich und sind noch sehr schmal. Das sonst lange, spießartige Haar des Innenflagellums ist noch sehr kurz. Die Riechhaare, die am sechsten Glied sitzen, sind nicht in Form von

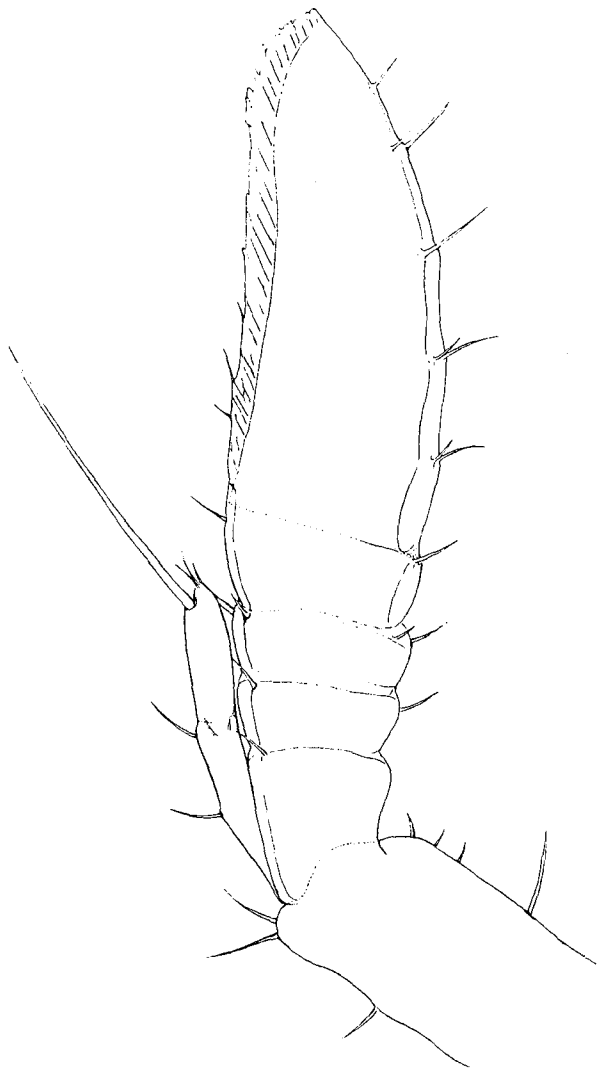


Abb. 45 a.

Büscheln angeordnet wie bei Wasserformen, sondern einzeln. Sie sind viel kürzer, dick und am Ende abgestumpft (Abb. 45 b). Das nächstälteste Stadium (Abb. 45c, d), wahrscheinlich nur um ein Häutungsstadium älter,

ist schon eine amphibische Form mit 4 mm Rostrum-Carapaxlänge, die die Ebbezone noch nicht verlassen und oft noch in das Wasser gehen. Das Riechflagellum ist hier viel breiter und dicker geworden. Die vier

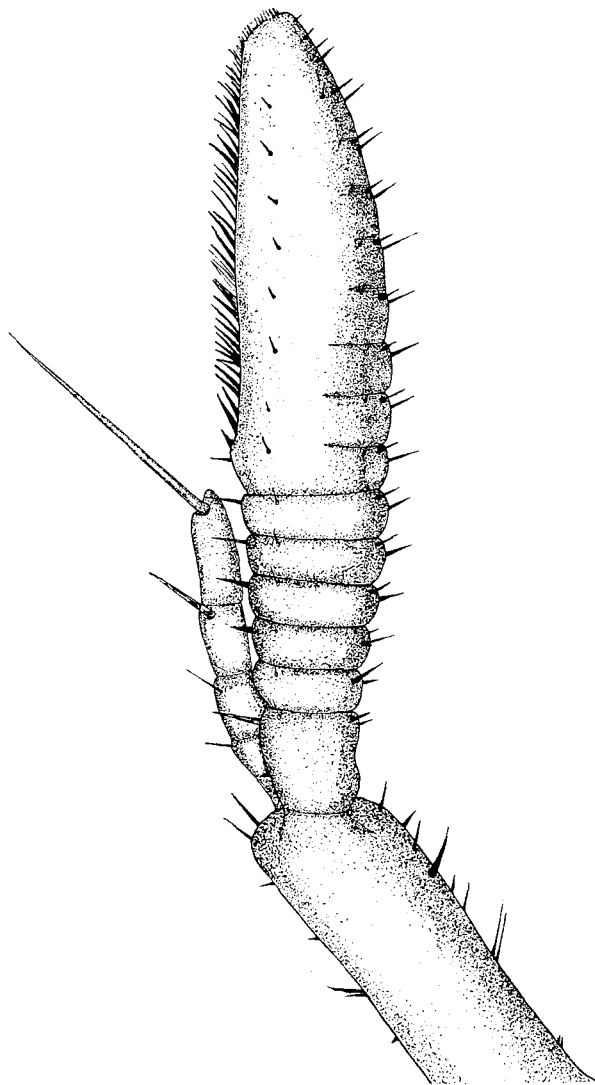


Abb. 45b.

ersten Ringe sind riechhaarfri, die fünf letzten tragen die Riechhaare, die sehr kurz geworden sind und sich distal aufeinanderlegen. Vor Austrocknung sind sie durch Schleimauflagerung geschützt. Das Innen-

flagellum trägt jetzt den charakteristischen Spieß. Das nächste Stadium findet man schon in der *Pandanus*-region am Korallenstrande. Der Schaft verbreitert sich noch mehr. Der Leisten der Riechhaare wird länger. Es sind jetzt sechs Glieder vorhanden. Die Haare selbst sind gegen Abb. 45a wesentlich verkürzt. Auch die vier Basalglieder sind breiter geworden. Der Innenast ist auch gegen Abb. 45a verlängert. Drei weitere Übergangsstadien zeigen die Abb. 45c, d und e. Die Zahl der Riechhaarringe nimmt von 7 (Abb. 45c) bis 13 (d) und zur Höchst-

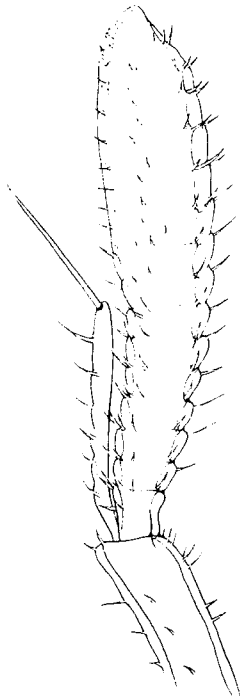


Abb. 45c.

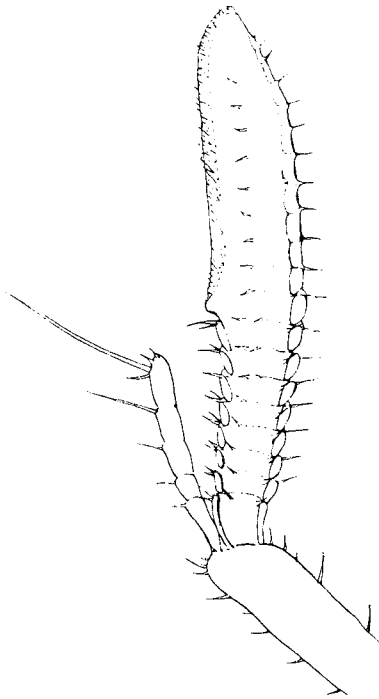


Abb. 45d.

zahl 16(e) zu, während die Zahl der Basalglieder zwischen 8-10 schwankt. Die Riechhaare werden noch kürzer und legen sich immer mehr nach der Spitze des Flagellums übereinander. Das Innenflagellum hat in der Höchstzahl acht Glieder erreicht. Im definitiven Zustand, also bei vollster Landanpassung, liegen die Riechhaare dachziegelförmig übereinander, wie das Abb. 45f zeigt.

Die plattenförmigen Riechhaare werden in eine trogartige Rinne versenkt, so daß sie einen Anblick darbieten, wie das Abb. 48 in der Aufsicht zeigt. Das Präparat wurde so gewonnen, daß die Leisten abge-

Stadium. Der Antennula wird und in der ert. Zahl st. schält wurden, um so die Riechplatten in der Aufsicht zu Gesicht zu bekommen.

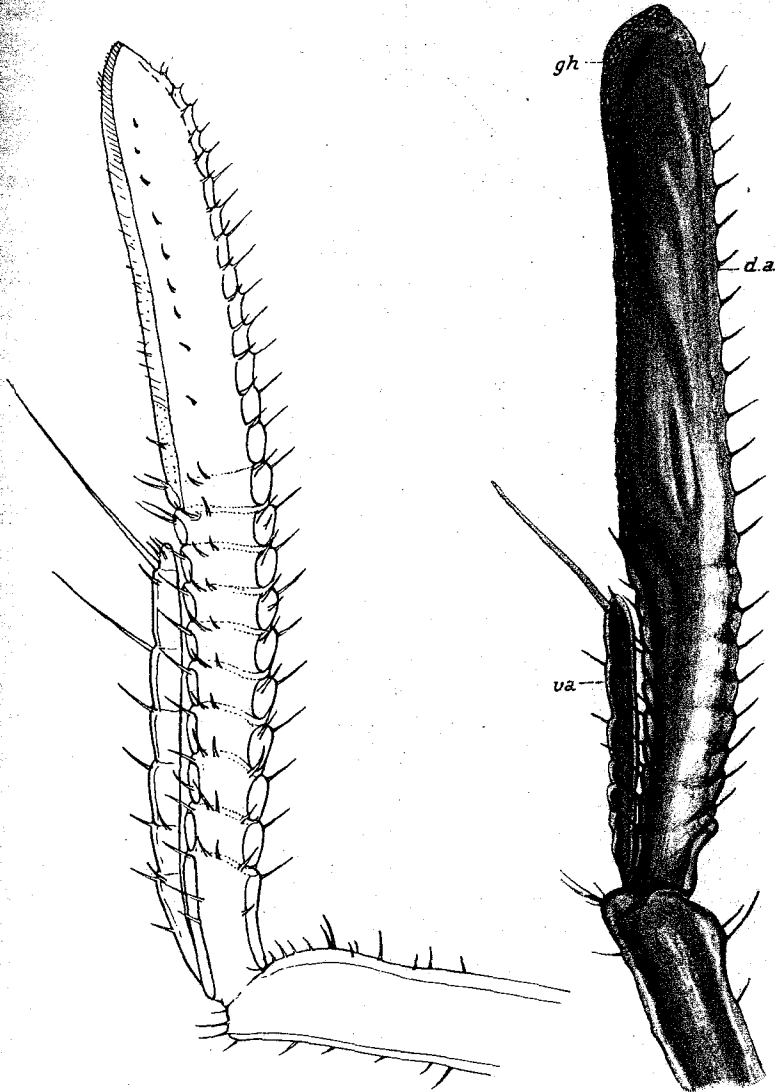


Abb. 45e.

Abb. 45f.

Abb. 45 a—f. Verschiedene Differenzierungsstadien der Antennula von *Coenobita rugosa* bis zur Bildung von Geruchsplatten (gh). Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorigen Abbildungen. Vergrößerungen: a 80×; b 66,7×; c 22,5×; d 22,5×; e 22,5×; f 14,4×.

Eine ganz konforme Reihe mit *rugosa* zeigt die Entwicklung der Antennula bei *cavipes*. Auch hier vermehrt sich die Zahl der Basal-

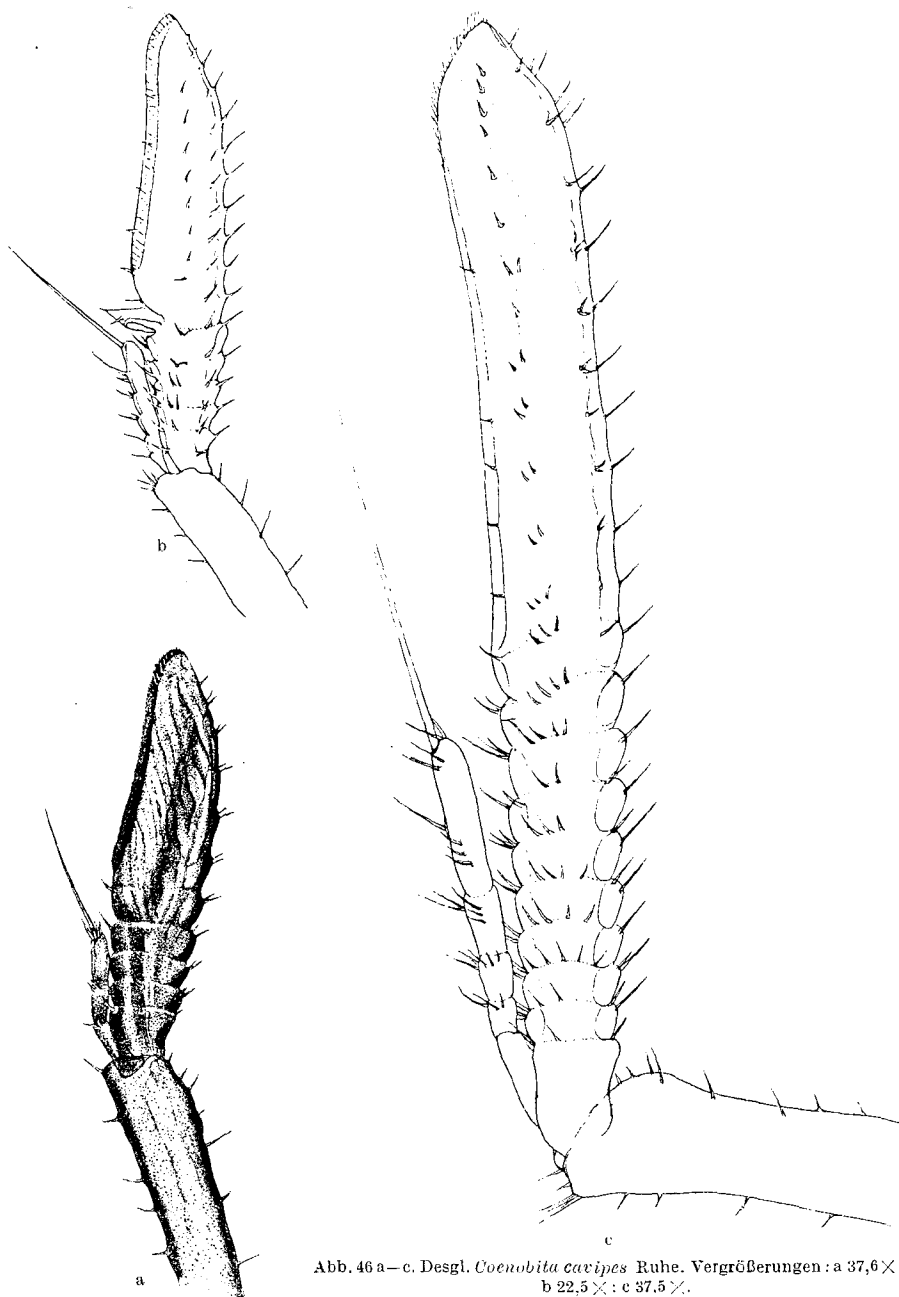


Abb. 46 a—c. Desgl. *Coenobita caryipes* Ruhe. Vergrößerungen: a 37,6×; b 22,5×; c 37,5×.

glieder allmählich von 4—5 zu 9, die der Riechhaarglieder von 7—8 auf 12 (Abb. 46 a—c). Die Antennula unterscheidet sich in charakteristischer Weise von *rugosa*. Bei letzter Form kann das Innenflagellum in eine Rinne des Basalschaftes eingeschlagen werden; der Basalteil ist schwach gebogen. Bei *cavipes* fehlt die Einbiegung. Die Rinne für das Innenflagellum ist nur schwach ausgeprägt, so daß bei eingeschlagenem Zustand das Innenflagellum nach außen vorsteht, während es sich bei *rugosa* kaum abhebt.

Von *Coenobita perlata* stehen mir nur erwachsene Tiere zur Verfügung. Wie Abb. 47 zeigt, hat hier das Innenflagellum zwei lange Spieße, die am letzten und vorletzten Glied inserieren. Das drittletzte Glied zeigt noch einen kleinen Spieß. Die Basalglieder des Riechflagellums sind sehr schmal und groß an Zahl (11—12). Das Riechflagellum ist relativ schmal und kurz (neun Glieder). Der Innenast kann auch hier in schwach ausgeprägter Rinne eingeschlagen werden.

Den feineren Bau der Riechantenne zeigen die Abb. 48 und Taf. VII, Abb. 15. Wie in der vorerwähnten Abb. 45 f und der Taf. VII, Abb. 15 gut zu erkennen ist, liegen die ursprünglichen Wassergeruchshaare jetzt nach der Spitze zu abgebogen, dachziegelförmig übereinander, dabei sind sie plattenartig verbreitert und laufen vorn in einer stumpfen Spitze aus. Jedes Haar hat an der Basis eine kreisrunde Öffnung (Abb. 48), in die der Nerv eintritt. Im Innern der Haare befindet sich ein drüsiges Secret. Die Spitzen der Haare sind oft abgebrochen, so daß der Drüseninhalt frei zutage tritt. Wie ein Schnittpräparat zeigt, sind die Nervenendigungen in der Riechplatte aufgefaserter und inserieren an dem sehr dünnen Chitin. Jeder eintretende Nerv, der von einem sogenannten Riechkolben, dem osphradischen Ganglion, kommt, ist unterwärts von einer Reihe von großen Hypodermiszellen begrenzt; darauf liegt ein Gefäß. Die Zahl der Geruchskolbchen ist im Vergleich zu den Wassereinsiedlern außerordentlich stark vergrößert.

Bei den Landeinsiedlern wie auch bei den Landkrabben erkennt man sehr klar, wie die Wasserantennula sich durch allmähliche Anpassung in ein Landgeruchsorgan verwandeln konnte. Dabei werden alle die Einrichtungen, die für das Wasser spezifisch geeignet sind, für das Land neu angepaßt. Von der *Zoëa* über den Wassereinsiedler wird das Landstadium durch Metamorphose erreicht, die, wie bei Arthropoden allgemein, durch entsprechende Häutung zustande kommt.

Wie sehr das Organ einem Insektengeruchsorgan, speziell der Porenplatte, gleicht, zeigt das Bild von *Vespa crabro* in PLATE, Allgem. Zoologie.

Das Geruchsvermögen ist, wie das schon aus dem Bau der Antennulen zu schließen ist, bei den Coenobiten am besten entwickelt. Während die Wassereinsiedler ihre Antennulen rhythmisch von Zeit zu Zeit

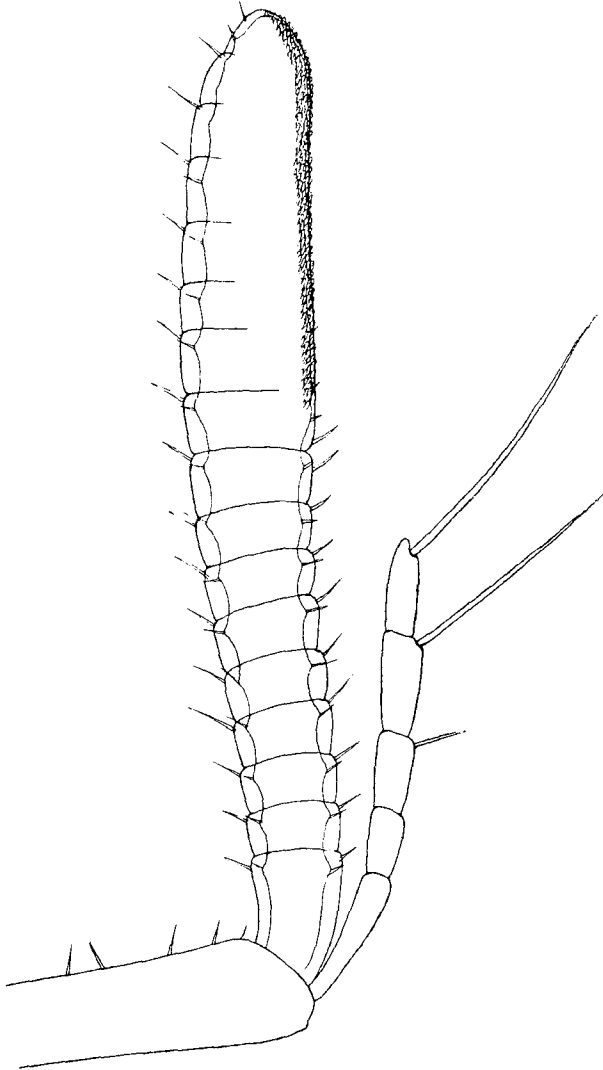


Abb. 47. Antennula von *Coenobita perlata*. ♂ erwachsen. Vergr. 20×.

schnell herunterschlagen und so wittern, sind bei den Coenobiten die Antennulen in trillernder Bewegung wie bei Insekten. Wenn sie fressen, stehen die Antennen in zitternder Bewegung über dem Futter. Sie

können Nahrung auf große Entfernung wittern. So wird fettiges Papier in einer Entfernung von 5—10 m je nach der Windrichtung zielbewußt gefunden. Daß das Auge hierbei keine Rolle spielt, konnte mehrfach experimentell festgelegt werden. Näheres über die Physiologie dieses

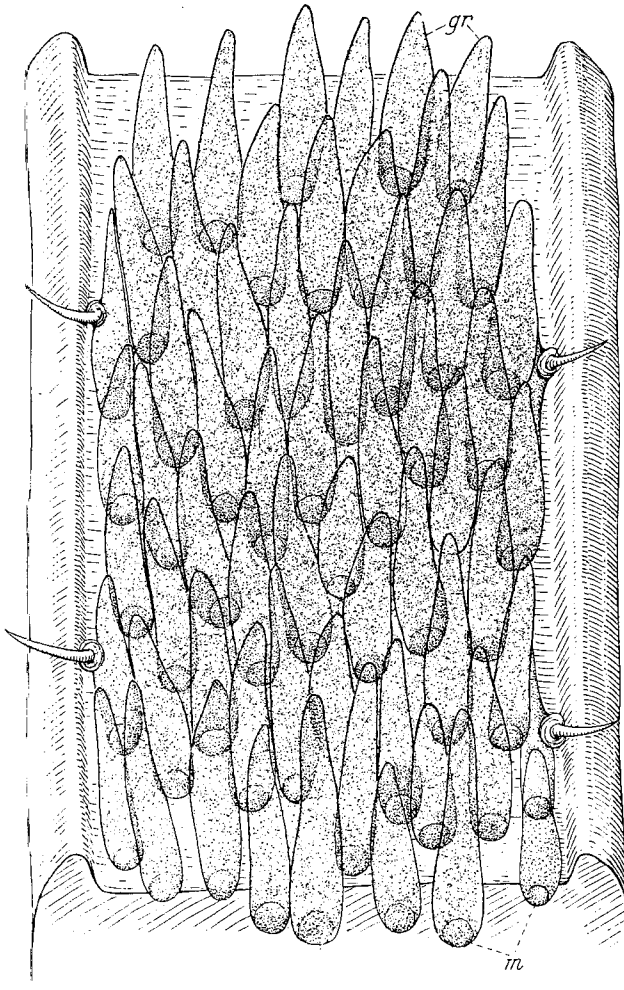


Abb. 48. Geruchsrinne mit Platten *gr* von *Cocrobita rugosa* in der Aufsicht. *m* Öffnung für Nerveintritt. Vergr. 226.7 $\times$.

neuerworbenen Landgeruchsorganes im Vergleich mit der Wasserform muß noch an Ort und Stelle untersucht werden, da die Tiere in Gefangenschaft nicht normal reagieren, obwohl sie sehr gut zu halten sind. Meine Tiere leben jetzt 1 $\frac{1}{2}$ Jahr in Gefangenschaft.

b) Die Geruchsorgane der Wasserteleosteeer im Vergleich mit den Landformen.

Auch bei den Perio- und Boleophthalmen hat das Wassergeruchsorgan der Gobiiden tiefgehende Umwandlungen erfahren, um zur Perception von chemischen Körpern in der Luft geeignet zu werden und gleichzeitig, wie schon geschildert worden ist, in den Dienst der Respiration zu treten. Das Organ der Gobiiden gleicht dem Wassergeruchsorgan der Teleosteeer; das vordere Nasenloch liegt meist über dem Riechepithel, das hintere meist unmittelbar dahinter. Bei Fischen mit speziell angepaßter Lebensweise, wie Aalen, Welsen, *Anableps*, *Ophiocephalus*, ist das vordere Nasenloch zu einer Röhre ausgezogen, das hintere ist oft gegen das Auge rückwärts gewandert, z. B. beim Aal, wo die vordere Öffnung als kurze Röhre an der Oberlippe, das hintere vor dem Auge liegt. Erweiterung der Nasengrube zu Nasensäcken fehlt bei Aalen, manchen Welsen, Cypriniden, *Esox*, *Erococtus* usw. Bei den *Acanthopteri* kommt dagegen meist ein dorsaler, dem Ethmoid angelagerter Sack vor, neben einem ventralen lacrymalen. Sensibles Epithel ist in ihm nie vorhanden. Die Säcke werden durch das Prämaxillare (ethmoidaler) bzw. Maxillare (lacrymaler) zusammengedrückt und ausgedehnt, wodurch die Wasserströmung unterstützt wird. Bei *Merluccius*, *Zeus* und den Pleuronectiden produzieren die Säcke sehr viel Schleim. Bei *Cyclopterus* ist der ventrale Sack außerordentlich groß und reicht bis an die Gaumenhaut (BURNE nach PLATE). Bei *Chimaera* und noch vollkommener bei den Dipnoern finden wir nun zum erstenmal eine echte, in der Mundhöhle liegende Choane, was damit zusammenhängt, daß die Nase zeitweise zur Luftatmung benutzt wird. Bei *Ceratodus forsteri* werden die äußeren Nasenlöcher von einem sehr großen oberlippenartigen Vorhang überdeckt, der als Falte der Kopfhaut anzusehen ist. Das äußere Nasenloch führt in einen länglichen Sack, der an seinem Hinterende durch die Choane etwas vor und nach außen von dem großen Palatinzahn ausmündet. Es ist wahrscheinlich, daß bei Wasser- sowohl wie bei Luftatmen ein Teil des Außenmediums oder im letzteren Falle die ganze Atemluft durch die Nase eingesogen wird.

Im Vergleich zu dieser kurzen Übersicht sei jetzt das Geruchsorgan bei den Blenniiden und Salariiden betrachtet. Bei *Salarias* (Abb. 49) führt die dicht unterhalb des Auges gelegene hintere Nasenöffnung *h_o* in einen ausgedehnten Hohlraum, der mit mehrschichtigem Plattenepithel, untermischt mit Schleimzellen, ausgekleidet ist. Auch Vergrößerung der Oberfläche durch Faltenbildung namentlich im medi-

anen Teil ist vorhanden, daneben deutet eine reiche Vascularisierung auf Luftatmung hin. Der Gang führt dorsal in einen kleinen Blindsack unterhalb der Orbita, der seinerseits in einen großen Sack mündet, der

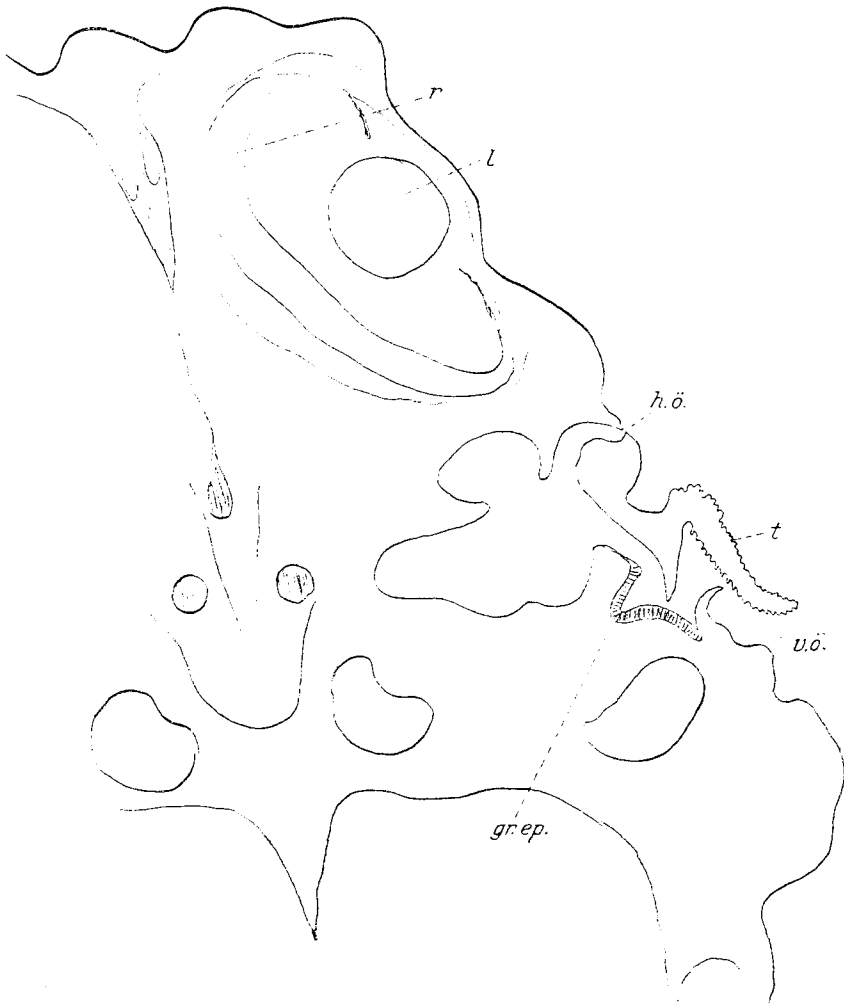


Abb. 40. Schema der Nase von *S. helix*. *r* Retina; *l* Linse; *h.ö.* ob. hintere und vordere Nasenöffnung; *gr.ep.* Geruchsepithel; *t* Nasententakel. Ge, 1. Obj. a ZEISS. Verkl. 3.

bis an die Ethmoidalgegend heranreicht. Dieser Sack flacht sich nach hinten ab und reicht bis in die Mitte der Orbitalgegend. Lateral führt der Sack in die Regio olfactoria hinein, die vom Nasensack durch eine Papille (Abb. 19) abgegrenzt wird. An der lateralen Wand der Papille

beginnt das primitive Riechepithel (*gr. ep*) ohne Geruchsknospen. Die vordere Nasenöffnung zeigt eigenartige Verhältnisse; sie ist überdeckt durch einen plattenartigen Tentakel mit reich entwickelten vorgewülsteten Sinnesknospen. Die Öffnung ist durch eine Verschlußklappe zu schließen. Von der Nase der Blenniiden unterscheidet sich nach meinen vorläufigen Untersuchungen die Salariidennase durch den stark entwickelten Nasensack. Durch die Säcke ist die Nase sowohl zur Durchströmung mit Wasser wie auch mit Luft geeignet.

Eine sehr viel weitere Entwicklung hat die Nase der Boleophthalmen und Periophthalmen im Vergleich zu der Stammform der Gobiiden ge-

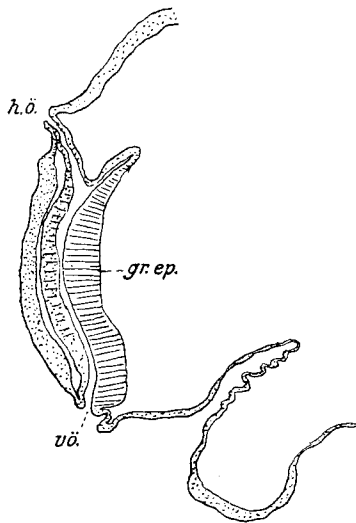


Abb. 50. Schema der Nase von einem jungen Gobius. Bezeichnung wie in vorhergehender Abbildung.

nommen. Bei letzteren ist die typisch einfache Teleosteernase vorhanden (Abb. 50). Die vordere Nasenöffnung sitzt auf einer kleinen Papille, die nachher dem Nasenzipfel der Periophthalmen entspricht. Sie führt in einen einfachen Kanal, der median mit dem primitiven Riechepithel ausgekleidet ist. Eine kleine ethmoidale Ausbuchtung entspricht dem Sack der Periophthalmen. Der hintere Ausführungsgang hat niedriges Epithel und mündet etwas weiter kaudal als die vordere Öffnung und dorsal nach außen. Ganz ähnlich ist nun die Nase bei der Larve der Boleophthalmen und Periophthalmen gebaut.

Bei der Metamorphose, wenn die Larve zum Feuchtlandleben übergeht, wandert mit den zunächst seitlich gelegenen Augen auch die hintere Nasenöffnung dorsalwärts und liegt dann dicht unter den Augen. Aus dem kleinen Nasenzipfel des Gobiidengeruchsorgans wird der lange Nasentrichter, der bis an die Mundspalten heranrückt und auf dessen Spitze die vordere Nasenöffnung liegt. RAUTHER ist wohl der einzige gewesen, der das Geruchsorgan von *Periophthalmus koelreuteri* beschrieben hat. Er hat schon beobachtet, daß von der Nasenhöhle nur ein kleiner Teil sensorische Funktion hat. An der medianen Wand des kaminartigen Aufsatzes befindet sich das sehr dicke Riechepithel in derselben Ausdehnung, wie wir es schon bei *Gobius* kennen. Dieses

Riechepithel erfährt nun bei *Periophthalmus argentilineatus* weitere Differenzierung, indem es sich wie bei Ganoiden und manchen andern Knochenfischen in Geruchsknospen, die eingesenkt sind, und dazwischengeschaltetes indifferentes einschichtiges Flimmerepithel gliedert. Das Bild entspricht durchaus dem, wie es DOGIEL für den Stöhr abgebildet hat. An die eigentliche Regio respiratoria schließt sich eine sehr geräumige ventro-dorsale Höhle an mit respiratorischem Epithel, Faltenbildung und Schleimzellen. Diese Höhle mündet in einem kurzen, schräg dorsal verlaufenden Gang dicht unter und etwas seitlich vor dem Auge nach außen. Die hintere oder hier besser obere Nasenöffnung ist schlitzförmig und durch einen Sphinctermuskel verschließbar, wie auch die Wände der Höhle eigene Muskulatur haben. An der Umbiegungsstelle der Höhle in den Ausführungsgang mündet noch eine geräumige, flache Höhle hinein, die mit ihren fingerförmigen Verzweigungen bis dicht an das Ethmoid herangeht. Wir haben also hier die Homologie der Ethmoid- und Intermaxillarböhle, die schon bei den *Acanthopteri* erwähnt wurde. Bei den Boleophthalmen liegen fast die gleichen Zustände bezüglich der Geruchsorgane vor wie bei den Periophthalmen.

Das Riechvermögen scheint bei den Boleo- und Periophthalmen nicht sehr gut ausgeprägt zu sein, worauf schon die ausgezeichnete Entwicklung der Augen hinweist, die ja fast nie mit einer guten Entwicklung der Nase einhergeht. Immerhin können sie frisches Krebsfleisch, das sie gerne fressen, auf eine Entfernung von 5-10 cm sehr gut wittern. Wie bei den Tritonen nach den Untersuchungen von MATTHES (1927), so scheint auch bei den Periophthalmen das Geruchsorgan für Wasser- und Land-perception der chemischen Stoffe eingerichtet zu sein. Auch hier haben unter Wasser gehaltene Tiere längere Riechhaare als längere Zeit an Land lebende. Die Riechfunktion des Epithels wird wie bei allen Landtieren durch Schleimproduktion und damit Feuchthaltung der olfaktorischen Fläche ermöglicht.

8. Statotonische und Hörorgane.

Bei allen Landtieren beobachten wir nun, daß das statotonische Organ der Wassertiere eine Funktionserweiterung zum Hörorgan erfährt (Insekten, Landwirbeltiere) oder letzteres ganz neu gebildet wird. Es ist nun natürlich interessant, wie sich in dieser Beziehung die noch phylogenetisch jungen Landformen verhalten. Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß Hörorgane nur dort mit Sicherheit erwartet werden können, wo auch ein assoziatives Stimmorgan vorhanden ist. Das trifft nun für die Landbrachiuren und Coenobiten zu.

a) Stridulationsorgane und Hörorgane bei Landerustaceen.

Bei *Uca* und *Ocypoda ceratophthalma* sind Stridulationsorgane vorhanden. Solche kommen aber nach BALSS auch bei einigen Wasserformen vor und sind bei einigen höheren Brachiuren sogar auf das Männchen beschränkt, so daß es sich hier vielleicht um sexuelle Anlockungslaute handeln kann. Bei *Ocypoda*, wie auch sonst häufig bei andern Formen, reibt eine Leiste auf dem Ischium des Scherenfußes an einer Körnerreihe auf der Innenseite der Palma desselben Scherenfußes und erzeugt so einen Feilenton, der sehr fein ist. Er wird verstärkt, wenn das Tier in seiner Röhre sitzt und diese als Pfeife dient. Wird das Tier in seiner Höhle durch einen Eindringling bedroht, so ertönt ein Warnlaut (ALCOCK, ANDERSON). Einen ähnlichen Stridulationsapparat fand ORTMANN bei *Coenobita rugosa*. Er besteht aus einer Reihe von schmalen Leisten auf der Außenseite der großen linken Schere und einer Längsleiste an der Unterseite des letzten Gliedes des zweiten Gangbeins derselben Seite; auch bei *C. perlata* ist der Stridulationsapparat sehr gut ausgeprägt. Die Längsleisten liegen hier am ersten und zweiten Gangbein derselben Seite. Bei *cavipes* habe ich ihn merkwürdigerweise vermißt.

Nach den Beobachtungen im Freien, wie auch in der Gefangenschaft, reagieren *Ocypoda* wie auch die Coenobiten auf Geräusch, wie auch auf die leiseste Erschütterung. Sehr gut ist die Reaktion bei Coenobiten zu beobachten, die auf diese Reize zuerst stutzen, dann sich in ihr Gehäuse zurückziehen. Bei den Ocypoden ist die Statocyste sehr groß und aufgetrieben. Die Wand ist sehr dünn, so daß sie sehr wohl bei Schallschwingungen als Tympanum dienen könnte. Das Innere der Statocyste zeigt recht eigenartige Verhältnisse, die aber noch näher untersucht werden müssen. Etwas mehr läßt sich schon über die Statocyste der Coenobiten sagen. Bis zur Metamorphose haben wir hier bei den im Wasser lebenden Formen eine echte Statocyste, wie wir sie bei Paguriden auch haben. Es sind viele kleine Statolithen vorhanden. Statt der vielen langen Zaunhaare zum Verschuß der schlitzförmigen Öffnung der Statocyste sind hier nur wenige (6—7) Haare vorhanden, die aber kurz und gedrunken sind. Bei den Landformen, also nach der Metamorphose, sind die Haare zu gelbbraun gefärbten, kleinen Kuppeln geworden, die den schmalen Spalt ausfüllen und im Innern einen chordotonalartigen Sinnesapparat zeigen. Die Statocyste ist sehr geräumig, zeigt aber keine Statolithen mehr. Das Organ liegt dorsal am Endglied und ist von der Seite her durch einen lamellenartigen Auswuchs begrenzt. — Über die Hörfunktion dieses eigenartigen Organs müssen weitere Untersuchungen angestellt werden.

Wenn man Landkrebse und Fische sich zielbewußt auf dem Lande bewegen sieht, wenn man beobachtet, wie Krebse und Fische an Felsen, Sträuchern und Bäumen klettern, wie Landfische in $1\frac{1}{2}$ m Entfernung auf einen bestimmten Gegenstand zuspringen, so müssen bei solchen Tieren sicher andere als wasserstatotonische Organe herausdifferenziert worden sein. Die geschlossenen Bläschen an dem Grunde der ersten Antenne bei den Krebsen werden wahrscheinlich durch Schwingungen von Membranen und Saiten in der Luft erregt werden können. Es sind Organe, wie sie in konvergenter Weise ähnlich den Stridulationsorganen bei den Insekten herausgebildet worden sind. Die Landeinfiedler haben auch einen feinen Sinn für größere Geräusche. Beim Herannahen ihnen fremder Gegenstände lassen sie sich auch im Dunkeln sofort von Sträuchern, auf denen sie klettern, herunterfallen und schließen dann ihre Schalen ab.

b) Das statotonische Organ der Landteleosteer.

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

Wie weit nun die Bilder der kompliziert gebauten Cupulae der Periophthalmen den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, d. h. wie stark sie durch die Konservierungsflüssigkeit verändert werden, kann hier nicht festgestellt werden. Ein lebenswahrer Zustand ist aber sicher nicht vorhanden, wie die Untersuchungen von STOLTE an *Coregonus* zeigen. Immerhin sind manche Sonderheiten vorhanden, die reell sind, so z. B. die durchbrochene Membran mit Kalkeinlagerung, die auf der Crista schwebt, und durch die die Sinneshaare hindurchtreten, die Lamellen an der Cupula und ihre Aufhängung in der Ampulle. An Sonderheiten kommen noch Pfeilerzellen hinzu, die der Crista in Polstern aufgelagert sind. Sie könnten sehr gut leise Schwingungen vermitteln (Taf. VII, Abb. 16a und b).

Alle meine Beobachtungen bei Periophthalmen deuten darauf hin, daß sie zu hören vermögen; sie können auch schmatzende Geräusche von sich geben, auf die benachbarte Tiere reagieren. Ein einwandfreies Experiment, ihre Hörfähigkeit ganz eindeutig darzutun, ist mir bisessen noch nicht geglückt. Auf ganz leise hohe Geigentöne wird ihre Aufmerksamkeit hingelenkt, auch braunende Insekten, die

in einer geschlossenen Schachtel sich befinden, erregen ihre Neugier, aber die Reaktionen sind doch nicht eindeutig genug, als daß man von einem eigentlichen Hören sprechen könnte.

9. Die Lichtsinnesorgane.

a) Die Augen der Landerustaceen.

Besonders hoch sind bei den jungen Landanpassungsformen die Augen differenziert. Die Landkrebse haben ein Sehvermögen, wie man es für ein Facettenauge kaum für möglich halten sollte. Besonders die Strandocypoden haben Augen, die wie zwei Laternen auf dem Kopfe stehen und riesenhafte Dimensionen angenommen haben (Abb. 51).

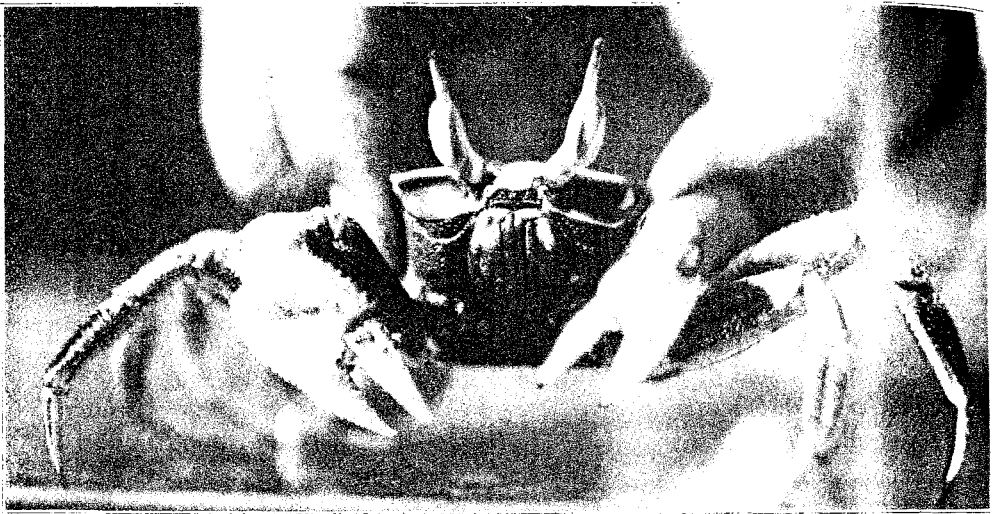


Abb. 51. Laternenauge von *Ocypoda emastolophthalma*.

Die walzenförmigen Augen sind vollkommen glasklar bis auf den Pigmentstiel mit der Membrana fenestrata im Innern. Die Facetten sind sechseckig und sehr groß im Vergleich zur Wasserform, dabei an einigen Partien des Auges verschieden groß (Abb. 52d -f). Die Augenkeile sind extrem lang im Vergleich zu Wasserbrachiuren. Die Kristallkegel schließen in der Mitte dicht aneinander. Das Auge ist das vollkommenste Facettenauge, das ich kenne. Es ist im Bau der Ommatidien ebenso hoch differenziert wie etwa das Auge der Libelle, dabei in der Anordnung der Elemente viel vollkommener. Die Tiere sehen z. B. einen Menschen schon auf 10 -15 m Entfernung in der Dämmerung.

Die Coenobiten haben ebenfalls ein gutes Sehvermögen, obgleich sie im Gegensatz zu den Ocypoden mehr Geruchstiere sind. Während bei den Paguriden die Augen auf der Spitze des Augenstieles liegen, ist die Sehfläche bei den Coenobiten auf die obere Vorderfläche der Stiele gerückt. Auch die Sehfläche ist größer geworden (Abb. 53a—e). Die Facetten haben eine viel dickere Cornea als die Wasserformen. Die Kristallkeile sind schlanker und länger, wie auch die Retinula länger ist (Abb. 53f und h). Der Unterschied ist aber nicht so stark wie bei den Wasserbrachiuren und -Ocypoden. Drüsensecrete sorgen bei beiden Formen für ein Feuchthalten des Facettenauges.

Ein Vergleich der Facetten verwandter Wasser- und Landformen zeigt wiederum wesentliche Unterschiede. Bei *Neptunus pelagicus* sind sie sehr klein, wie auch bei *Pagurus euopsis*, extrem groß bei *Ocypoda ceratophthalma* und kleiner bei *Coenobita rugosa*. Dabei ist die Größe der Facetten in den einzelnen Regionen sehr verschieden, je nachdem mehr Bildsehen oder Bewegungssehen in Betracht kommt. Bei Ocypoden wechseln die Facetten von ganz kleinen, wie Abb. 52d zeigt, zu riesig großen (Abb. 52f). Dasselbe zeigt auch die gut sehende Libelle unter den Insekten, obwohl hier die Facetten sehr viel größer im Vergleich zu Ocypoden sind (Abb. 52i—l).

b) Die Augen der Landteleosteer.

Auch die Boleo- und Periophthalmen haben außerordentlich gut entwickelte Augen, die namentlich bei letzteren extrem weit dorsal auf den Schädel heraufgeschoben sind und nur dorsal durch eine schmale Knochenspanne getrennt werden. Im übrigen trennt sie nur ein dünnes Septum, so daß die Partie unter dem Auge durchscheinend ist. Sie fallen jedem Beobachter sofort auf. Diese extreme Lage des Auges wird erst während der Metamorphose erreicht, wo die Augen von der Seite rechts und links heraufwandern. Eine solche Augenwanderung kennen wir sonst nur bei den Plattfischen, wo das rechte Auge auf die linke Seite herüberwandert. Die Augen sind von einer Brille überdeckt, die bei Grundfischen allgemein ist und auch der Kaulquappe zukommt. Unter dieser Brille bewegen sich die Augen lebhaft nach allen Seiten, so daß die Tiere vollkommen monocular wie auch binocular sehen können (Abb. 54).

a) Akkomodation.

Ein interessantes Problem ist nun, wie diese Landfische sich im Vergleich zu den Wasserfischen bezüglich ihrer Accomodation und ihres Farbsehens verhalten. Nach meinen Beobachtungen können kleine

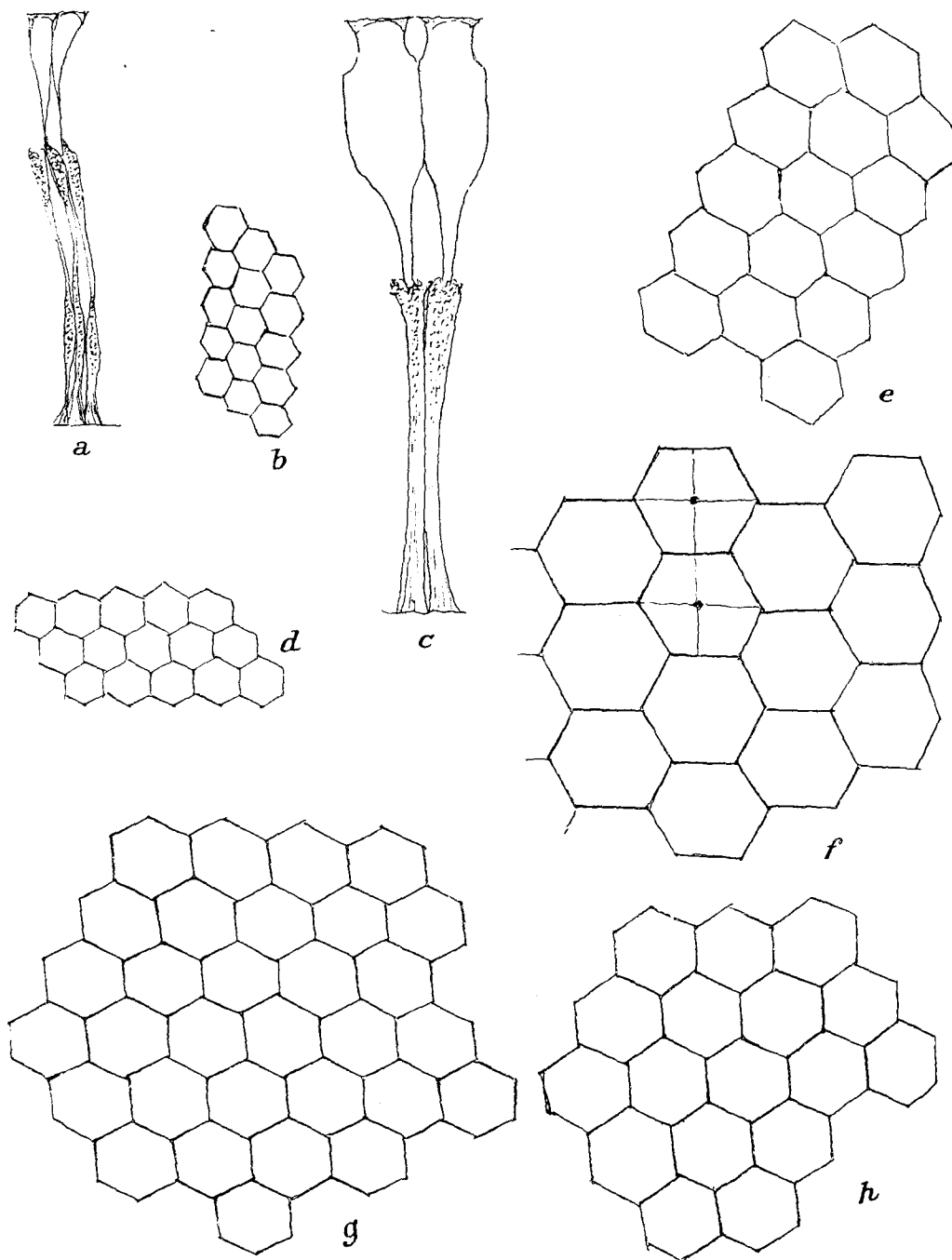


Abb. 52a-h.

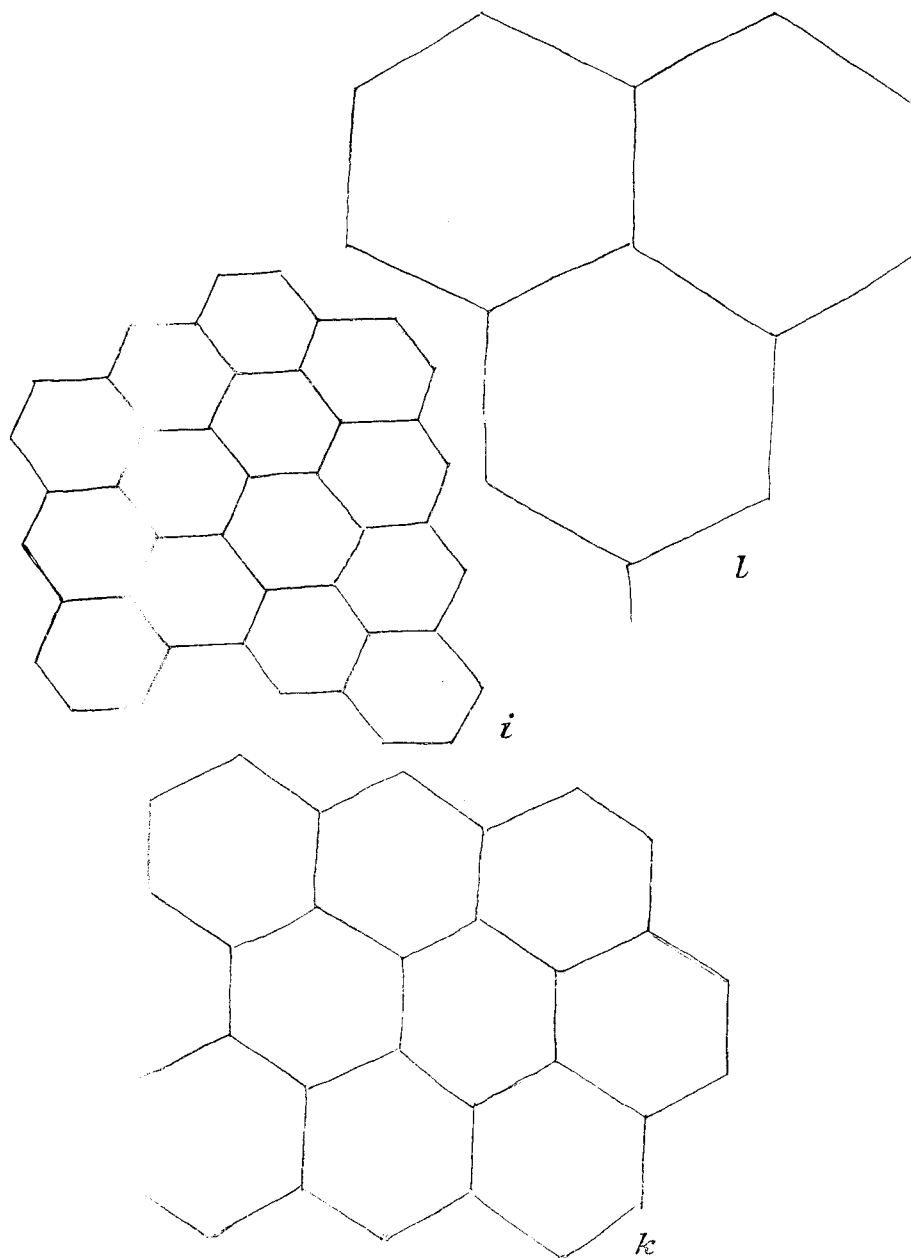


Abb. 52j 1.

Abb. 52. Augenkeile mit Facetten in der Aufsicht von *Neptodes pelagicus* a, b und *Oecopoda erysiphthalma* c, d, e, f (verschieden große Facetten). Im Vergleich dazu eine Süßwasserkrabbe *Javas* g, der Mangrovekrebs h und eine Libelle i 1, 1. Oc. 12, Obj. 1 mm.

Periophthalmen noch Tiere von der Größe einer Termiten (2,5 mm) auf 2—3 m nicht nur erkennen, sondern auch von nicht genießbaren Tieren

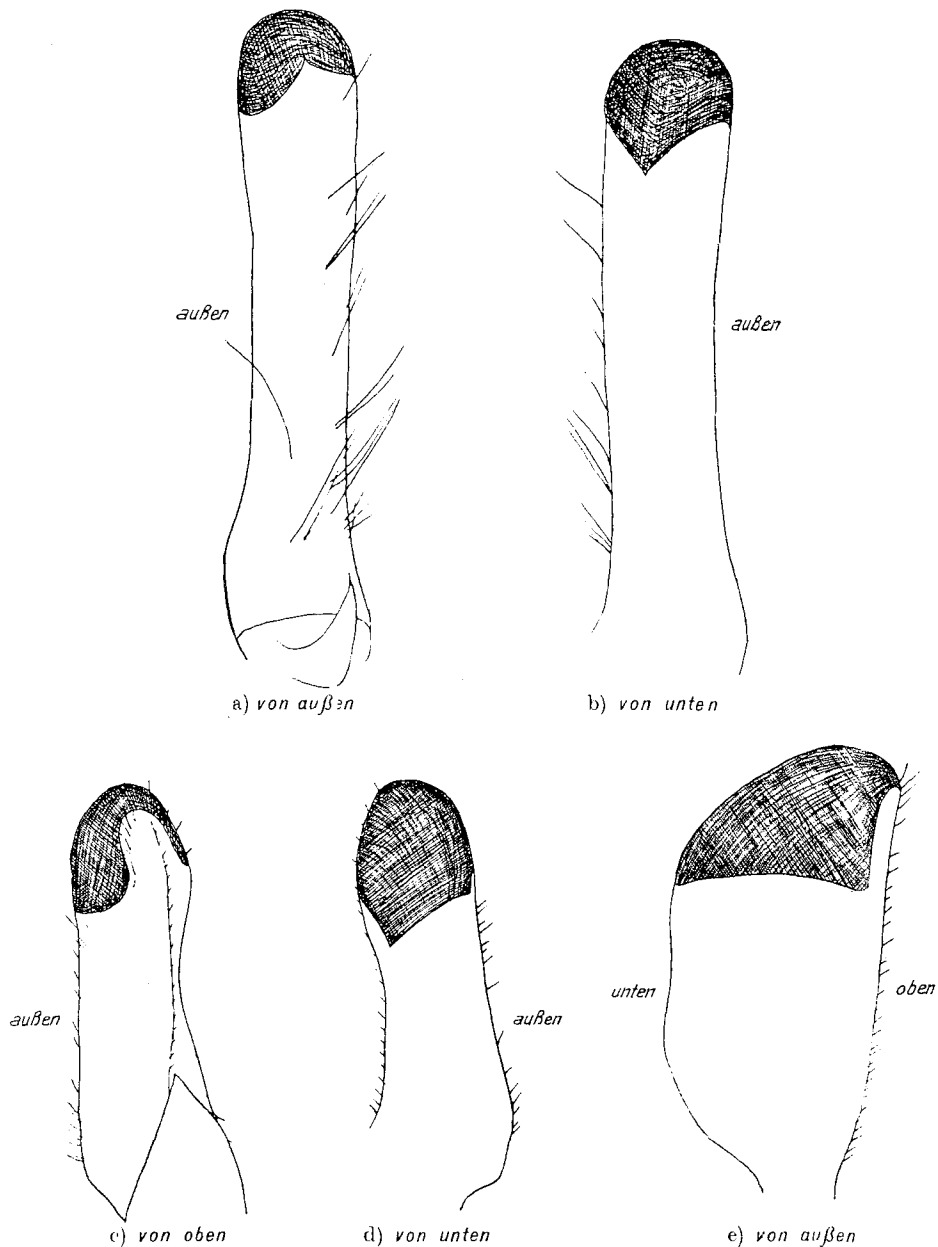


Abb. 53 a—e. Vergleich der Augenstiele von *Paguristes* a, b. und *Cocanibita rugosa* c, d. Vergr. 12½.

gleicher Größe, wie etwa einer Ameise, unterscheiden, was unser Auge nicht zu leisten vermag.

Wie HESS schon an einer Periophthalmenart feststellte und wie das freundlicherweise bei meinen Tieren, die verschiedenen Arten angehören, der Ophthalmologe der Tübinger Universität, Herr Professor

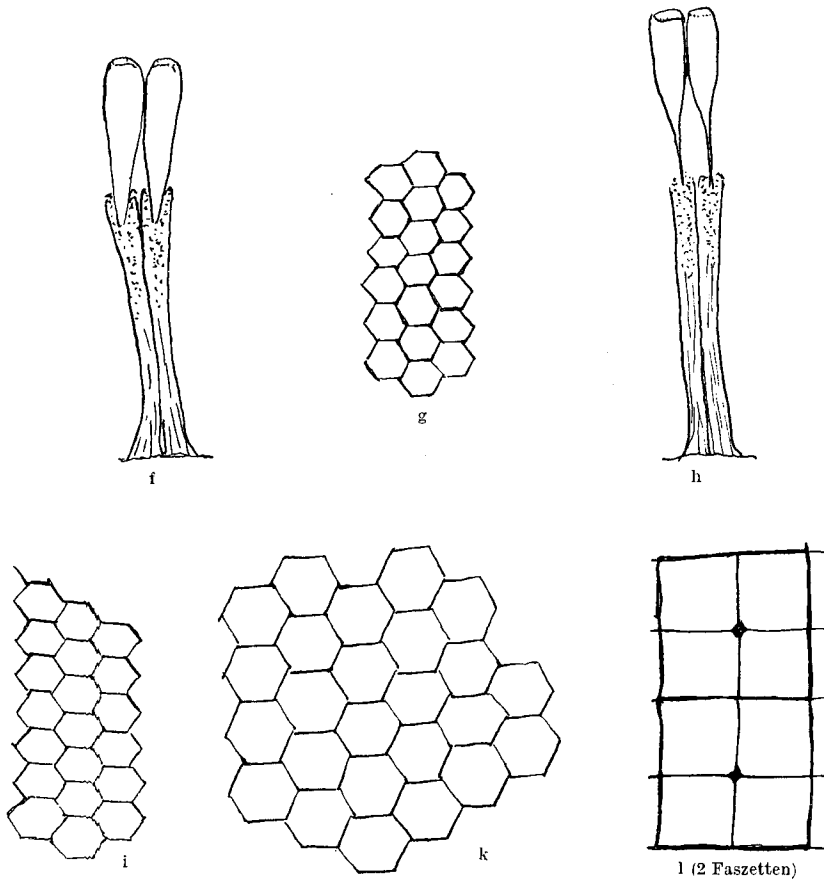


Abb. 53 f—l. Desgl. von *Pagurus evopsis* a, b und *Cocnobita rugosa* c—e. Im Vergleich dazu eine Süßwassergarneele Javas. f, h und l Krystallkegel; Oc. 12, Obj. $\frac{1}{20}$ mm.

Strock bestätigte, sind die Periophthalmen stark hypermetrop, während die Wasserfische myop sein sollen. Das scheint allerdings auch nicht durchweg der Fall zu sein, denn der Stichling ist, wie ich kürzlich feststellen konnte, nach dem Bau seiner Augen zu schließen, emmetrop. Während nun HESS für die Periophthalmen eine Accomodation für die Nähe skiaskopisch feststellte, war das bei unsern Tieren nicht möglich.

Allerdings würde bei nicht zu starker Ferneinstellung ein Sehen in der Nähe sich auch ohne Accomodation ermöglichen. Daß trotzdem eine Accomodation für die Nähe möglich ist, zeigt der morphologische Befund.

Interessant ist auch, daß die Linse wie bei echten Landtieren abgeflacht ist, der Index ist $0,97 : 1,11 = 1,14$.

Vergleicht man dazu andre Teleosteer, so finden wir hier wirklich kugelige Linsen, z. B. bei *Belone acus*, *Esox lucius* und nach PÜTTER auch bei *Periophthalmus*, was aber berichtigt werden muß. Es gibt allerdings auch andre Fische, die eine beträchtlich abgeflachte Linse haben, so z. B.:

Trigla hirundo $5 : 6,6$, Index $= 1,320$.

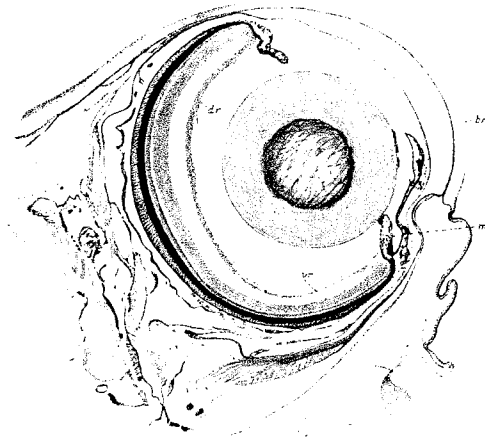


Abb. 54. Querschnitt durch ein Auge von *Periophthalmus argentilivatus* mit Brille br: Linsenmuskel m; ventrale Retina er: dorsale Retina dr. Oc. 4 Obj. 4. Auf $\frac{1}{3}$ verkl.

Lophius piscatorius $8,3 : 10,1$, Index $= 1,205$, was etwa den Verhältnissen bei Amphibien entspricht.

Triton cristatus $1,12 : 1,36$, Index $= 1,214$.

Rana fusca $3,16 : 4,20$, Index $= 1,329$.

Bufo variabilis $2,52 : 3,64$, Index $= 1,444$.

Bei Säugetieren steigt der Index auf $1,64$ an (z. B. *Equus caballus* $12,28 : 20,14 = 1,64$).

Schon TH. BEER untersuchte 68 Arten aus 22 Familien der Teleosteer. Stets beobachtete er Accomodation für die Ferne durch Heranziehen der Linse an die Retina. Der Refraktionszustand des Teleosteer Auges ist bei Accomodationsruhe die Myopie (-3 bis -12 D im Wasser). In der Luft sind die Fische extrem myop, etwa $40-90$ D. Es müssen

also bei Fischen, die auf das Land übergehen, andre Einrichtungen der Accomodation geschaffen werden, wenn sie Beute erkennen sollen.

Wie nun Lebendbeobachtung unter dem Binocular, ebenso wie einwandfreie, gut konservierte Präparate ergaben, kommt *Periophthalmus* tatsächlich eine geringe Accomodation für die Nähe zu. Normal ist das Auge für die Ferne eingestellt, d. h. die Linse ist bei schwach kontrahiertem ventralen Muskel der Retina genähert. Dabei ist die Art der

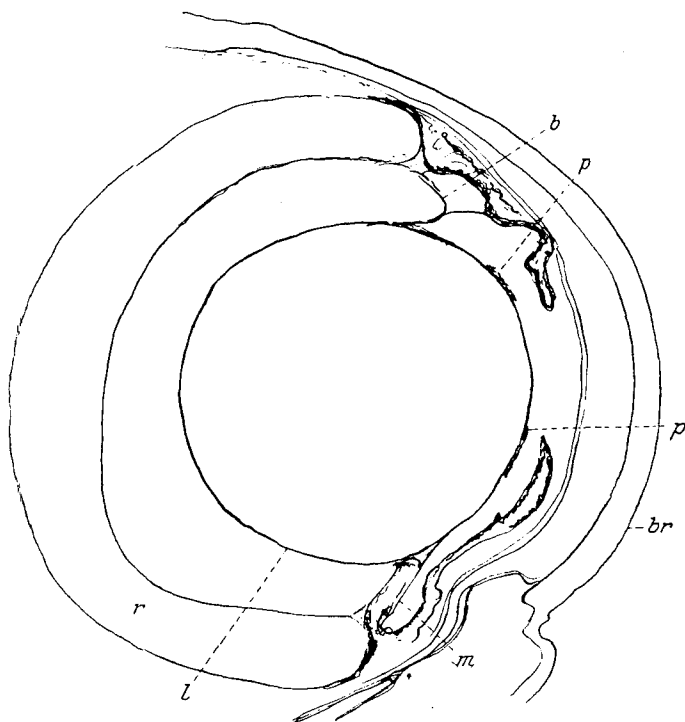


Abb. 55 a. Auge von *Periophthalmus argentilineatus* mit der der Retina genäherten Linse *l*; *p* Pigmentabklatsch bei der durch den Reiz der Konservierungsflüssigkeit extrem vorgeschobenen Linse. *b* dorsales Linsenband; *br* Brille, *m* ventrale Linsenmuskel; *r* Retina.

Aufhängung der Linse interessant. Die Linsensehne des Retractor lentis geht ganz flach auf die vordere Linsenwölbung herüber. Das Linsenband dagegen, das etwas weiter caudal und dorsal gelegen ist, setzt flach an dem Linsenhinterrand an, also entgegengesetzt der Sehne. Dabei ist das Band in zwei Zügel gespalten, von dem der vordere an der Mitte der Iris, der hintere an der Basis der Iris ansetzt (Abb. 55 a u. b). Kontrahiert sich nun der Retractor lentis, so wird nicht, wie man erwarten sollte, die Linse der Retina zu und ventral gezogen, sondern

sie bekommt ein Drehmoment und wird der Iris genähert, d. h. das Auge wird für die Nähe accomodiert. Daß dieser Befund richtig ist, zeigt eine einfache Beobachtung. Im Moment des Eindringens der Konservierungsflüssigkeit (Susa) kontrahiert sich der Retractor,

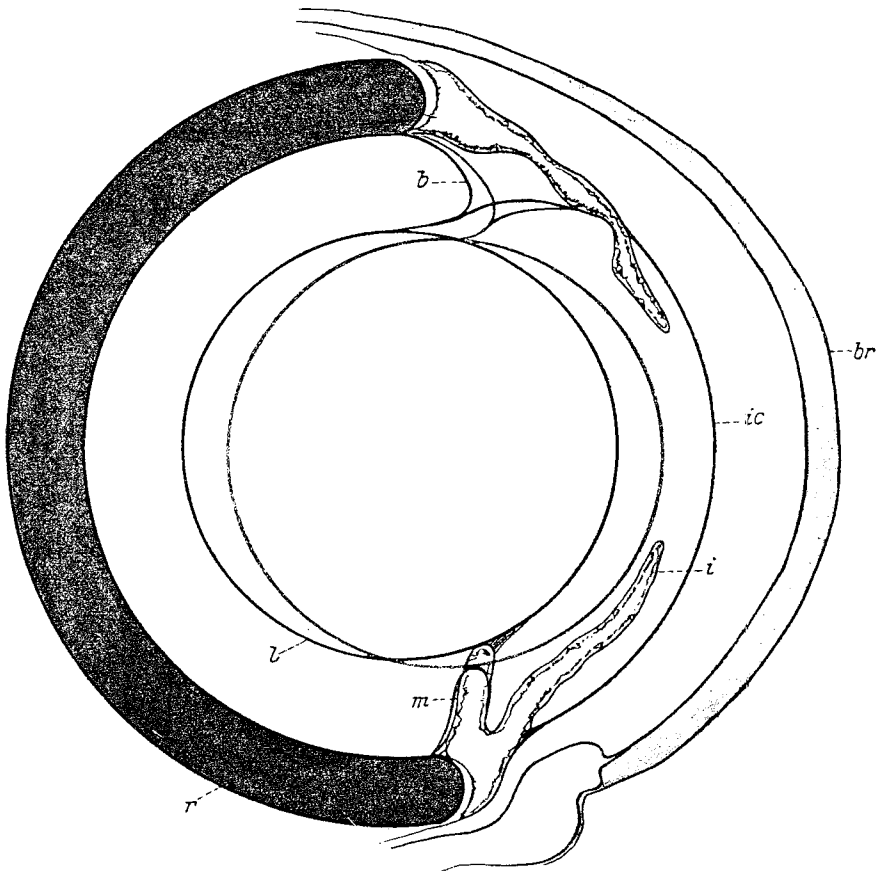


Abb. 55b. Schema der Accomodation durch Linsenverschiebung bei *Periophthalmus argentilineatus*. br Brille; i Iris; ic innere Cornea; b Linsenband; m Linsenmuskel; l Linse; r Retina. Das Drehmoment der Wirkung von Linse und Band wird hervorgerufen durch eine Kontraktion der Linsenmuskeln, wodurch ein Vordrehen der Linse erfolgt.

eigentlich der Protractor, stark, so daß die Linse bis an die Iris vorge-
dreht wird; daher bekommt sie einen Abklatsch des Pigmentes der
Iris. Kurz darauf erschlafft der Muskel, und die Linse kehrt jetzt
wieder in die normale Ferneinstellung zurück. Der Pigmentabklatsch
ist in den Präparaten überall sehr gut erhalten. Den Übergang der Ac-
comodation zeigt das Schema (Abb. 55b), wo die graue Linie der Linsen-

contur die Nahaccomodation angibt. Da der Glaskörper bei *Periophthalmus* ziemlich zäh ist, so wird auch dadurch noch eine Annäherung der Linse an die Retina verhindert. Bei der Nahaccomodation wird nun durch die ventrale Verschiebung der Linse außerdem noch erreicht, daß das Bild auf die Region der gemischten Zapfen und Stäbchen und auf die reine Zapfenregion (siehe S. 376/77) geworfen wird. Es ist also so ein besseres Fernsehen möglich, was gerade bei Beuteerwerb auf dem Lande wichtig ist.

Im übrigen sind die morphologischen Tatsachen der Accomodation von KARSTEN ziemlich richtig für *Periophthalmus kolreuteri* beschrieben worden.

β) Wahrnehmung von Wellenlängen und das Farbensehen.

Neben der Accomodation war auch das Farbensehen der Periophthalmen im Vergleich zu Wasserrfischen interessant.

Nach SCHIEMENZ (1924) unterscheiden die Elritzen und Stichlinge mindestens folgende spektrale Farben unabhängig von ihrer Intensität quantitativ: rot, gelb, grün, blau, violett, ultraviolett bis $365 \mu\mu$ und weiß. Nach v. FRISCH wurde rot und gelb in hohem Maße miteinander verwechselt, worauf auch BURKAMP (1923) aufmerksam macht, was allerdings von ihm nicht uneingeschränkt und noch weniger von SCHIEMENZ bestätigt werden kann. Die Fische sehen allerdings im kurzwelligem Bezirk die Unterschiede zwischen den Farben schärfer als der Mensch, während sie sie im langwelligen Teil weniger scharf erfassen. Die einen Vergleich hierzu ermöglichenden Versuche an Periophthalmen wurden 1912 von WEVE angestellt. Er hat allerdings nur ein einziges Exemplar von *Periophthalmus kolreuteri* zur Verfügung gehabt. Die Resultate stimmen im großen und ganzen mit den unsrigen, weiter unten zu schildernden überein und ergänzen sie für das dunkel adaptierte Auge. WEVE stellte fest, daß der *Periophthalmus* in der Luft noch bei relativ geringer Lichtstärke deutlich sieht und Nahrung sucht. Während der Mensch mit dunkeladaptiertem Auge die vorgehaltenen Fliegen in einer Entfernung von 20 cm Abstand (37 cm entfernter Lichtquelle) nicht einmal als Fläche sehen konnte, fand *Periophthalmus* dieselben noch bei $E = 232$ cm in blau und fing sie; bei rot war die Entfernung 66 cm. Im völligen Dunkel wurde nie Beute angenommen. *Periophthalmus* ist nur für kurzwelliges Licht sehr empfindlich, was ja auch aus unsern Versuchen hervorgeht. WEVE versuchte auch, *Periophthalmus* auf dem Spektrum in blau, grün und rot fressen zu lassen. Er konnte aber, wie er selbst sagt, nur wenige solcher

Versuche anstellen. Immerhin konnte festgestellt werden, daß der *Periophthalmus* die Fliege in der Reihenfolge grün, blau, rot nahm. Bei sehr engem Spalt, wo das Spektrum uns nur am roten Ende farbig erschien, nahm er nur in grün und blau. Darnach müßten also für den *Periophthalmus* wie einen total farbenblinden Menschen die langwelligen Lichter einen relativ geringen Reizwert haben, obwohl sie uns schon farbig erscheinen. Es seien nun unsre eigenen Versuche hier angeschlossen, die ich unter Mithilfe von Herrn Dr. LEHMENSIECK ausführte, wofür ich ihm herzlich danke.

Periophthalmus argentilineatus und *dipus*.

Unsre Versuchstiere stammen aus Java und wurden in einem $0,70 \times 1,10$ m großen Terrarium bei etwa $25-30^{\circ}\text{C}$ gehalten. Das Terrarium enthielt feuchte Erde (etwa 10 cm hoch) und drei mit Wasser gefüllte Tonschalen. Es waren stets etwa 10—14 Versuchstiere gleichzeitig im Terrarium während eines Versuches.

Grundsätzlich beruhen die Versuche auf dem bekannten Prinzip, durch Futterreaktionen als Antwort auf entsprechende Reize Aufschluß über den Erfolg des gesetzten Reizes zu erhalten. — Als Reizmittel dienten Enchyträen, die in der Beleuchtung eines durch ein Quarzprisma entworfenen Spektrums dargeboten wurden. Nur selten wurden auch andre Futtertiere verwandt, wie *Gammarus*, kleine Regenwürmer usw.

Da *Periophthalmus* auf Grund seiner Lebensweise als Räuber ein sehr kluges Tier ist, so mußten natürlich vor und während der Versuche alle störenden Einflüsse sorgfältig vermieden werden; denn waren die Tiere einmal erschreckt worden, so blieben sie längere Zeit mißtrauisch und scheu und waren für Versuche dieser Art nicht geeignet. Es ergab sich somit als erste Bedingung, daß die Versuche an dem alltäglichen Wohnort der Tiere, d. h. in dem Terrarium selbst angestellt werden mußten. Weiterhin mußten die Versuche natürlich stets so vorbereitet sein, daß während der Dauer möglichst wenig oder keine störenden Handgriffe mehr nötig waren.

Apparat und Methode.

Das das Spektrum liefernde Quarzprisma war mit den Linsen und der Lichtquelle auf einer horizontal und vertikal verstellbaren optischen Bank so aufmontiert, daß das Spektrum in seiner ganzen Länge auf dem Terrariumgrunde entworfen werden konnte. In Höhe des Terrariums stand neben diesem ein gleichhoher Tisch, auf welchem das Spektrum durch einfache Drehung der optischen Bank um die

Horizontalachse in gleicher Größe abgebildet werden konnte. Auf diese Art war es möglich, das Spektrum jederzeit genau auszumessen. Diese Messung geschah nach einer von Herrn Prof. BACK ersonnenen Methode, oft unter seiner freundlichen Mithilfe, wofür ich an dieser Stelle herzlich danke, in folgender Weise: Das Spektrum wurde auf den mit Papier bespannten Tisch geworfen. Vermittels des Quecksilberfadens eines Thermometers wurden kleinste Bereiche des Spektrums ausreflektiert und mit einem Spektroskop beobachtet. Die so ermittelten Wellenlängen hatten im Spektrum dann genau den Platz, der dem Schatten des Quecksilberfadens entsprach.

Es war nötig, während der Versuche die Geschehnisse im Bereiche des Spektrums mit möglichster Genauigkeit rasch und sicher lokalisieren zu können. Zu diesem Zwecke wurde an der Stelle des Spektrums ein Holzstab vergraben, in welchen in einer Entfernung von je 1 cm Stecknadeln eingeschlagen waren. Diese sahen aus der Erde hervor, und über jede war zur besseren Kenntlichmachung noch ein Strohhalme gesteckt, der 1—2 cm aus der Erde ragte. Durch verschiedene Länge der Strohhalme wurde dieser Maßstab leicht übersichtlich gemacht. Die Vorrichtung blieb immer, Tag und Nacht, im Terrarium. Die Tiere waren bald daran gewöhnt und ignorierten sie schließlich völlig. — Ein besonders gekennzeichnete Strohhalme wurde in die D-Linie gebracht. So konnte das in dieser Lage ausgemessene Spektrum vor jedem Versuche neu justiert werden. Mit Hilfe einer Kurve, wie sie Tabelle A zeigt, war es leicht möglich, die abgelesenen cm-Werte direkt in Wellenlängen zu übertragen (Abb. 56).

Vor jedem Versuche wurden die Tiere 1—1½ Tage nicht gefüttert. Die Versuche wurden stets nachts in einem völlig dunklen Raume ausgeführt. In das in oben beschriebener Weise entworfene Spektrum wurden die Futtertiere ganz gleichmäßig verteilt. Es erübrigt sich, anzufügen, daß die Tiere in keiner Weise weder auf das Spektrum noch auf einen besonderen Farbbereich desselben dressiert waren.

Verlauf der Versuche.

Anfänglich zeigten sich die Tiere zwar beim ersten Aufflammen des Spektrums etwas scheu. Bald aber trieb der Hunger sie dazu an, sich in den Teilen des Spektrums, der ihren Augen zugänglich war, die dargebotene Nahrung zu holen. Es ist klar, daß die unmittelbare Beobachtung ihres Verhaltens das in den beigefügten Tabellen niedergelegte Ergebnis noch viel eindrucksvoller wiedergab, als es die Tabellen tun. Wir werden darauf noch zurückzukommen haben.

Bei Betrachtung der Tabellen Abb. 57 u. 58 fällt sofort ins Auge, daß einige Bereiche des Spektrums fast völlig gemieden wurden (~ 430 bis $490 \mu\mu$ und ~ 535 — $760 \mu\mu$). Da die als Futtertiere verwendeten Enchyträen weiß sind, so fällt der störende Einfluß der Eigenfarbe aus. Das Futter nahm vielmehr in jedem Bereich des Spektrums genau dessen Farbe an, so daß im Bereich aller Wellenlängen völlig gleiche Bedingungen herrschten. Als einzige Erklärung für die Tatsache, daß in einzelnen Teilen des Spektrums nicht gefressen wurde, bleibt nur, daß diese Teile von den Tieren nicht gesehen, sondern als Dunkelheit empfunden wurden. Ihre Retina spricht auf Licht dieser Wellenlängen nicht an.

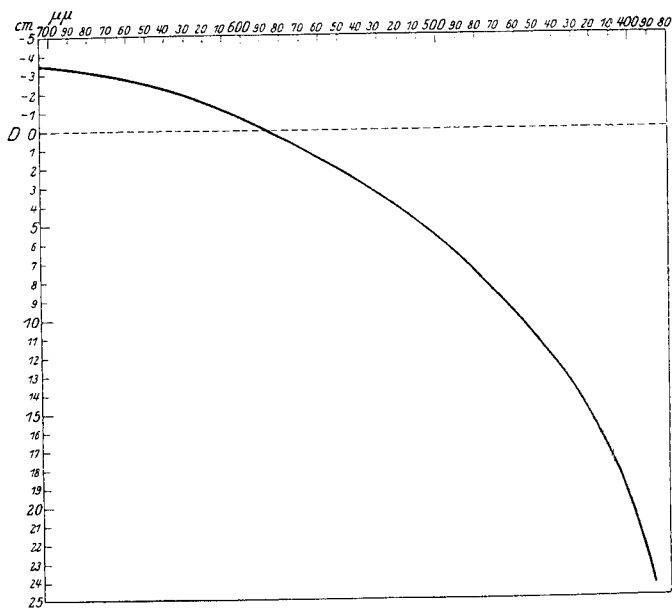


Abb. 56. Umrechnungskurve zu Versuch Abb. 58/59.

Die Versuche I—IV (Abb. 57) wurden von Versuch V und VI (Abb. 58) getrennt aufgezeichnet, weil die letzten beiden mit größerer Erfahrung angestellt, auch hinsichtlich der eingetragenen Wellenlängen die größte Genauigkeit haben. In Tabelle Abb. 58 springt das Maximum im violett und grün sofort ins Auge. In dem dazwischenliegenden Bereich (blau und indigo) wurde fast kein Futter gefunden. Dort liegt also offenbar, sowie im gelb, orange, rot und ultrarot ein Minimum der Wahrnehmungsfähigkeit. Der Sachverhalt wird noch deutlicher, wenn man das Ergebnis in Form einer Kurve darstellt, wie dies in Abb. 59 geschehen ist. Für einen *Periophthalmus* beginnt also das sichtbare Spek-

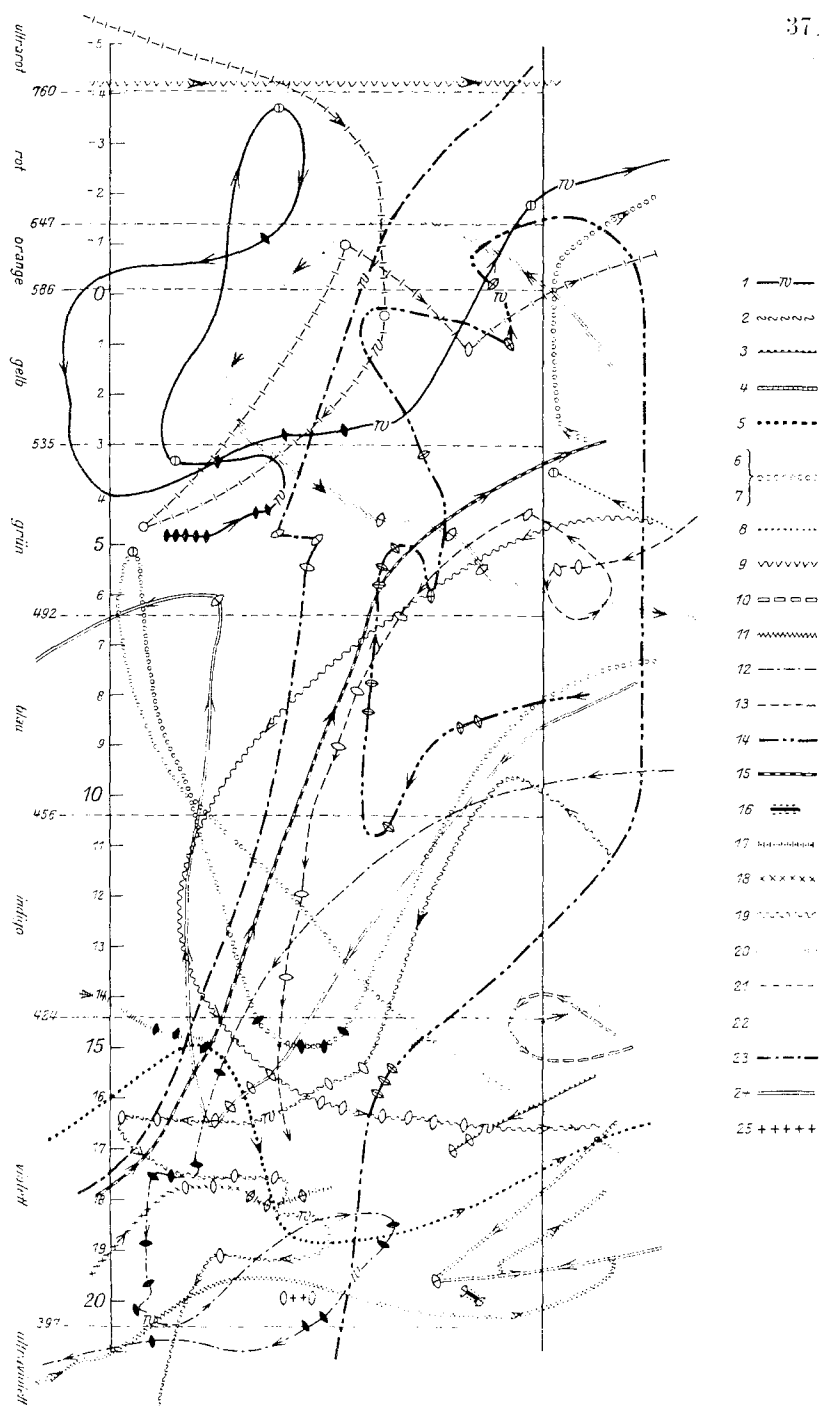


Abb. 57. Im Spektrum beobachtete Penophthalmen während des Fressens, Versuch L-IV.

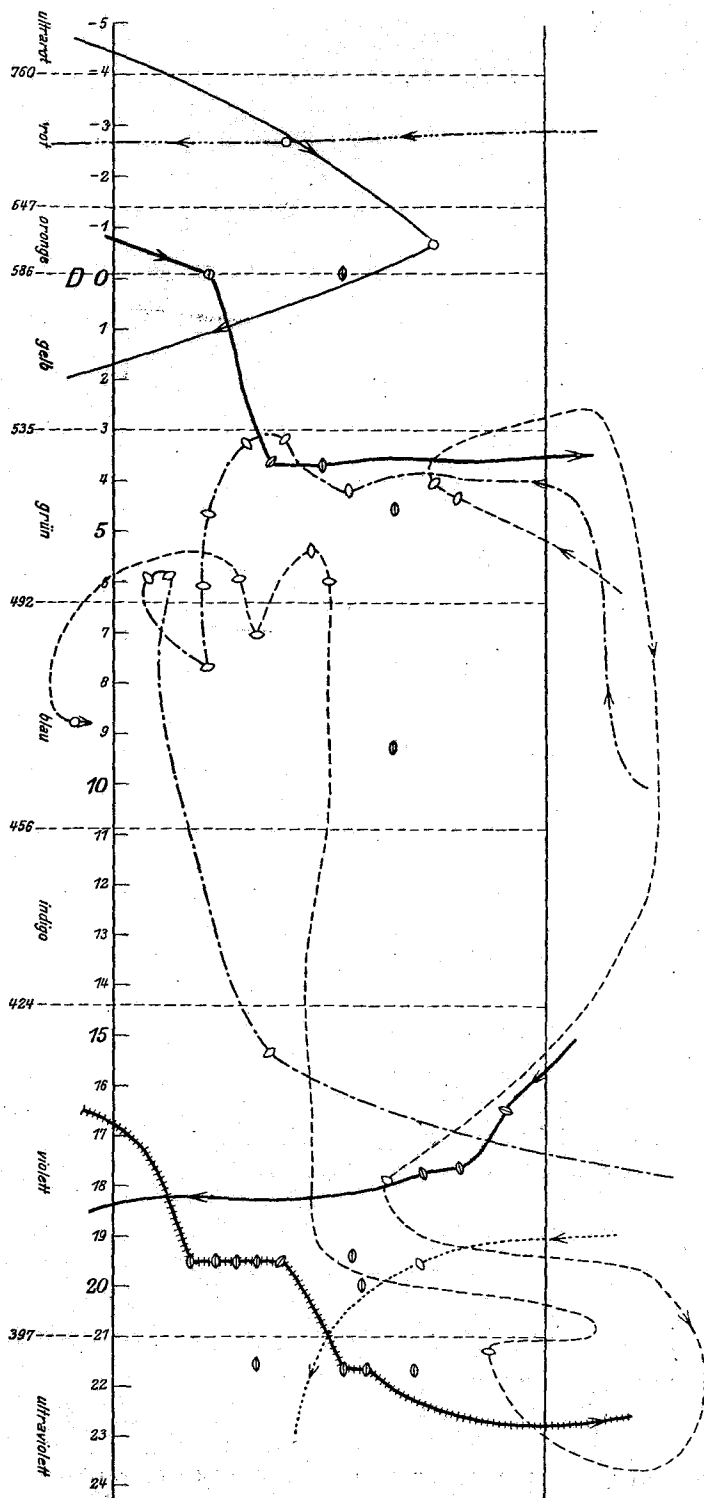


Abb. 58. Desgl. Versuch V—VI.

man erst im grün, hat in blau-indigo wieder eine Lücke, um im violett von neuem, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach sehr deutlich gesehen zu werden. Daß hin und wieder auch außerhalb dieses Bereiches gefressen wurde, sagt natürlich nichts gegen diese Feststellung. Denn außer der Gesichtswahrnehmung stehen den Tieren ja noch Geruchs- und Tastsinn zur Verfügung, mit deren Hilfe sie natürlich auch im völlig Dunklen mehr auffällig einmal ein Futtertier finden können. So konnte man sie während der Versuche auch immer wieder einmal ganz abseits im völlig dunklen Teil des Terrariums mit lautem Schmatzen eine Enchyträe verspeisen

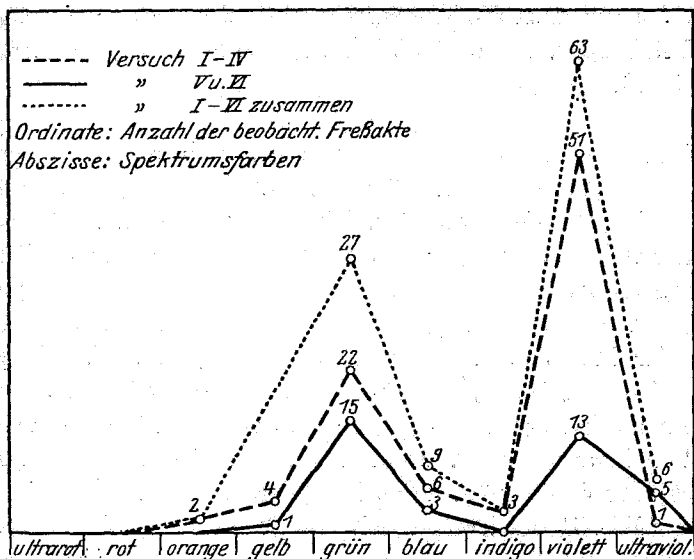


Abb. 59. Maxima der häufigsten Futteraufnahme von *Perioththalmus* im Spektrum als Auswertung der Versuche I.—VI.

hören. Vor allem ist zu bedenken, daß blau und indigo zwischen zwei sichtbaren Teilen des Spektrums liegt. So lag es besonders nahe, daß die Tiere auf dem Wege von einer Helligkeit in die andre das eine oder andre der massenhaft vorhandenen Futtertiere aufschnappten.

Es wurde schon eingangs erwähnt, daß die direkte Beobachtung des Verhaltens der Tiere noch überzeugender das erweist, was die Tabellen sagen. So war es ganz unverkennbar, wie die Tiere im Grün und Violett ihr Futter direkt erspähten und diese Stellen allmählich leer fraßen, während im Blau-Indigo und Gelb bis Rot unserm Auge gut sichtbar massenhaft Enchyträen herumkrochen, ohne von den hungrigen *Perioththalmen* beachtet zu werden.

Aber auch andre Beobachtungen zeigten den stellenweisen Ausfall der Wahrnehmung des Spektrums deutlich. Die Tiere sind nämlich ziemlich kampflustig. Dabei hat innerhalb des Terrariums jedes Tier sein Jagdgebiet, in dem es keine Fremdlinge duldet. Jeder Eindringling wird vielmehr sofort weggejagt und weggebissen. Beim Fressen auf dem engen Raum des Spektrums konnte man nun gelegentlich solche Streitigkeiten beobachten. Oft flüchtete der Angegriffene dann ins Blau oder Gelb oder Rot, wo er sich ruhig verhielt und ganz den Eindruck machte, daß er sich im Dunkeln und somit sicher fühlte. Gerade solche Beobachtungen, die alle zu schildern natürlich hier zu weit führen würde, runden das Bild über die Wahrnehmbarkeit des Spektrums erst völlig ab und füllen das, was die Tabellen sachlich mitteilen, erst mit überzeugendem Leben.

Ergebnis.

Wenn man sich nun die Frage vorlegt, wie diese Erscheinung zustande kommt, so muß man zunächst einmal bedenken, daß *Periophthalmus* eine doppelte Cornea besitzt. Man kann sich nun vorstellen, daß die innere Cornea, die unter der sogenannten Brille liegt, so gefärbt ist, daß nur Strahlen des gesehenen Bereiches des Spektrums durchgelassen, alle andern aber absorbiert werden. Mit Hilfe des Wratten-Colour Filters der Firma Wratten and Wainwright, Ltd., Croyden, England ist es möglich, sich eine Farbe zusammenzustellen, die einer solchen Anforderung etwa entsprechen würde. Es würde dann ein violetter Ton herauskommen. Die Brille von *Periophthalmus* im Tageslicht ist aber dunkelgrün. Eine Kombination des Filters Naphthol-Green I (Abb. 51 des Prospektes!) mit Blue dark (Abb. 38 daselbst) ergibt annähernd den Farbton, den man in der Brille des lebenden Periophthalmenauges sehen kann. Dieses Filter läßt dem Katalog zufolge alle Lichtarten durch, die zwischen etwa $390 \mu\mu$ und $590 \mu\mu$ liegen. Alle andern Lichter werden aufgehalten. Das Vorhandensein dieses Filters erklärt somit leicht den Ausfall des Bereiches zwischen Orange und Ultrarot. Schon sehr viel schwieriger ist es, den Ausfall des Gelb und Blau zu erklären. Nimmt man an, daß nach der Theorie von HERING die Blau-Gelb-Substanz fehlt, so müßte man dazu noch die mit dieser Theorie nicht ohne weiteres vereinbarende Voraussetzung machen, daß auf Grund dieses Mangels auch in diesem Bereich gar keine Sensationen zustande kommen. Diese Annahme würde aber in gewissem Sinne der HERINGSchen Theorie widersprechen. — Ob es eine Möglichkeit gibt, nach der HELMHOLTZschen Theorie des Farbensehens diese Erscheinung zu erklären, ist schwer zu sagen. Es müßte sich erweisen

lassen, daß bei Ausfall einer der drei Komponenten (vermutungsweise Rot) ein Farbensehen zustande käme, welches die erwähnten Ausfälle im Spektrum zur Folge hat. Dies ließe sich wohl nur mit Hilfe des LUMIÈRE-Verfahrens sicherstellen, da es sich um ein subjektives Phänomen handelt. Man müßte Spektren mit Platten photographieren, denen die Körner einer Farbe fehlen.

Vielleicht aber liegt die Sache doch viel einfacher, als man nach dem eben Gesagten annehmen kann. Die Farbe der inneren Cornea von *Periophthalmus* ist nämlich veränderlich, und zwar nach Violett hin. Es läßt sich daher denken, daß unter den angewandten Versuchsbedingungen im Dunkeln die Brille eine Mischfarbe von Violett und Grün aufweist, die durch reine Absorption den Effekt des teilweisen Ausfalls des Spektrums hervorruft. Es wäre dann vor allem auch die Bevorzugung des violetten Farbbereiches erklärt, die ja aus Tabelle Abb. 59 klar ersichtlich ist, aber noch weit deutlicher bei der direkten Beobachtung der Tiere ins Auge springt. Am Schlusse solcher Versuche waren der violette und grüne Bereich des Spektrums stets von Enchyträen völlig gereinigt, während die unserm Auge so gut zugänglichen Bereiche des Blau-Indigo und Gelb-Rot noch von diesen Tieren wimmelten.

Interessant ist, daß die Süßwasserschlammfische Javas, besonders gut *Ophiocephalus*, eine innere Cornea mit gelben Chromatophoren besitzen. Bei Expansion erscheint das Auge mit einem Gelbfilter versehen, während bei Ballung der Chromatophoren die innere Cornea fast weiß erscheint.

In dieser Mitteilung über das Farbensehen läßt sich vorerst nur sagen, daß *Periophthalmus* innerhalb gewisser Spektrumsbereiche nichts sieht (etwa 430—490 $\mu\mu$ Blau-Indigo, etwa 535—760 $\mu\mu$ Gelb-Rot). Die Entscheidung, wie dies zu erklären ist, werden erst eigens darauf angeordnete Versuche sicherstellen können.

Herrn Prof. W. GERLACH danke ich herzlich für seine wertvollen Ratschläge und die Überlassung des Apparates für diese Versuche.

Wie wir sehen, können *Periophthalmus argentilineatus* und *dipus* im Violetten am besten sehen, sie empfinden Rot als Dunkel. Nur eine Varietät von Pagandaran (Südküste Javas) aus dem Süßwasser sieht auch in Rot-Gelb ganz gut, wie das die beiden Kurven zeigen. Allerdings standen mir hier nur wenige Tiere zur Verfügung. Das Maximum liegt aber auch hier im Violetten. Die Erklärung dieses Verhältnisses ist leicht. Die erste Gruppe hat eine grün-blau-violette Blende in der hinteren Cornea, sieht daher Rot als Grün, die andre Gruppe hat dagegen eine mehr gelbliche Blende oder keine. Es ergibt sich überhaupt bei tro-

pischen Ufertieren die eigenartige Tatsache, daß Uferfische des Meeres ein Blaufilter, die des Süßwassers ein Gelbfilter besitzen. Beide Filter sind Chromatophorenapparate in der Innencornea und können in der Intensität der Blenden außerordentlich wechseln, wie das schon für *Ophiocephalus* erwähnt wurde.

Der Einfluß der Dunkeladaption muß bei den Versuchen als belanglos beiseite gelassen werden, da die Tiere sich sehr schnell von Dunkel auf Hell adaptieren und die Versuche stundenlang dauerten.

Beim Menschen ist nun die Unterschiedsempfindlichkeit gegen Farbtöne des Spektrums in zwei Maxima ausgeprägt: im Gelb $580 \mu\mu$ und im Blaugrün $490 \mu\mu$, die auch wir bei unsern Beobachtungen deutlich wahrnehmen konnten. Wir hätten also die Enchyträen am leichtesten in diesem Bereich des Spektrums gefunden. Interessant ist nun das Verhalten der Periophthalmen mit den wasserlebenden Fischen zu vergleichen. Leider sind diese Versuche nur bei Süßwasserfischen gemacht worden. Nach den Angaben von v. FRISCH und KÜHN sehen die Ellritzen die Wellen von ungefähr $800 \mu\mu$ (Gelb), $485 \mu\mu$ (Blaugrün) und $430 \mu\mu$ (Violett). Im Dämmerungssehen ist Farbenblindheit nachgewiesen worden. Bei *Periophthalmus* dagegen haben wir zwei Maxima bei $412,5 \mu\mu$ (Grün) und $310 \mu\mu$ (Violett). Das Spektrum ist außerdem nach der violetten Seite hin verschoben. Es ist so eine gewisse Ähnlichkeit mit Insekten (Bienen) vorhanden.

Für die Fische gibt es nun schon eine Reihe von Angaben, die darauf schließen lassen, daß nur die Zapfen farbenempfindlich sind. Bei den Dämmerungs-Knochenfischen überwiegen die kleinen schlanken Stäbchen in großer Zahl über die spärlichen Zapfen. Bei echten Tiefseefischen sind nur Stäbchen vorhanden. Bei manchen Fischen ist beim Übergang vom farbentüchtigen Tagesssehen zum farbblinden Dämmerungssehen ein Stellenwechsel der Sinneszellendigungen zu beobachten, wobei durch Stäbchenkontraktion und Zapfenstreckung den Stäbchen die Stelle in der Bildebene des Auges eingeräumt wird, welche von den Zapfen im Hellen innegehabt wurde.

7) Stäbchen-Zapfenverteilung bei den Landteleosteern.

Bei den Periophthalmen, weniger scharf bei den Boleophthalmen und noch weniger bei den Gobiiden, ist es nun zu einer regionalen Verteilung der Stäbchen und Zapfen gekommen. Die Retina bei Periophthalmen ist in drei Zonen eingeteilt. Die ventrale Calotte hat nur Zapfen. Das ist die Partie des Auges, die hauptsächlich zum Fixieren von den am Boden befindlichen weit entfernten Objekten dient, die also farbig sieht.

Die Zone, die durch die Mediane des Auges, also auch den Opticuseintritt begrenzt wird, zeigt Stäbchen und Zapfen gemischt. Die dorsale Calotte dagegen weist nur sehr lange schmale Stäbchen in außerordentlich großer Zahl auf. Die Zonenverteilung macht sich auch in der Dicke der Retina und der Nervenversorgung bemerkbar. Die dorsale Zapfenzone ist relativ dünn mit wenig Nerven in der Faserschicht. Die mittlere Schicht wird dicker, während das Maximum an Dicke in der ventralen Zone erreicht wird. Hier ist auch die Nervenversorgung am stärksten. Die Bündel liegen in dicken Strängen der Retina auf.

Bei *Periophthalmus* ist also die Möglichkeit gegeben zum Entscheiden, ob tatsächlich die Zapfen nur Farben sehen und die Stäbchen nur Dämmerungssehen haben. Man braucht nur die entsprechende Stelle der Retina zu exstirpieren, was relativ leicht bei genügend großem lebenden Material durchzuführen ist.

Bei *Periophthalmus koeleuteri* sollen nach FRANZ (1910/1913) und HILDEGARD KARSTEN (1923) die Zapfen die Stäbchen an Zahl übertreffen. Von einer regionalen Verteilung berichten sie nichts. Allerdings handelt es sich hier um nicht für feinere Verhältnisse konservierte Tiere. Ich möchte annehmen, daß *P. koeleuteri* dieselbe Verteilung von Stäbchen und Zapfen zeigt, wie die übrigen Periophthalmen. Auch bei *Salarias* liegen ganz ähnliche Verhältnisse vor.

Interessant ist noch die regelmäßige Lagerung der Stäbchen und Zapfen sowohl zusammen als auch getrennt. Wie schon BEER bei *Blennius ocellaris*, KARSTEN bei *Periophthalmus koeleuteri* und *Salarias enosimae* angibt, liegen diese Elemente bei guter Konservierung in Reihen symmetrisch angeordnet, so daß man Bilder wie beim Querschnitt eines Facettenauges bekommt (Gobiiden, Boleo-, Periophthalmen, Blenjiiden und Salariaiden).

IV. Das Problem der Vererbung induzierter Eigenschaften und die consecutive Adaption.

A. Der Artbegriff.

Bei allen unsern vorhergehenden Betrachtungen über Form und Artbildung drängt sich uns immer wieder das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften auf, das neuerdings namentlich von den Genetikern abgelehnt wird. Dabei ist die Vererbung erworbener Eigenschaften, wenn man dem Problem die richtige Definition gibt, ein logisches Postulat. Nun ist allerdings eine klare Definition heute sehr erschwert, nachdem der Grundbegriff der Art schwankend geworden ist. Alle neueren Autoren, die sich mit der Definition der Art befaßt haben,

wie PLATE, HESSE, REMANE, ROBSON, STRESEMANN, KLEINSCHMIDT, WOLTERECK, MOGK u. a., gehen davon aus, daß ein Artbegriff fehlt und neu geschaffen werden muß.

Eine feste Umgrenzung einer Art kann es nun niemals geben, weil jedes Individuum nur aus seinem Individualcyclus heraus charakterisiert werden kann, dieser ist aber phasenhaft und nie ganz stationär. Nur bei den wirklich zellkonstanten Tieren kann eine Art in der Reifephase so erfaßt werden, daß man dem Ideal einer Formanalyse, die MOGK als Arbeitsprogramm aufstellt, näherkommt. Vorläufig aber kann die Art nie ein erkenntnistheoretischer Begriff werden, weil alle logischen Postulate einer festen Definition fehlen. So bleibt der Begriff ein didaktisches Hilfsmittel, um sich in der Formfülle zurechtzufinden. Der Begriff »Art« wird um so eindeutiger, je mehr zeitlich feste morphologische Merkmale ein Tier in der Reifeperiode aufweist. Unser Ziel muß aber sein, morphologisch und physiologisch durch Formanalyse den Individualcyclus aller, auch der labilen Tiere zu erfassen. Das wird aber um so schwieriger, je größer die Variation der betreffenden Art ist, so daß uns vorläufig die Aufstellung von Formenkreisen ein Behelfsmittel sein muß. Was dem älteren Systematiker als Artbegriff vorschwebt, ist heute in der Botanik Sectio, in der Ornithologie Formenkreis (KLEINSCHMIDT) oder Rassenkreis (RENSCH). Auch die Definition von REMANE, »Art ist eine natürliche kontinuierliche Fortpflanzungsgemeinschaft«, kann, weil zu allgemein, nicht als allgemeingültig und treffend anerkannt werden.

Wie REMANE mit Recht sagt, ist die Rasse noch schwerer zu definieren als die Art.

Phänotypus und Genotypus sind bei der Definition einer Art scharf zu trennen. Nur auf genotypischen Unterschieden dürfen die Unterkategorien der Art beruhen. Die Grundeinheit unter den genotypischen Differenzen einer Art ist der Biotypus (JOHANNSEN) = alle genotypisch gleichen (isogenen) Individuen. Bei allen Arten sind nun viele Biotypen festzustellen, auch bei den wilden Formen. Die Analyse ist schwierig, weil oft Bastarde vorkommen, zuweilen aber auch möglich, wie das die geographische Rasse von *Lymantria dispar* (GOLDSCHMIDT) oder die Untersuchungen bei Moosen (WETTSTEIN) usw. ergeben hat.

Der Biotypus ist zweifellos als die sicherste Unterkategorie einer Art anzusehen, aber er ist eine zu kleine Einheit für den Systematiker. Die höhere ist die Idiovarietät = eine Zusammenfassung von zahlreichen Biotypen zu einer Einheit. Aber die Schwierigkeit ist hier wieder, wie man den Biotypus klar erfassen soll.

Folgende Möglichkeiten ergeben sich nach REMANE:

1. Gliederung nach dem morphologischen Prinzip. Das ist undurchführbar, weil wir eine willkürliche Grenzsetzung haben.

2. Nach dem cytologischen Prinzip. Dieses wird von den Vererbungsforschern angewandt, um die Mutation in ein System zu bringen (WINKLER, RENNER). Es basiert auf Plastiden oder Chromosomen (Multipla des Genoms als Gesamtheit oder einzelne oder Fehlen einzelner Chromosomen) oder Verschiedenheit der Gene. Zu letzteren gehören die Mutationen. — Auch dieses Prinzip ist so gut wie undurchführbar.

3. Nach dem biologisch-ökologischen Prinzip. Wir kommen so zu der geographischen Rasse, dem Ökotypus oder zur Aberration.

Ein wesentliches Einteilungsprinzip muß gemäß 3 die Verteilung der einzelnen Merkmale in Wohngebiete der Art sein.

Da kommen wir zu:

1. Merkmalen, deren prozentuale Häufigkeit in den einzelnen Wohngebieten nur geringe Schwankungen aufweist: homotope Merkmale (= PLATE, Singularvariationen).

2. Merkmalen, deren prozentuale Häufigkeit in den einzelnen Gebieten so stark schwankt, daß das Merkmal in einem Gebiet an nahezu 100% der Individuen eines oder beider Geschlechter vorhanden ist, in einem andern Gebiet aber vollkommen fehlt: heterotope Merkmale.

In wiefern Zwischenstufen zahlenmäßig viel geringer sind als die Endglieder, das ist statistisch klar festzustellen. Folgende brauchbare Einteilung ergibt sich so nach REMANE:

A. Heterotope Kategorie: 1. Geotypus (= geographische Rasse; 2. Ökotypus (= ökologische Rasse), schwer abzugrenzen!

B. Homotope Kategorie: 1. Exotypus (= Aberration, Singularvariation = Großmutation); 2. Endotypus (= individuelle Varianten).

Beispiel: Reh: Albino, Exotypus; verschiedene braune erbliche Arten des Rehs = Endotypus.

Die HÄCKERSchen Geschlechtsrassen müssen außerdem noch hinzukommen.

Bei unsern noch recht wenig zureichenden Untersuchungen über die Artbildung bei werdenden Landtieren ist nun schon ein Tatsachenmaterial zusammengekommen, das als Beweis für eine heute noch mögliche Umwandlung von Wasserarten in Landarten bei verschiedenen Tierstämmen angesehen werden kann. Sogar die als sehr stabil geltenden Teleosteer sind wieder in zwei Familien, den Blenniiden und den Gobiiden labil geworden. Allerdings sind alle marinen Ausgangsformen für die beobachteten jungen Landformen, soweit ich mich

aus der Paläontologie bisher informieren konnte, sehr jung, (sie stammen meist aus dem Eocän und Miocän), aber wir haben doch schon wohlgefügte, fest abgegrenzte Arten in konstanten Individualcyclen. Anders bei unsern ganz jungen recenten Landeinsiedlern und besonders den Boleophthalmen, Periophthalmen und Salariaiden. Hier gibt es einstweilen noch keine abgegrenzten Arten, alle gehen ineinander über, es gibt nur Formenkreise, die in einzelne Lokalvariationen aufzulösen sind.

Besonders klar ist das für *Periophthalmus argentilineatus* nachzuweisen. Jeder Standort, oft ein kleiner Tümpel, zeigt eine andre wohl zu definierende Varietät, wie das EGGERT in seinen systematischen Bearbeitungen einwandfrei dargetan hat. Wenn LYELL recht hat, daß die Größe des Vererbungsgebietes vom Alter der Art abhängt, so haben wir hier ein schönes Beispiel für sehr junge Varietäten einer Art, die nahezu schon Artcharakter haben. Auch die LAMARCKsche Isolation ist hier gegeben, denn die Periophthalmen sind auf die Nähe von Wassereservoirn angewiesen. Gehen sie nun in Süßwassersümpfe über, so sind sie an diese gebunden und können sich auch mit benachbarten Formenkreisen nicht fortpflanzen, da jede größere Landbrücke ein Hindernis für diese feuchthäutigen Tiere ist.

Die Descendenztheoretiker würden nun hier ein schönes Be-weismaterial für die Inkonstanz der Art bedingt durch Anpassung konstruieren. So einfach aber liegen die Vorgänge nicht. DARWIN wie auch LAMARCK verquicken Anpassung als Grundeigenschaft der Tiere und Phylogenese miteinander, erstere soll die Folge der letzteren sein. Nun hat PARR in einer logisch sehr klaren Broschüre kürzlich darzulegen versucht, was eigentlich Adaptionsgenese ist und daß die Phylogenese etwas durchaus Selbständiges sei. Die Phylogenese soll allerdings in ihrem Verlauf die Adaptionsgenese beherrschen können, letztere soll aber ganz selbständig sein. PARR hat nun ein rechtes Gefühl gehabt, wenn er sagt, daß das DARWINSche Selektionsprinzip als ein negatives die Phylogenese nicht zu erklären vermag. Er vermag nur die nicht lebensfähigen Linien von den Lebensfähigen abzutrennen.

Sehr treffend sagt GOEBEL (1924): »Die Selektionstheorie weist eine solche durch innere Ursachen in bestimmter Richtung erfolgende Gestaltung ab. Aber sie ist weder zureichend, die ‚Entstehung der Arten‘ noch die Vielfältigkeit der Anpassungen uns verständlich zu machen; eben weil sie der Morphologie den ‚logos‘ nimmt und sie in ein Gemenge an sich richtungsloser Variationen auflösen will.

Wenn neuerdings die Selektionstheorie durch den Nachweis zu stützen versucht wird, daß Mutationen häufiger vorkommen, als man früher annahm, so beweist das natürlich für diese Theorie nicht das Mindeste. «

Auch der Begriff »Kampf ums Dasein«, der anthropomorphistischen Ursprunges ist, kann uns nicht allein weiterführen.

Kampf ums Dasein ist nach GOEBEL (1900) eine reine Nützlichkeitslehre, die die Natur schaffen läßt wie einen Handwerker, der nur das herstellt, was unmittelbar gebraucht wird. »Sie verhält sich aber wie ein Künstler, der sich vom nur Nützlichen nicht beschränken läßt. Dem entspricht, daß es sich bei der Mannigfaltigkeit der »Anpassungen« vielfach gar nicht um solche handelt, sondern um die Ausnutzung von Reizbarkeiten und von Strukturen, die nicht mit Bezug auf diese Ausnutzung zustande gekommen sind.«

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

Den Lamarckismus lehnt PARR in seiner erwähnten Schrift als mit der Vererbungslehre nicht in Übereinstimmung ebenfalls ab.

Die Phylogenese ist nun nach PARR eine Grundeigenschaft des Organismus. Die Stammeslinien bewegen sich, durch ihre selbständige Phylogenese gerichtet, durch angepaßte Umgebungen hindurch. PARR hat sich dadurch die durch klare Definition der Adaptionsgenese angebahnten Wege zu einer neuzeitlich orientierten Stammesgeschichte selbst verlegt, indem er die Phylogenese vitalistisch faßt und so der Nomothese entzieht. Dagegen sagt PARR bezüglich der Adaption mit Recht: »Umgebung und Anpassung sind eine Korrelation, nicht eine Relation... Die Tiere haben zunächst eine aktive Wahlfähigkeit ihres Umweltmediums... Ihre neue Adaption an das Wahlmedium wird dann durch Umwelt und konforme Abänderung bestimmter Organe, die jede Generation vom Individuum immer neu erwerben muß, bestimmt.«

Die Anpassungsverhältnisse der unter gegebenen Umständen erbunfähigen Stammeslinien werden durch die Auslese der Umgebungen

erklärt in der Weise, daß die Stammeslinien sich durch angepaßte Umgebungen hindurch bewegen. Die bestimmten Anpassungsverhältnisse sind am natürlichsten durch aktive Wahlfähigkeit der einzelnen Organismen zu erklären, nicht durch irgendwelche Anpassungsänderungen der Phylogenese.

B. Vererbung induzierter Eigenschaften.

Immer wieder zeigen nun die unvoreingenommenen Beobachtungen, daß Eigenschaften neu erworben werden und schließlich sich auch als erblich erweisen können. Auch DARWIN nimmt ja an, daß teilweise die Variation durch Umweltsursachen gegeben ist. Die heutige Vererbungslehre, die Gefahr läuft, im Morganismus zu erstarren, kann natürlich keine Antwort auf die Frage geben, wie erworbene Eigenschaften vererbt oder ob sie überhaupt vererbt werden können. Sie analysiert feste Merkmale bei relativ stabilen Tieren, Insekten, Säugern usw. Der Grenzfall des Mendelismus ist so zu einem Gebäude von allgemeiner Gültigkeit geworden. Die Analyse der Formbildung aber, das Grundproblem der Biologie, kann nur durch die Erfassung von Tieren gefördert werden, die heute noch gewissermaßen ihre Formen ändern. Dazu gehört aber in erster Linie das Studium der Ökologie der betreffenden Tiere im weiteren Sinne. ROBSON sagt: »It will be clear, I think, that we are very ignorant of the nature of the environment complex in which most species live and of the differences and similarities between their environments«.

Eine Grundeigenschaft der lebenden Zelle und damit der mehrzelligen Tiere ist nun die Plastizität, d. h. die Zellen und damit die Tiere sind Reaktionen der Umwelt um so mehr zugänglich, je weniger differenziert sie sind. Die am wenigsten differenzierte Zelle ist aber immer im Organismus die Keimzelle. Sie hat den vollen Erbbestand. Wenn wir also nachweisen können, daß die Keimzelle direkt oder indirekt über das Soma beeinflußt werden kann, so ist das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften gelöst. Nur ist diese letzte Fassung zu sehr mit Kontroversen belastet und entspricht auch nicht der logischen Forderung einer klaren Definition.

Auch R. HERTWIG sagt 1927, daß der Ausdruck »Vererbung erworbener Eigenschaften« zu Mißdeutungen Veranlassung gegeben hat. »Denn im weiteren Sinne könnte man jede Mutante als eine erworbene Eigenschaft bezeichnen, da sie ja auch einmal neu aufgetreten ist. Und doch ist der Unterschied ein ganz gewaltiger. Mutanten beruhen auf Veränderung in der Vererbungssubstanz der Geschlechtszellen und gelangen erst sekundär am Körper zum Ausdruck; erworbene Eigenschaften

in dem Sinne, in dem der Ausdruck in der Vererbungslehre angewandt wird, sind Veränderungen, die primär und unmittelbar am Körper entstehen.«

Nun darf man aber doch trotz der Keimbahn Keimzellen und Körperzellen nicht als getrennte Einheiten hinstellen. Alle gehen aus der befruchteten Eizelle hervor, und mehr oder weniger lange sind während der Furchung alle Zellen noch mit dem vollen Genom ausgestattet. Wird etwas Erworbenes erblich, so könnte es natürlich bei geschlechtlichen Fortpflanzungen nur durch die Keimzellen erfolgen. Wie das geschieht, das muß eben eine sorgfältige Analyse ergeben.

Wir sollten nun nicht von erworbenen Eigenschaften sprechen, sondern von induzierten, wie das auch ROBSON tut. Fassen wir das Problem so, dann kommen wir auch los von der »doctrine of Mutation«, wie ROBSON sagt. GOLDSCHMIDT sagt noch in seiner Einführung in die Vererbungslehre 1928, daß in der MENDELSchen Evolutionstheorie kein Platz für die Erwerbung erworbener Eigenschaften, ja, daß sie im Rahmen der Genotypenlehre eine logische Unmöglichkeit ist.

Sehr vielversprechend für die weitere Analyse der Frage nach der Vererbung der induzierten Eigenschaften sind die Versuche von SCHMALFUSS.

SCHMALFUSS, dessen Verdienste, die entwicklungschemischen Methoden bei den Vererbungsexperimenten anzuwenden, sehr anzuerkennen sind, sagt mit Recht: »Die Vererbung ist letzten Endes durch Erbstoffe bedingt (wahrscheinlich autokatalysatorische), d. h. ein Stoff, der eine Reaktion, in der er selbst entsteht und die an sich schon mit einer gewissen Geschwindigkeit verläuft, beschleunigt oder verlangsamt«. Diese Stoffe müssen aber immer neu gebildet werden, also aus der Nahrung kommen. Diese Stoffe mit chemisch reaktionstüchtigen Molekülteilchen bilden »stoffliche Träger der wahrnehmbaren Eigenschaften oder Erbeinheiten«. Sie sind ein funktioneller Begriff. Es werden nicht Eigenschaften vererbt, sondern Stoffe, und zwar Erbstoffe, nicht etwa die stofflichen Träger der wahrnehmbaren Eigenschaften unmittelbar. Die stofflichen Träger der Eigenschaften entstehen erst sekundär durch das Zusammentreffen von Erbstoffen und der Außenwelt der Erbstoffe. So kommt auch SCHMALFUSS zu dem richtigen Schluß, »daß die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften falsch gestellt ist und in sich unlogisch ist«.

Nach ihm müßte die Frage etwa lauten: »Werden die stofflichen Träger ‚erworbener Eigenschaften‘ auch in den Nachkommen gebildet, obwohl die Nachkommen dem ursprünglich ändernden Einfluß entzogen

sind?« Oder »Werden die stofflichen Träger ‚verlorener Eigenschaften‘ auch in den Nachkommen nicht gebildet, obwohl die Nachkommen dem ursprünglich andauernden Einfluß entzogen sind?«

Nun wissen wir aber heute, daß nach der Untersuchung von MULLER (1927) durch Röntgenstrahlen erbliche Defektmutationen neben vielen Kleinmutationen bei *Drosophila* hervorgerufen werden können, daß wir also direkt die Reaktionsnorm im Keimplasma stören und in eine andre Bahn bringen können. Das ist aber doch die Vererbung einer induzierten Eigenschaft und das ist nicht verschieden von der Induktion, die auch sonst von der Außenwelt kommen kann. Gerade extreme Strahlenwirkungen auch des natürlichen Lichtes spielen sicher eine große Rolle. Diese Wirkung ist zweifellos vorhanden, wenn etwa ein Wassertier zum Landleben übergeht. Die experimentelle Mutation ist ein extremer Fall. Wirkt der Reiz etwa von Ultraviolettstrahlungen dauernd und ganz allmählich, so bekommen wir dauernd kleine Mutanten, ähnlich wie sie BAUR in seiner Zucht von *Antirrhinum* beobachtet hat. Die Reaktionsnorm wird dabei nicht gestört, sondern dauernd durch ganz kleine Induktionen der Umwelt verschoben, so daß schließlich eine neue erbliche Anpassung resultiert.

G. C. ROBSON sagt in seinem Buch »The Species Problem« mit Recht: »From a consideration of some of the more important data, I have been led to believe that it is to the chemical and physical factors of the environment acting directly on the germ-cells that we are best entitled to look for external causes of heritable variation.«

»It is likely that, if an animal undergoes a change of habit and structure its physiological processes will undergo a corresponding change, and it may be ultimately shown that special secretions, which have been thus altered or engendered, reach and modify the reproductive cells. But of this course of events and the appropriate physiological mechanism we require more satisfactory proof than is available at present.«

JENNINGS sagt: »The question will be asked: If nature by the method of recombination and selective elimination produces the same results as would be given by the inheritance of acquired characters, why is not that "just as good"? Does it not amount to the same thing?«

Auch R. HERTWIG tritt erfreulicherweise für das Problem der individuellen Eigenschaften ein, wenn er das Gesagte in einer allgemeinen Formel zusammenfaßt und sagt: »Unter dem Einfluß der Funktion entstehen im Organismus Wachstumsverschiebungen und Strukturveränderungen. Wenn die Funktion andauert, so werden die Verände-

rungen im Organismus so fest verankert, daß sie schließlich erblich werden.« —

»Ich weiß, daß in unserer Zeit, in der mit voller Berechtigung das Bedürfnis nach exakter Beweisführung in der Biologie im Vordergrund steht, Erwägungen, wie sie hier angestellt worden sind, im allgemeinen auf kein günstiges Entgegenkommen rechnen können. Um so mehr halte ich es für notwendig, für sie einzutreten, wie es auch neuerdings mein Bruder und DÜRKEN getan haben.«

Wir sehen, daß Biologen mit weiter Forschungsbasis das Problem der induzierten Eigenschaften anerkennen und an ihnen arbeiten, daß dagegen Spezialisten, zu denen auch manche Genetiker gehören, es als doktrinär ablehnen.

C. Consecutive Adaption.

Wie verhalten sich nun bei diesen theoretischen Annahmen die Tiere in der Wirklichkeit? In den tropischen Mangrovesümpfen haben wir eine Umwelt, die ständig, sogar jährlich so beträchtlich sich verschiebt, daß ihre Tierwelt darauf reagieren muß, aber nicht durch »aktives Wahlvermögen«, sondern durch Zwang. Die wichtigste Grundeigenschaft eines Tieres ist das Beharrungsvermögen, welches das Tier veranlaßt, selbst ungünstige Lebenslagen zu überdauern. Die Heimatumwelt läßt das Tier beharren.

Die Mangrovegrenze mit dazugehöriger Küstenzone ist nun weiterhin ein idealer Lebensraum für Tiere. Die Temperatur ist konstant etwa ständig 25—30° C, die relative Feuchtigkeit ist sehr hoch und konstant, oft 100%. Der Salzgehalt der Uferzone nimmt allmählich ab. Dabei ist ständig Nahrung in Überfluß vorhanden. Feinde gibt es für die sich massenhaft vermehrenden Tiere kaum. Der DARWINSche Kampf ums Dasein ist nicht vorhanden. Die DARWINSche Selektion wirkt aber negativ kaum fördernd. Auch der Funktionslamarckismus ist hier nicht heranzuziehen, denn die in der Reifephase des Individualcyclus erworbenen Eigenschaften sind nicht erblich (siehe GOEBEL, S. 32).

Nun haben wir aber gesehen, daß Tiere aus allen Stämmen sich abzuändern vermögen, ja, daß der weitgehendste Grad der Phylogenese, der Übergang von See- zu Landtieren, weit fortgeschritten, zum Teil voll erreicht ist.

Wir haben hier ein großes stammesgeschichtliches Naturexperiment vor uns, das nur auf Grund allgemein-biologischer Forschungsmethoden dem Verständnis näher gebracht werden kann. Was wir nun beobachten,

ist zunächst eine consecutive und korrelative Adaption. Für die Veränderungen der Umwelt sind die Verschiebungen der Küste ins Meer hinein, die Hebungen und Senkungen der Küste maßgebend. An der Nordküste Javas oder der Nordostküste Sumatras wird ständig neues Schwemmland von den tropischen Flüssen, besonders in der Regenzeit, angeschwemmt. Dadurch wird die Optimalzone für die Seetiere ins Meer hineinverschoben. Folgen nun die Tiere den Verschiebungen, so können sie ohne organische Adaption alle geologischen Zeitalter überdauern, wie das bei *Lingula* der Fall ist. Die consecutive Adaption besteht hier darin, daß die frisch geschlüpfte Larve den günstigsten Ort für ihre gewohnte Umwelt zur Metamorphose sucht. Die alten Tiere können nur noch wenig infolge ihrer halb sessilen Lebensweise wandern. Für die Mollusken und sessilen Crustaceen kann das Gleiche gesagt werden.

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

HAECKER sagt im Hinblick auf diese Plastizität der Jugendstadien: »Versuchen wir nun alles zusammenzufassen, was die Beobachtungen am jugendlichen Tiere und die zum Vergleich herangezogenen Beispiele aus der Physiologie lehren, so fällt natürlich zuerst ein gewisser Gegensatz auf, welchen der jugendliche Zustand gegenüber dem erwachsenen zeigt. Der jugendliche Organismus ist noch plastisch, er vermag unter der Wirkung äußerer Anstöße, die ihn während seiner Entwicklung treffen, Eigenschaften anzunehmen, die im normalen Entwicklungsverlauf der Species nicht zutage treten, der fertige Organismus ist fester gefügt, es tritt stärker als beim jugendlichen Organismus die Fähigkeit hervor, auf ungewöhnliche Reize hin die eigenen Leistungen in zweckmäßiger Weise umzustellen, er kann sogar, wie der Frühgesang der Vögel zeigt, normale Einflüsse der Umwelt von sehr geringer Inten-

sität, die bei den meisten andern Organismen ohne erkennbare Wirkung bleiben, im Verlaufe der Stammesgeschichte in seinen Dienst stellen und dem Bedingungskomplex des täglichen Lebensablaufes eingliedern. Wir können auch sagen: der junge Organismus ist vergleichbar mit einem kunstvollen Bauwerk, das noch nicht vollendet ist. Der Grundplan ist vorhanden, und von ihm kann nicht mehr abgewichen werden ohne Schädigung des Ganzen, aber im einzelnen kann, vielleicht unter dem Zwang der äußeren Verhältnisse, noch mancherlei weggelassen oder hinzugefügt werden, so daß das äußere Bild schließlich doch stark verändert ist. Dagegen gleicht der fertige Organismus einer starken Burg, im Untergrund fest verankert, mit Wachttürmen und Fenstern auf den gefährdeten Seiten und in steter Bereitschaft, sich in zweckdienlicher Weise zur Wehr zu setzen. «

Wir haben eingangs gesehen, daß Gene phasenhaft korrelativ realisiert werden und daß die Korrelation experimentell gebrochen werden kann. Nehmen wir nun z. B. einen jungen Gobiiden oder einen jungen Einsiedlerkrebs, die beide schon Flachwasser- oder Schlammtiere sind. Werden diese gezwungen, in feuchter Luft zu existieren, so werden diejenigen Gene jetzt gehemmt, die die Weiterentwicklung der Wasserexistenz bedingen, dafür werden aber diejenigen Genkorrelationen geschaffen, die Feuchtluftatmung zunächst gewährleisten. Die Genkorrelation für Wasseratmung bedingt die Entstehung der Kiemen, daneben auch die der Hautatmung. Erstere werden zurückgedrängt, letztere bevorzugt, so daß jetzt die Kiemenhöhlen Hautrespirationssäcke werden und auch die ganze Haut zur Respiration im verstärkten Maße befähigt wird. Sie sind weiterhin gezwungen, ihre Eier in den für Wasserbrut ungünstigen Bedingungen zunächst nicht abzulegen. So entwickeln sie sich im Ovar, müssen dann aber wieder in das Wasser gebracht werden, weil kein Tier sich im Trocknen zu entwickeln vermag. Ist die neue Genkorrelation für Luftatmung jetzt fest geworden, so tritt bei den Jungtieren zu einem gewissen Zeitpunkt die Umwandlung von Wasser- in Landform ein. Sie metamorphosieren und machen nun selbständig das durch, wozu sie zunächst durch die Umwelt gezwungen werden. Diese Metamorphose haben wir heute noch bei allen Wirbeltieren.

D. Experimentelle Beeinflussung von Wasser- oder extrem feuchthäutigen Tieren in der Richtung der Landanpassung.

Nun wissen wir heute bei den Wirbeltieren wenigstens etwas über die Realisation der Landgenkorrelation. Sie unterstehen dem incretorischen System. Die Schilddrüse ist das Harmozonorgan, das die Meta-

morphose bei den Wirbeltieren bedingt. So lehren es uns die Versuche an den Amphibien. Auch beim Aal wird nach SKLOWER (1928) die Metamorphose durch die Schilddrüse, ähnlich wie bei Amphibien, bedingt. Leider wissen wir bei den Wirbellosen über die Ursachen der Metamorphose noch nichts.

Wie verhält sich nun die Schilddrüse bei den Fels-, Schlamm- und Landfischen im Vergleich mit ihren Ausgangsformen und ihren Wasser-

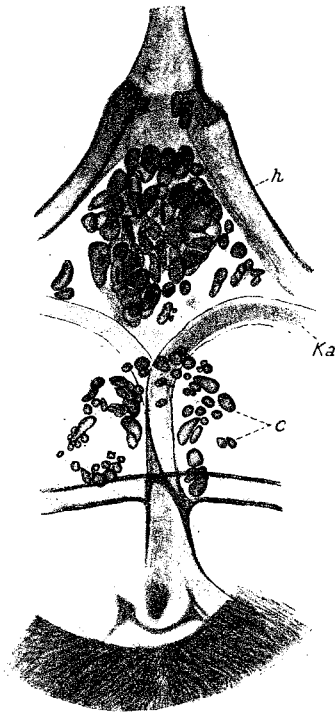


Abb. 60. Kompakte Schilddrüse von *Salaria* im Zungenbogen *h*; *c* Kolloidbläschen; *ka* Kiembogenarteria. Oc. 4, Obj. 1. Auf $\frac{2}{3}$ verkl.

larven? Die Wassergobiiden wie auch die Bleniiden haben eine typische Wasserschilddrüse mit großen verstreuten Follikeln und dünnflüssigem Colloid. Denselben Zustand zeigen die Larven der Periophthalmen und Salariaiden. Mit der Metamorphose bekommen diese dann eine Landschilddrüse, die kompakt ist wie bei *Salaria*s (Abb. 60) oder dicht den Carotiden anliegend, wie bei Boleophthalmen und Periophthalmen (Abb. 61 u. 62). Die Follikel sind klein, das Colloid zähflüssig. Bei *Salaria*s sind im Colloid der größeren Follikel merkwürdig große Sphärökristalle vorhanden, die zerfallen und sich im Colloid verflüssigen. In den kleineren Follikeln findet man nur einen großen, das ganze Lumen ausfüllenden Kristall, so daß man daran denken könnte, daß diese Biokristalle die Vorstufe des Colloids sein könnten.

Wie bei Amphibien, so läßt sich auch bei Periophthalmen die Metamorphose durch Zusatz von Thyreoidin (MERCK)

oder Schilddrüsenfütterung jederzeit beschleunigen und erreichen. Ist die Schilddrüse aber wirklich als Stoffwechselorgan das Bedingende für die Realisation der Landgene, so müssen wir auch wenig an das Land angepaßte Formen mehr oder ganz an das Land gewöhnen können. Das gelingt leicht bei jungen Periophthalmen (Taf. VI, Abb. 17), aber auch erwachsenen Periophthalmen (*chrysospilos* und *schlosseri*), so daß sie sogar die Fenster bis auf 2 m Höhe hinaufklettern und dort 6—8 Stunden ganz im Trockenen verbringen, während sie sonst stark amphibisch leben (Abb. 63).

Die stärkere Landanpassung konnte sowohl durch Zusatz von Thyreoidin (MERCK) für Wasser, in das Tiere zuweilen hineingingen, oder durch Fütterung mit Schilddrüsensubstanz oder endlich durch Transplantation von Mausschilddrüsen erzielt werden.

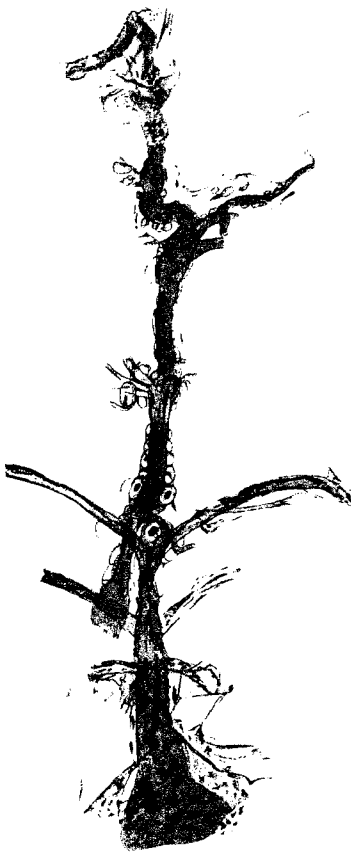


Abb. 61.

Abb. 61. Schilddrüse von *Boleophthalmus boddarti*. Große Kolloidbläschen bis an den *Bulbus arteriosus* verstreut. Oc. 4, Obj. 1. Auf $\frac{2}{3}$ verkl.

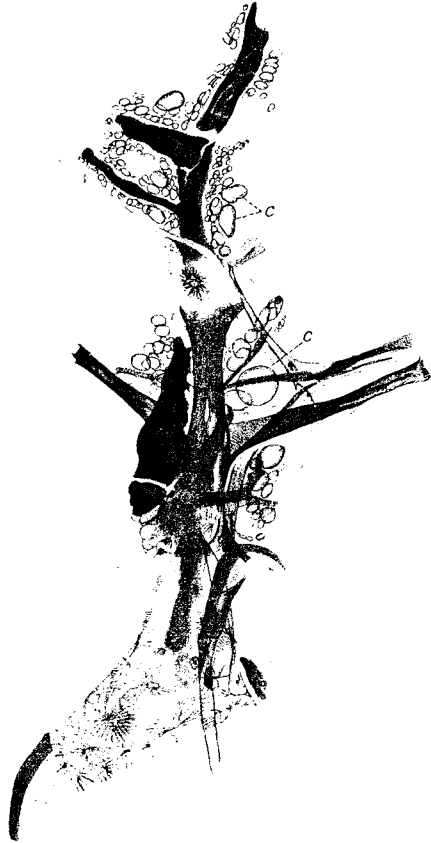


Abb. 62.

Abb. 62. Desgl. von *Periophthalmus argentilineatus*. Kleine Bläschen *c* dicht den Gefäßen anliegend. Erstere am letzten Kiemenarterienbogen beginnend. Oc. 4, Obj. 1. Auf $\frac{2}{3}$ verkl.

Selbst Farbe und Körperformen nähern sich dem Formenkreis von *Periophthalmus argentilineatus*, der ja die stärkste Landanpassung zeigt, so daß ein nicht Eingeweihter die Tiere für *Periophthalmus argentilineatus* halten würde.

Selbst bei dem nur im Wasser lebenden *Blennius ocellatus* konnte eine amphibische Lebensweise erzwungen werden. Es handelt sich um ein Tier aus dem Hafen von Krk (Dalmatien), das im Juni 1927 dort gefangen wurde. Es bekam gelegentlich Schilddrüse zu fressen, und in den Aquarien wurde Thyreoidin MERCK zugesetzt. Nach 4–5wöchentlicher Behandlung, vom 5. I. 28 an, zeigt das Tier immer stärker das Be-

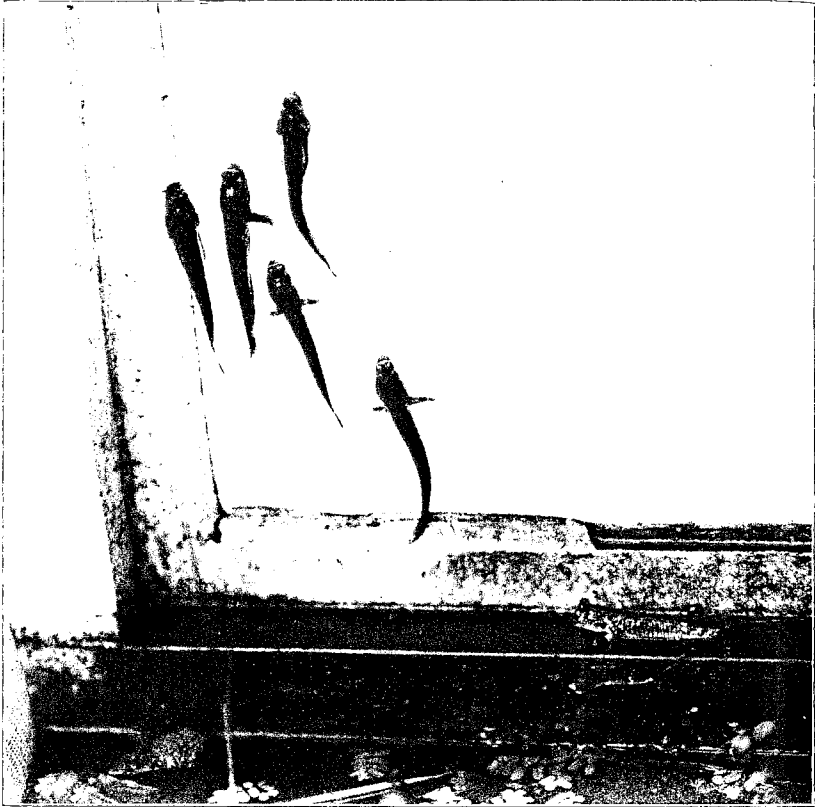


Abb. 63. *Periophthalmus chrysospilos*. Nach vierwöchentlicher Schilddrüsenfütterung am Fenster heraufkletternd. Versuchsdauer 4 Monate.

streben, an die Oberfläche zu kommen. Es erklettert Steine und verharret zunächst mit dem Kopfe außerhalb des Wassers, so daß noch eine Luftwasseratmung möglich war. Allmählich kommt das Tier immer mehr aus dem Wasser heraus, bis es Stellungen einnimmt, wie es Taf. VII, Abb. 18 zeigt. Es kam zuweilen auch ganz aus dem Wasser heraus. Schließlich wurden bis zu 8 Stunden Atmung in der Luft beobachtet. Darauf ging das Tier kurze Zeit in das Wasser und kehrte dann auf

seinen Stein zurück. Es hat 30 Tage in diesem Zustand verharret, worauf der Versuch abgebrochen wurde. Dieser Versuch, dem weitere folgen werden, die bereits im Gange sind, wurde in einem Aquariumsraum mit 25—28° C ausgeführt mit 100% wassergesättigter Luft in den Aquarien über der Wassersäule.

Weniger schnell erfolgt eine amphibische Umstellung, wenn man den Sauerstoffgehalt des Wohnwassers herabsetzt. Hat dann die Luftsäule einen genügend hohen Grad von Wassergehalt, so ist auch dann eine Gewöhnung an die Luftatmung ganz allmählich zu erzielen.

Aus diesen Versuchen geht klar hervor, daß die Landanpassung durch äußere Faktoren, in diesem Falle jodiertes Eiweiß, weiter getrieben werden kann, daß weiterhin die Schilddrüse als Harmozonerzeuger und Stoffwechselorgan nur der beeinflussbare Realisator für den speziellen Landgenkomplex ist.

Die hier beobachteten Landformen aller Tierstämme hängen nun mit ihren Ursprungsformen, wie gezeigt wurde, in lückenloser Reihe zusammen, wie sie auch in ihrer Entwicklung noch die Ausgangsformen vor der Metamorphose wiederholen. Wir haben es also hier mit einer echten consecutiven Adaption zu tun, wie ich sie nennen möchte, die durch die allgemeine Lebenserhaltung begünstigende Umwelt, auch unter jeweilig sich ändernden Bedingungen des Lebensraums, von Wasser zu Land sich noch heute vollzieht. Es sind so heute noch im Jungtertiär und der alluvialen Zeit neue Landformen entstanden aus weit spezialisierten Wassertypen, denen man das kaum mehr zugestanden hätte. Diese Formen sind noch so jung, daß feste Arten noch nicht vorhanden sind, nur Formenkreise lassen sich feststellen. Andererseits sind weitgehende Konvergenzen zu verzeichnen. Sogar von den wenigen Fachzoologen, die Salariiden, Periophthalmen und Boleophthalmen lebend im Freien gesehen haben, werden diese zuweilen miteinander verwechselt, weil sie durch die gleichlaufende consecutive Adaption stark angenähert sind. Wir müssen daher auch sehr vorsichtig in der Beurteilung der Zusammengehörigkeit der heute aufgestellten Tierstämme sein. Die Klassen eines Stammes sind oft in keinerlei verwandtschaftliche Beziehungen zu setzen, da sie von einem gewissen Zeitpunkt der erreichten Adaption in ihrer Umwelt unverändert geblieben sind und weil sie so auszuweichen vermögen, daß sie ständig der consecutiven Adaption aus dem Wege gingen (*Lingula*, Crinoiden usw.).

Es wird so klar, daß manche scheinbar einheitlich gefügten Tierstämme auf ganz verschiedene Wurzeln zurückgehen könnten. Ich möchte als Beispiel die Amphibien nennen. Die Stegocephalen, Gymno-

phionen, Urodelen und Anuren sind wohl, wie ich vermuten möchte, nur Konvergenzen. Auch für die Reptilienordnung könnte ähnliches vielleicht angenommen werden.

Wenn wir heute wieder an die Erforschung des Werdens der Organismen herangehen, so wird man zunächst die alte Descendenztheorie, soweit sie Dogma geworden ist, beiseite lassen müssen, zumal auch ihr Beweismaterial zum Teil veraltet ist. Die Erforschung der Realisation der Gene und der Kausalgenese des Wesens der consecutiven Adaption wird uns einmal, wie ich glaube, instand setzen, das logische Postulat der Descendenztheorie für die Tier- und Pflanzenwelt ein neues idiographisch sowohl wie nomothetisch wohlfundiertes Gebäude werden zu lassen.

Es ist mir zum Schlusse dieser noch sehr lückenhaften Untersuchungen ein Bedürfnis, meinen Dank auszusprechen:

Der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, die die Reise nach Niederländisch-Indien finanziert und gefördert hat,

der niederländisch-indischen Regierung, die mich stets weitgehend in meinen Bestrebungen unterstützt hat,

dem Direktor des Treub-Laboratoriums, Herrn Dr. v. FABER und Herrn Dr. Jongherr VAN HEURN, dem stellvertretenden Direktor des Laboratoriums voor het Onderzoek der Zee, die mir alle Mittel und Einrichtungen ihrer Laboratorien in großzügigster Weise zur Verfügung stellten, sowie Herrn J. BLEY, der mir stets mit Rat und Tat zur Seite stand und viele der Lichtbilder für mich anfertigte und mir auch seine Landeskenntnis und die Mittel für eine gemeinsame Bantam-Reise zur Verfügung stellte.

Weiterhin Herrn HELFERICH, Direktor der Straits Sunda Ges., der in generöser Weise einem meiner Mitarbeiter aus einer schwierigen Lage half und allen andern Deutschen drüben, die stets hilfsbereit mir zur Seite standen.

Besonderer Dank gebührt meinen Mitarbeitern und Reiseassistenten Frau FRANCES HARMS, Dr. B. EGGERT, Dr. FRITZ WEYER und HANS FRIEDRICH FREKSA, die zum Teil unter Aufopferung ihrer Gesundheit die Reise ihre Ziele erreichen ließen.

Literaturverzeichnis.

- BALSS, H., 1927: Decapoda. Handbuch der Zoologie, Bd. III, S. 840—1038.
 BEER, TH., 1898: Akkommodation, Wien. Klin. Wochenschr. Nr. 42.
 — 1901: Primitive Sehorgane. Ebenda. Nr. 11—13.

- BLEULER, E., 1924: Psychisches in den Körperfunktionen und in der Entwicklung der Arten. Zürich.
- BORRADAILE, L. A., 1903: Land Crustaceans. The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes. Vol. I.
- BROUWER, H. A., 1925: The Geology of the Netherlands East Indies. The Macmillan Company, New York.
- BURKAMP, 1923: Zeitschrift für Sinnes-Physiologie, 55.
- CUVIER, G., 1828: Histoire naturelle des poissons, Bd. I.—XXII. Paris.
- DAY, FRANCIS, 1888: The Fishes of India. Williams and Norgate.
- DÜRKEN, BERNHARD, 1923: Allgemeine Abstammungslehre. Gebr. Bornträger.
- EGGERT, BRUNO, 1928: Die Gobiidenflosse und ihre Anpassung an das Landleben. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 133.
- FABER, F. C. von, 1923: Zur Physiologie der Mangrove. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell., Bd. XLI, H. 5.
- GOEBEL, K., 1924: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. II. Aufl., Verl. Fischer, Jena.
- GOLDSCHMIDT, RICHARD, 1927: Physiologische Theorie der Vererbung. Verl. Julius Springer, Berlin.
- 1927: Gen und Außencharakter. Verhandl. des V. intern. Kongresses für Vererbungswiss., Berlin. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1928.
- 1928: Einführung in die Vererbungswissenschaft. Verl. Julius Springer, Berlin.
- GREGORY, P. W. u. IBSEN, H. L., 1926: The inheritance of Solomoneye in Guinea pigs Americ. Natural. 60.
- HARMS, J. W., 1926: Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren F_1 -Generation. Zool. Anz. Bd. LXVII.
- 1927: Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaption. Vortrag mediz.-naturw. Ver. Tübingen. Münchener mediz. Wochenschr. 74. Jahrg., Nr. 31.
- HAECKER, VALENTIN, 1926: Umwelt und Erbgut. Hallische Univ. Rede v. 12. Juli 1926.
- 1926: Über jahreszeitliche Veränderungen und klimatisch bedingte Verschiedenheiten der Vogel-Schilddrüse. Schweiz. med. Wochenschr. Nr. 15.
- 1927: Die „erweiterte Indexhypothese“ der Geschlechtsbestimmung. Zeitschrift f. mikr.-anat. Forschung, Bd. 10, H. 3 4.
- HENNIG, E., 1927: Wege und Triebkräfte organischer Entfaltung. Naturwiss. 15. Jahrg., Heft 11.
- HERTWIG, RICHARD, 1927: Abstammungslehre und neuere Biologie. Verl. Fischer, Jena.
- HESSE, RICHARD, 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Verl. Fischer, Jena.
- 1927: Über Grenzen des Wachstums. Verl. ebenda.
- JACOBSSON, EDUARD, 1925: Allgemeine vergl. Formenlehre der Tiere. Verl. Werner Klinkhardt, Leipzig.
- JENNINGS, H. S., 1926: The Inheritance of Acquired Characters. The Forum, Magazine of Controversy. New York.

- JUNGHUN, F., 1853: Java I—IV. van Kampen, Amsterdam.
- JUST, GÜNTHER, 1927: Die Entstehung neuer Erbanlagen. Erg. d. ges. Med.
- KARSTEN, HILDGARD, 1923: Das Auge von *Periophthalmus koelreuteri*. Jena-ische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. LIX. Neue Folge Bd. LII.
- KLATT, B., 1927: Entstehung der Haustiere. Handb. d. Vererbungswiss., Berlin, Bd. III.
- KLEINSCHMIDT, O., 1926: Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Verl. Gebr. Schwetschke, Halle a. S.
- KROGH, 1904: On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. Skand. Arch. f. Phys. Bd. XV.
- KÜHN, 1927: Farbensinn der Tiere, *Tabulae Biologicae*, Bd. IV, S. 376—378.
- MATTHES, E., 1927: Der Einfluß des Mediumwechsels auf das Geruchsvermögen von Triton. Zeitschr. f. vergl. Physiologie. (Abt. C d. Zeitschr. f. wissensch. Biologie.) Bd. 5, H. 1.
- MOGK, H. 1927: Versuch einer Formanalyse bei Hyperiden. I. Vorarbeiten an der Gattung *Phronima*. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, Bd. XIV, H. 1/2, 3/4, 5/6.
- MULLER, H. J., 1927: The Problem of Genic Modification. Verhand. des V. intern. Kongr. f. Vererbungswiss., Berlin.
- 1927: Artificial transmutation of the gene. Science 66.
- MURR, E. u. SKLOWER, A., 1928: Untersuchungen über die inkretorischen Organe der Fische. I. Das Verhalten der Schilddrüse in der Metamorphose des Aales. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 7. Bd., 2. H.
- OEHLKERS, FR., 1927: Erblichkeitsforschung an Pflanzen. Wiss. Forschungsber. Bd. XVIII.
- ORTMANN, A.: 1890—1894: Die decapoden Krebse des Straßburger Museums. Zool. Jahrb. Abt. System. Bd. V—VII.
- 1896: Das System der decapoden Krebse. Ebenda Bd. X.
- PARR, A. E., 1926: Adaptogenese und Phylogenese. Verl. Springer, Berlin.
- PAULY, AUGUST, 1905: Darwinismus und Lamarckismus. Verl. Reinhardt, München.
- PETIT, M. G., 1922: Les Périophthalmes, Poissons fouisseurs. Bull. du Mus. National d'histoire naturelle. Bd. 28.
- 1921: Observations sur certains Poissons de Madagascar présentant une adaption à la locomotion terrestre. (Bull. Muséum, année 1921, No. 3.)
- PLATE, LUDWIG, 1924: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Verl. Fischer, Jena
- 1926: Lamarckismus und Erbstockhypothese. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. Bd. XXXXIII, H. 1.
- 1928: Über Vervollkommnung, Anpassung und die Unterscheidung von niederen und höheren Tieren. Zool. Jahrb., Bd. 45.
- RAUTHER, M., 1910: Die accessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. *Periophthalmus koelreuteri*. Erg. u. Fortschr. d. Zool., II. Bd., S. 531—537.
- 1927: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, 1. Abt., 2. Buch: Echte Fische.
- 1928: Der Saugmund von *Discognathus*. Zool. Jahrbücher. Bd. 45, Abt. f. allg. Zool. u. Phys.
- REMANE, ADOLF: Art und Rasse. Verhandl. d. Ges. f. Phys. Anthropologie 1927, S. 2—33.

- RENNER, O., 1917: Versuche über gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. 18, 121.
- 1923: Vererbung bei Artbastarden. Vortrag, Deutsche Ges. f. Vererbungswissenschaft; Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. 33, 81. (1924.)
- RENSCH, BERNHARD: Rassenkreisstudien bei Mollusken I. Zool. Anz. Bd. LXVII. Hft. 9/10.
- ROBSON, 1928: The Species Problem. Oliver and Boyd, London.
- RUTTEN, L. M. R., 1927: Voordrachten over de Geologie van Nederlandsch Oost-Indie. I. B. Wolters — Groningen, den Haag.
- SCHIEMENZ: Über den Farbensinn der Fische. Zeitschr. f. vergl. Physiologie Abtl. C, 1924.
- SCHIMPER, A. F., 1898: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Verl. Fischer, Jena.
- SCHLEIP, W., 1927: Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren. Gebr. Bornträger, Berlin. Handbuch d. Vererbungswiss.
- SCHLIEFER, C., 1928: Die biologische Bedeutung der Salzwasserkonzentration der Gewässer. Die Naturwissenschaften, 16. Jahrg., H. 14.
- SCHMALFUSS, HANS, 1927: Zum Chemismus der Melaninbildung. Naturwissenschaften Hft. 21.
- SCHMALFUSS, HANS u. WERNER, HANS, 1926: Chemismus der Entstehung von Eigenschaften. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl.
- SEMPER, C., 1876: Reisen im Archipel der Philippinen. Bd. 1—5. Verl. Kreidel, Wiesbaden.
- SIMROTH, H., 1891: Die Entstehung der Landtiere. Leipzig.
- SKLOWER, A., 1927: Über den Einfluß von Schilddrüsen- und Thymusfütterung auf die Körperlänge und das Gewicht von Forellenbrut. Zeitschr. f. Fischerei.
- STOLTE, H. A., 1928: Die Cupula im Labyrinth der Fische im lebenden und fixierten Zustande. Zool. Anz., Bd. LXXVII, H. 7/8.
- STRESEMANN, ERWIN: „Übersicht über die Mutationsstudien“ I—XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse. Journ. f. Orn. 1926, p. 327.
- SUNIER: The Fishponds, Treubia. Bd. II.
- UHLMANN, EDUARD, 1923: Entwicklungsgedanke und Artbegriff in ihrer geschichtlichen Entstehung. Verl. Fischer, Jena.
- WEBER, M., 1890—1901: Ergebnisse einer Forschungsreise nach Niederl.-Indien, 4 Bde., Leiden.
- 1902: Der indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Jena.
- WETTSTEIN, F. v., 1926: Vererbungsversuche an Moosen. Nachr. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.
- WETTSTEIN, R., 1927: Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre. Verhandl. d. V. int. Kongr. f. Vererbungswiss., Berlin, I. Bd.
- WEVE, H., 1922: Der Lichtsinn von Periphthalmus koelreuteri. Arch. f. vergl. Ophthalmologie. III. Jahrg.
- WINKLER, H., 1923: Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Vortrag Deutsche Ges. f. Vererbungswiss. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. 33 (1924).

Erklärung der Tafelabbildungen.

Tafel III.

Abb. 1a und b: Albinotisches Meerschweinchen.

a) Kopf. b) Auge.

Abb. 2a und b: Meerschweinchen mit beginnender Pigmentierung mit stärkerer Melaninfärbung (s. Protokoll Nr. 294).

a) Kopf. b) Auge.

Abb. 3a und b: Normales, vollauspigmentiertes Meerschweinchen.

a) Kopf. b) Auge.

Tafel IV.

Abb. 4a—d: Schwarze Farbskala in dem Zuchtschema S. 217.

a) ♀ 174 (Protokollnummer vgl. Zuchtschema S. 217).

b) ♀ 159.

c) ♀ 327.

d) ♂ 297.

Abb. 5a—d: Gelb-braune Farbskala in dem Zuchtschema S. 217.

a) ♀ 43.

b) ♂ 273.

c) ♀ 298.

d) ♀ 232.

Abb. 6a—e: Geschlechtsumkehr bei *Xiphophorus helleri* (♀ → ♂).

a) Normales Männchen.

b) Normales Weibchen.

c—e) Umwandlungsstadien von Weibchen zu Männchen.

Tafel V.

Abb. 7a und b: Geologische Übersichtskarte von Java (a) (Maßstab 1 : 10 000 000) und Sumatra (b) (Maßstab 1 : 15 000 000). Etwas verändert nach LANDENBERGER.

Nach RUTTEN gestaltet sich die geologische Karte von Sumatra in einigen Einzelheiten anders. Doch ist die Verteilung und Ausdehnung des Alluviums auch hier dieselbe. Bemerkenswert ist die starke Ausdehnung des Alluviums an der Nordküste Sumatras im Vergleich zu Java, hervorgerufen durch die großen Ströme in Verbindung mit dem höheren geologischen Alter Javas.

Abb. 8: *Periophthalmus chrysospilos* im Nesteingang sitzend.

Abb. 9: Querschnitt durch die Haut der ventralen Schwanzflossenstützen von *Periophthalmus chrysospilos* mit Verhornung und inniger Verbindung des Coriums mit dem Stratum germinativum. *co*, Corium; *ep*, Epidermis; *p*, Wucherungen des Coriums in das Stratum germinativum; *v*, verhornende Zellen. Vergr. 746,6 mal.

Abb. 10: Schnitt durch die Haut von *Salarias*. Fingerflächen der Bauchflossen. *s*, schmelzartiges Schutzsecret; *c*, cylindrische Bildungszellen; *st.g.*, Stratum germinativum; *co*, Corium; *fk*, Faserknorpel. Vergr. 840 mal.

Tafel VI.

Abb. 11a und b: Respirationsorgan von *Ocypoda ceratophthalma*.

a) Rechte, hintere Respirationshöhle, rechts ein Teil herübergeklappt. Das Septum (*h.s.*) trennt die dorsale Lunge von dem Kiemenraum. Bezeichnung wie in b. Vergr. 5 mal.

b) Rechte vordere Höhle mit medianen und seitlich herausgeklappter Lungenwand. Vergr. 5 mal. *h.s.*, horizontales Septum; *k.*, Kieme; *lu.*, Lunge; *le.*, Mitteldarmdrüse; *ll.*, laterale Lungenwand; *ml.*, mediane Lungenwand.

Abb. 12: Schnitt durch die Haut einer Landpolychaete (*Lycastis*-Art) mit tracheenartigen Kanälchen (*tr.k.*). *ca.*, Capillare in papillenartigen Wucherungen des Hautepithels. Vergr. 1040 mal.

Abb. 14: *Coenobita rugosa* in Laufstellung. Die geknickten Antennulen in Trillerstellung.

Abb. 17: *Periophthalmus argentilineatus* kurz nach der Metamorphose, die durch Schilddrüsenfütterung von 5—6 Wochen auf 8 Tage reduziert wurde. Starker Exophthalmus gegenüber normalem *Periophthalmus* und starke Landanpassung. Man beachte die extrem langen und schmalen Vorderflossen im Vergleich zu Abb. 7, Taf. IX, Arbeit: EGGERT. Die Flossen sind jetzt besonders gut zur Fortbewegung auf dem Lande geeignet.

Tafel VII.

Abb. 13: *Periophthalmus chrysospilos* an junger Mangrovepflanze kletternd.

Abb. 15: Längsschnitt durch eine Antennula von *Coenobita rugosa*. *gp*, Geruchsplatten; *n*, Nerv; *bl*, Blutlacune; *olfg*, olfaktorisches Ganglion. Vergr. 670 mal.

Abb. 16a und b: Schnitt durch die Ampulle des äußeren Bogenganges von *Periophthalmus argentilineatus*. Vergr.: Abb. 16a: 352 mal, Abb. 16b: 416 mal.

Schnitt von Abb. b liegt 90 μ hinter dem Schnitt von Abb. a. *cr.*, Crista; *cu*, Cupula; *cu.pl.*, Cupulaplatte; *ga*, Gallerte; *pfz.*, Pfeilerzellen; *blg.*, Blutgefäß; *k.*, knöcherne Ampullenwand.

Abb. 18: *Blennius ocellatus*. Experimentell durch Schilddrüsenbehandlung vom Wassertier in ein Feuchtlufttier verwandelt.

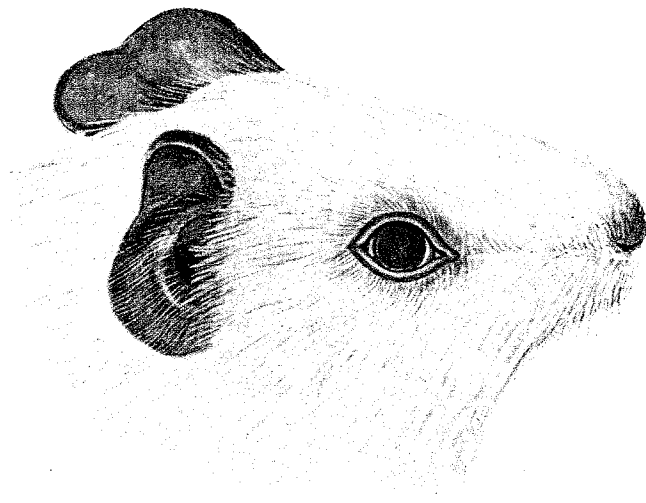


Abb. 1 a.

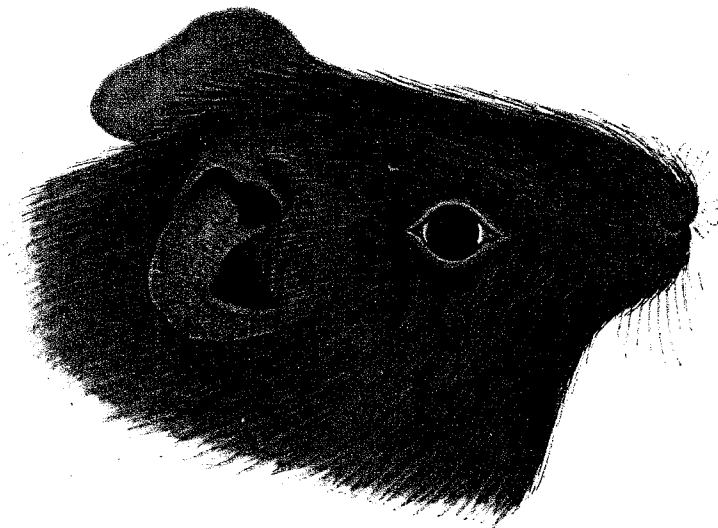


Abb. 3 a.



Abb. 1 b.

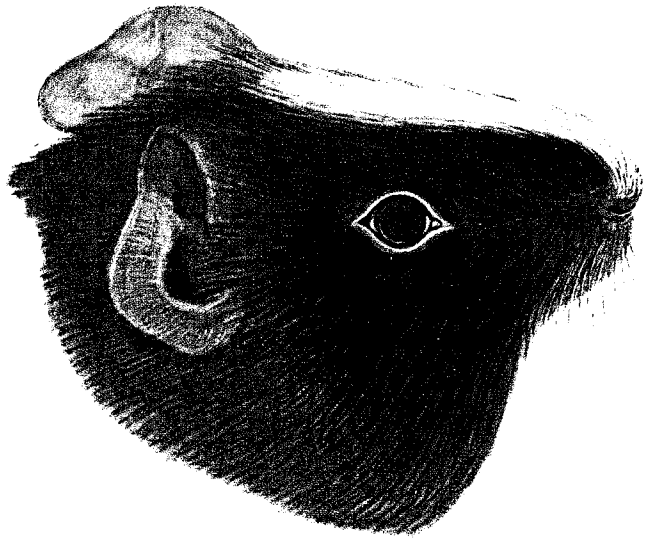


Abb. 2 a.

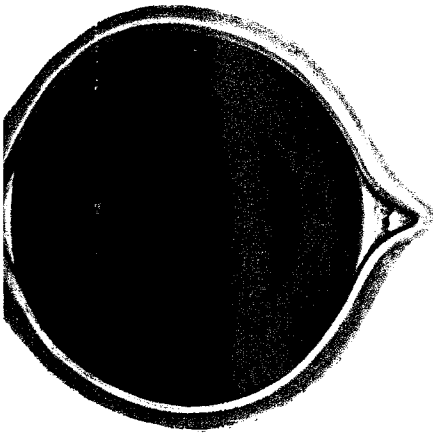


Abb. 3 b.

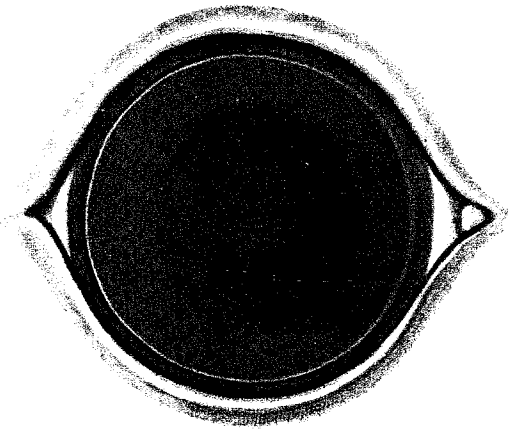


Abb. 2 b.

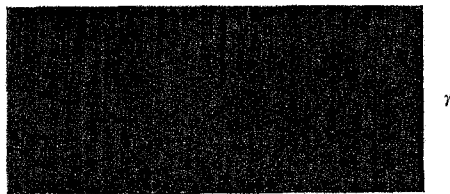
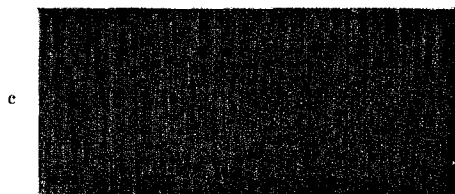
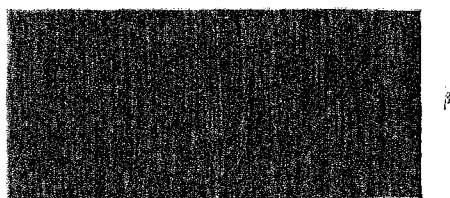
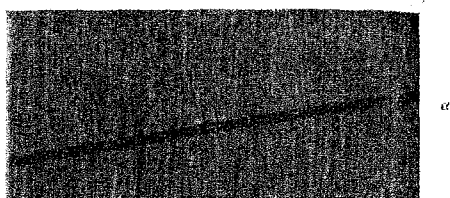
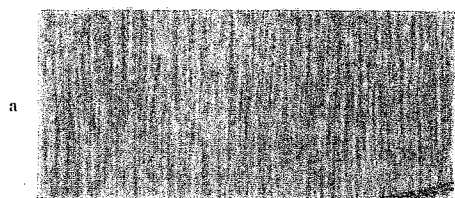
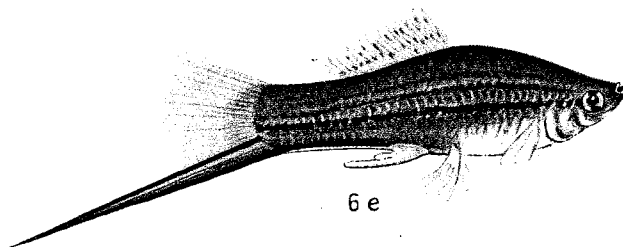
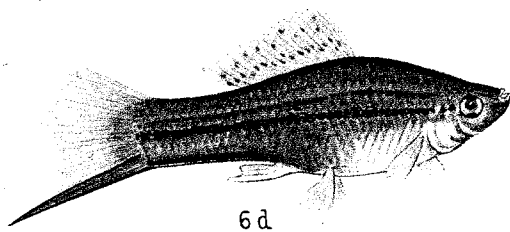
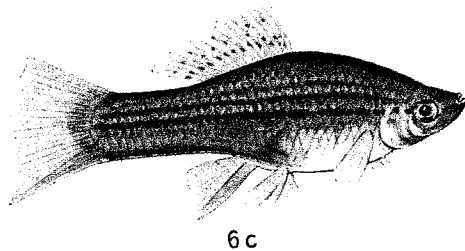
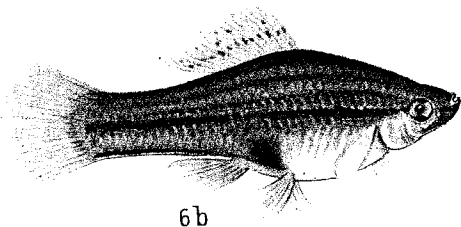
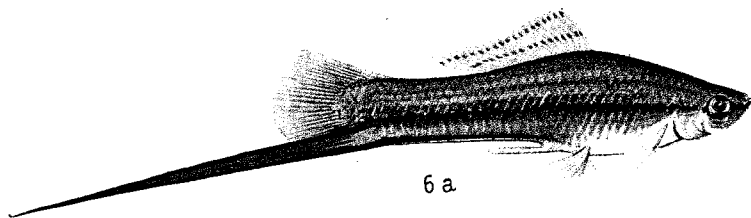


Abb. 4 a—d.

Abb. 5 α—δ.



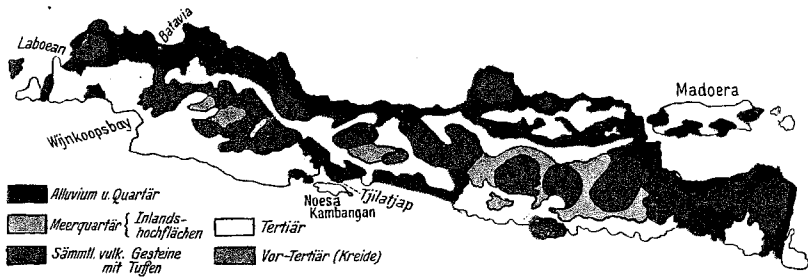


Abb. 7 a.

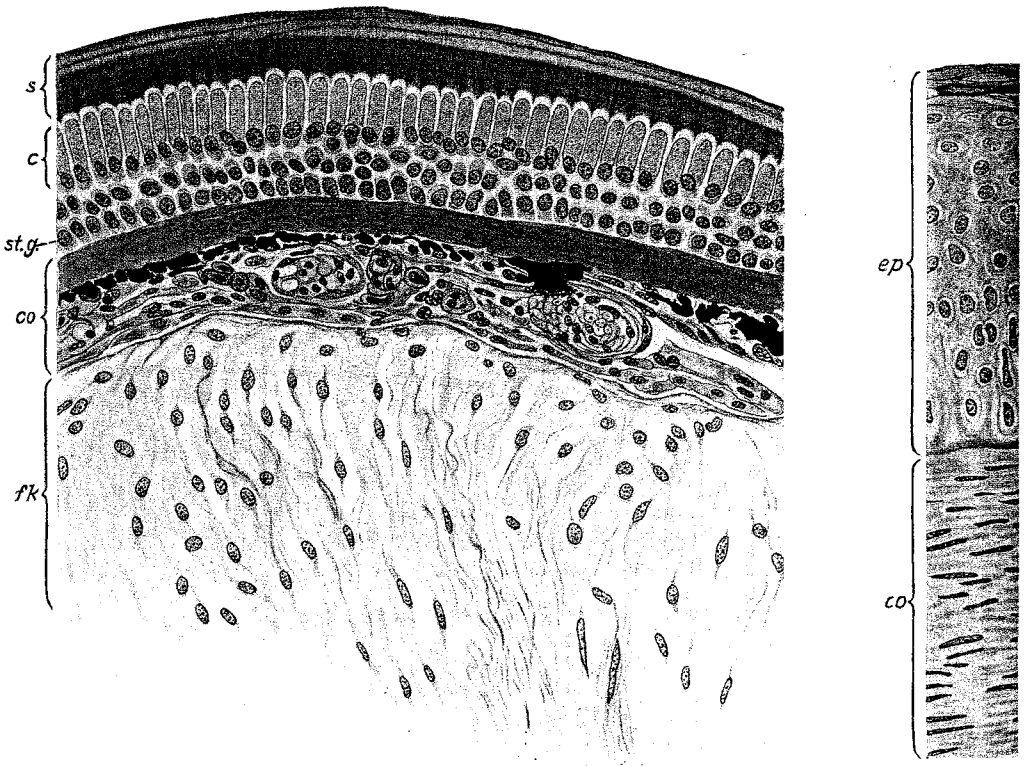


Abb. 10.

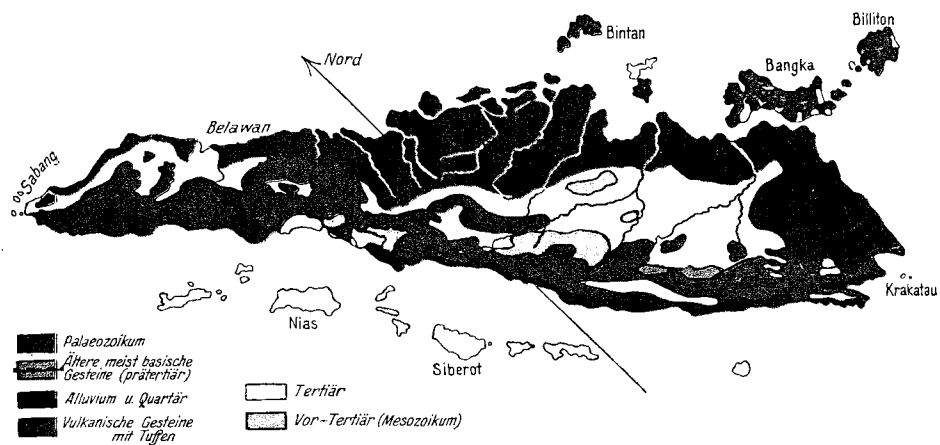


Abb. 7 b.

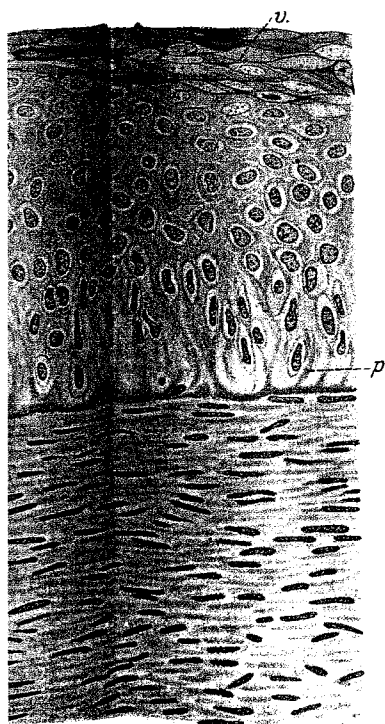


Abb. 9.

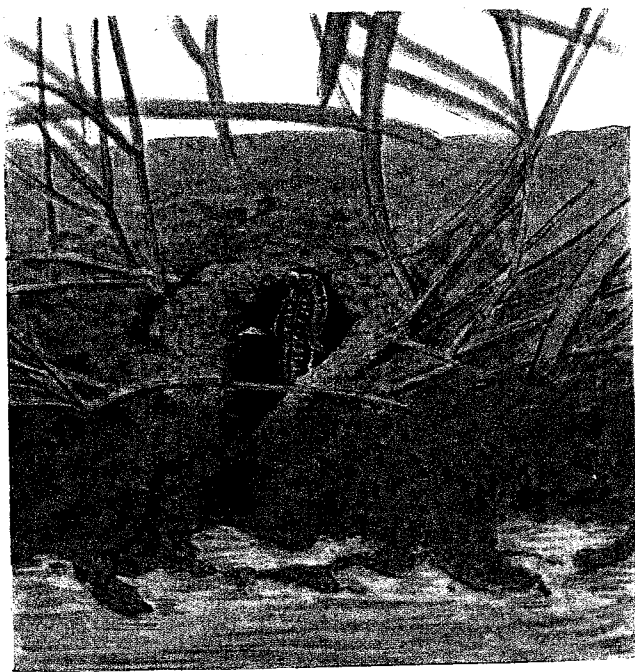


Abb. 8.

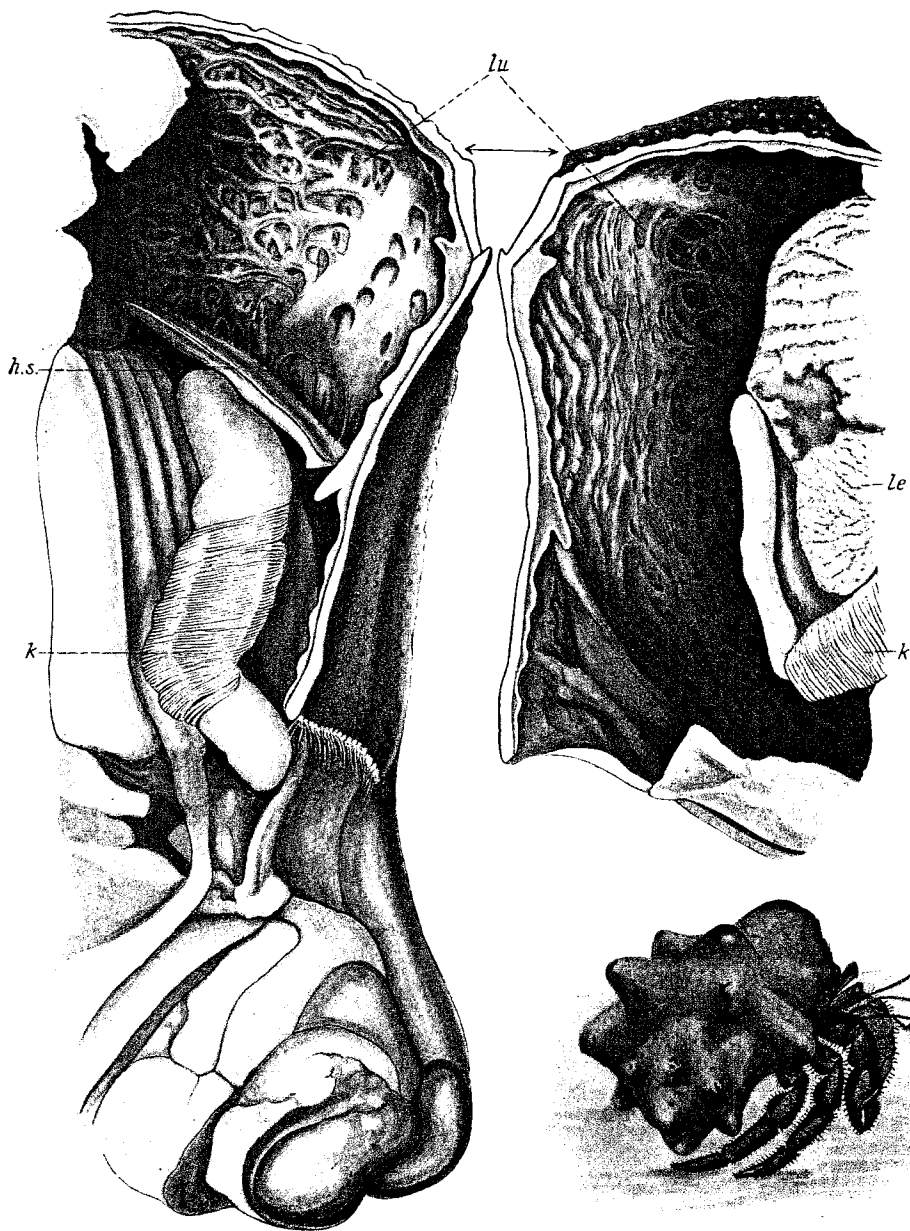


Abb. 11 a.

Abb. 14.

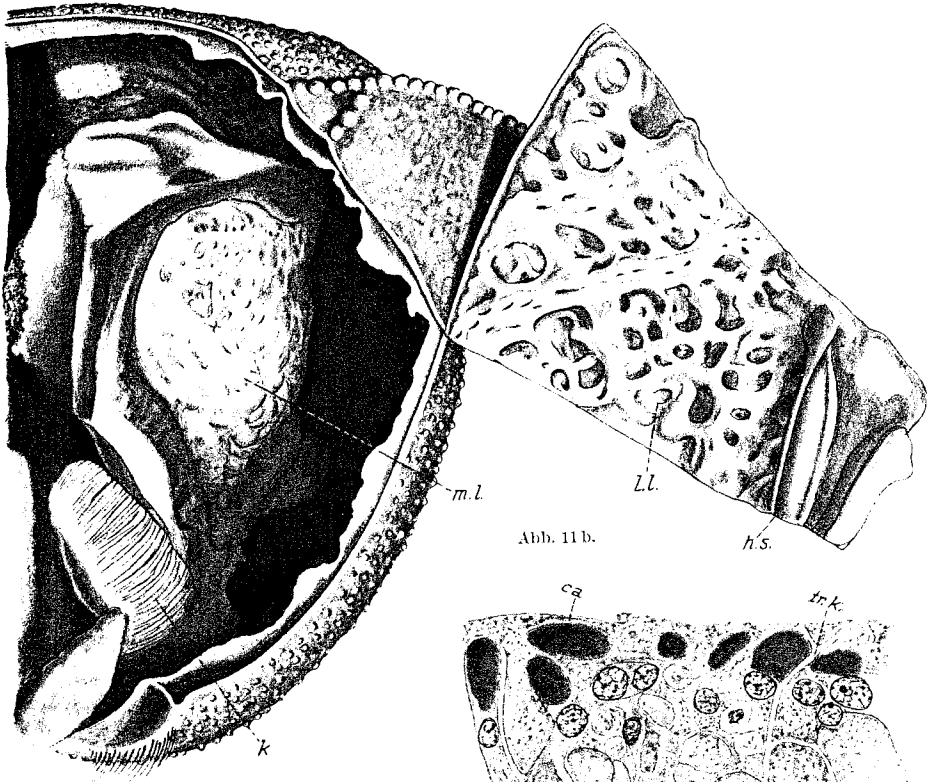


Abb. 11 b.

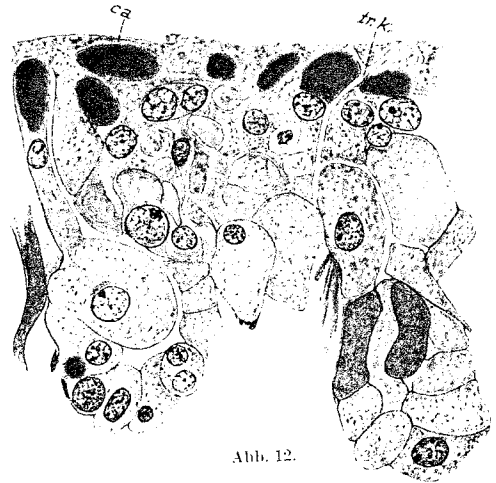


Abb. 12.

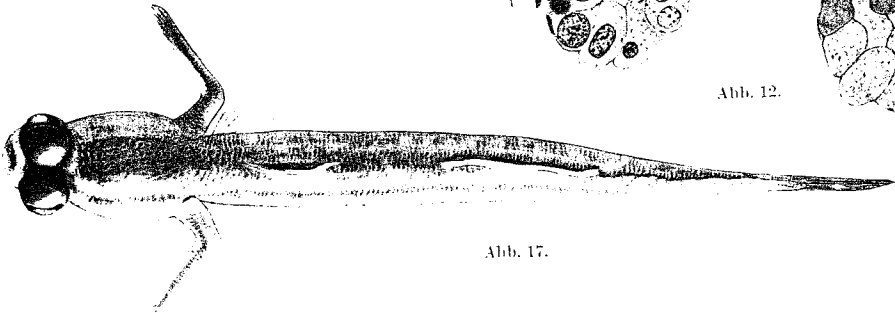


Abb. 17.

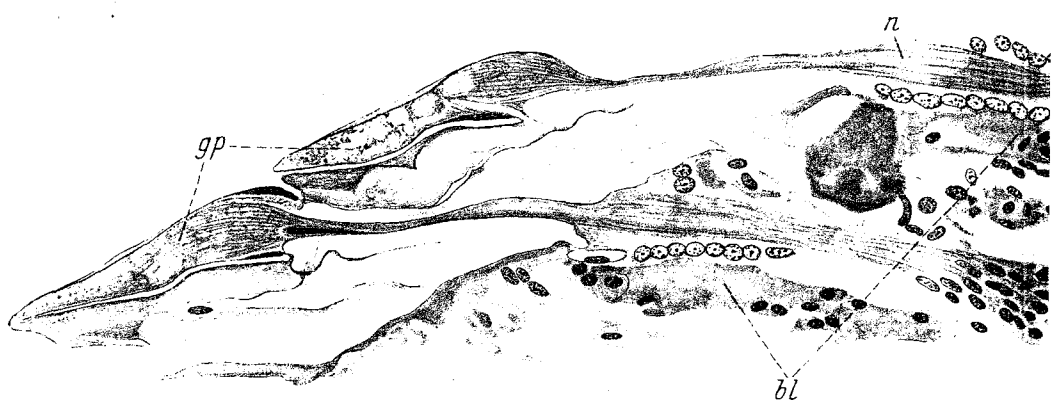


Abb. 15.

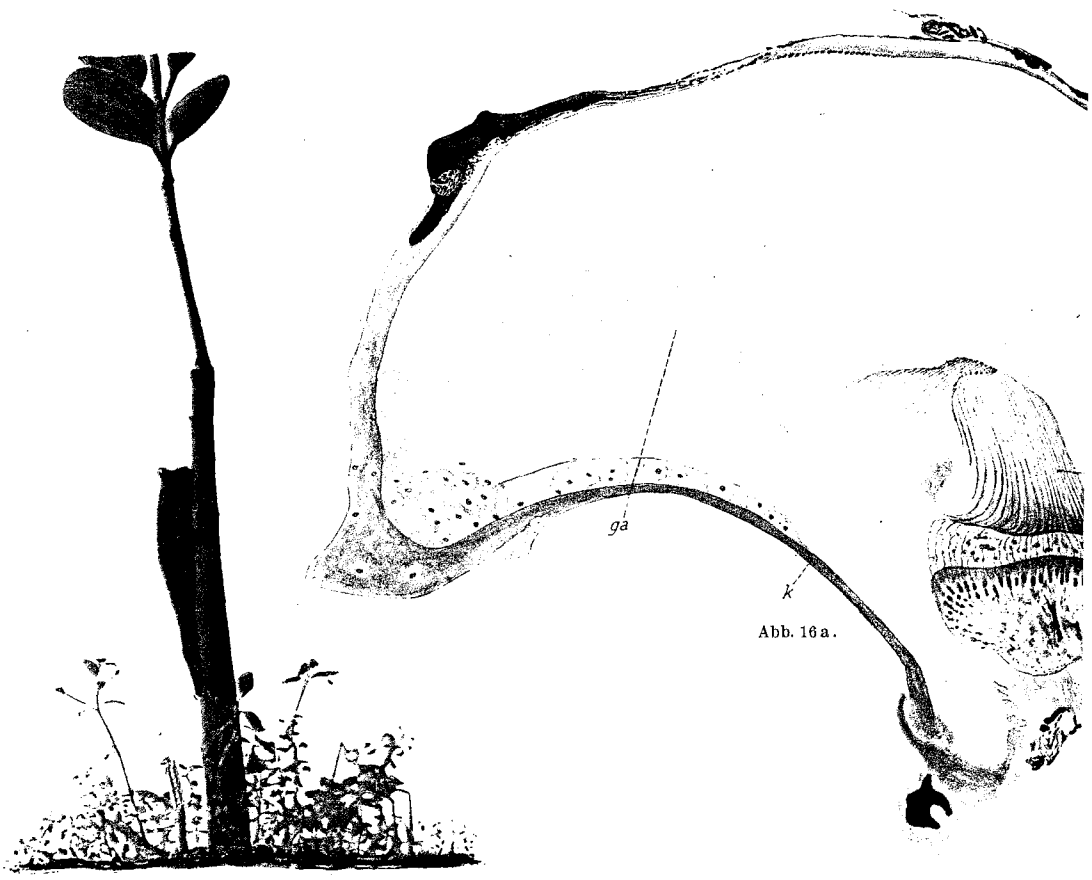


Abb. 16 a.

Abb. 13.

Harms.

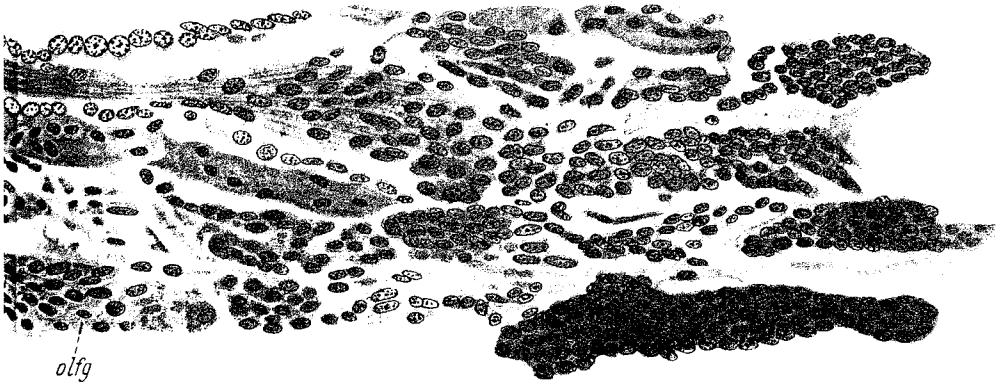


Abb. 15.



Abb. 18.

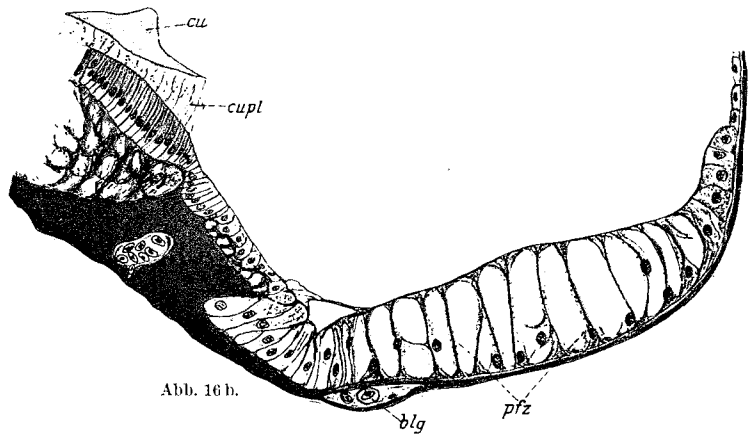
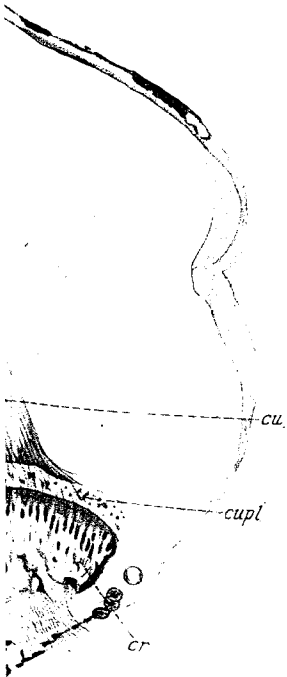


Abb. 16 h.