

der Jugend zurufen: lehrt sie ihren *Goethe* kennen, denn Studium und Wirkung *Goethes* auf unser Geistesleben haben noch lange kein Ende.

Die Anschauung von *Goethes* naturwissenschaftlichen Werken mag wohl manchem die schon häufiger gestellte Frage wieder wachrufen, ob *Goethe* durch diesen Aufwand an Zeit und Arbeit in den Naturwissenschaften nicht dem Dichter geschadet hat. Eine solche Frage läßt sich nicht experimentell, sondern nur subjektiv beantworten. Wenn ich meine Ansicht darüber äußern sollte, so würde ich die Überzeugung aussprechen müssen, daß *Goethe* den Faust, wie er vorliegt, nicht geschrieben haben könnte, ohne eine solche bis ins einzelne gehende Kenntnis der Naturwissenschaften und ihrer Objekte.

Die Ausbildung neuer Tierarten durch die Eiszeit.

Von Dr. August Thienemann, Münster i. W.

Das letzte, gewaltige, erdgeschichtliche Ereignis, das unsere nördliche Halbkugel traf und hier den Lebensraum und mit ihm seine Organismenwelt in einschneidender Weise beeinflusste, war die große Eiszeit.

In Europa mußten die von Norden und von den Alpen immer weiter vorstoßenden Gletscher, die schließlich nur einen schmalen Streifen bewohnbaren Landes zwischen ihren Abstürzen eisfrei ließen, die gesamte präglaziale Tierwelt des Nordens, der Alpen und Mitteleuropas auf engstem Raume durchmischen und zusammendrängen, soweit sie nicht durch die Kälte vernichtet oder doch ost- und westwärts vor der allzugroßen Nähe der Gletscherzungen zurückgewichen war.

Was sich hier zur glazialen Mischfauna zusammenfand, gehörte in ökologischer Beziehung zwei Gruppen an. Es waren zum Teil kälteliebende Bewohner der Arktis und der Alpen, die, früher Mitteleuropa fremd, jetzt, zur Zeit der großen Vereisung, hier die Verhältnisse ihrer alten Heimat wiederfanden. Zum Teil aber waren es Organismen, die, äußerst anpassungsfähig, den allmählich so stark sich ändernden Lebensbedingungen sich anbequemen konnten und so in Mitteleuropa seit dem Tertiär auch durch die Eiszeit hindurch bis zur Gegenwart sich erhielten.

Verschieden mußte das Schicksal beider Organismengruppen sein, als nun die Gletscher ihren Rückzug antraten und in Europa sich nach und nach die Verhältnisse der Jetztzeit gestalteten. Jene anpassungsfähigen Tiere (und Pflanzen) besiedelten alle eisfreiwerdenden Flächen des Landes und der Gewässer und ertrugen alle klimatischen Änderungen im Postglazial, ohne daß sie von ihren Wohnplätzen wichen. Nicht so die kälteliebenden Elemente der glazialen Mischfauna. Sie wichen aus den Gebieten, deren Temperatur ein gewisses Maß überschritt, und erhielten sich nur an Stellen,

an denen niedrige Temperaturen ihnen die Lebensverhältnisse ihrer glazialen Heimat boten. In der mitteleuropäischen Ebene blieben ihnen nur wenige und vereinzelte Stätten als Refugien, so Quellen, Höhlen und unterirdische Gewässer, ausgedehnte Moore und die Tiefe der Seen. Auf den höchsten Kuppen der Mittelgebirge und in ihren raschströmenden Bächen fanden sie gleichfalls eine Zufluchtsstätte. Zwei ausgedehnte Gebiete aber erhielten ihnen vor allem günstige Lebensbedingungen; das waren der Norden und das Hochgebirge der Alpen. Jene kälteliebenden Reste der Eiszeitfauna Mitteleuropas, die wir als Glazialrelikte bezeichnen, wurden also auf räumlich weit getrennte Gebiete versprengt; die einzelnen Arten, die ursprünglich einheitliche Areale bewohnten, wurden in einzelne, isolierte Kolonien gespalten. Die beiden größten, arten- und individuenreichsten Kolonien solcher Glazialrelikte hausten heute im Norden und in den Alpen; aber vereinzelte Lebensstätten des dazwischen liegenden Mitteleuropas bergen gleichfalls Reste dieser Fauna.

Bei diesen Glazialrelikten trat also eine tiergeographische Sonderung ein, eine Ausbildung einzelner, räumlich getrennter Kolonien. Diese geographische Isolierung aber, durch die alle Beziehungen zwischen den verschiedenen Kolonien der gleichen Art angehörigen Individuen unterbunden wurden, führte in vielen Fällen zu divergenten Entwicklungsrichtungen. Wie man sich auch sonst im einzelnen die Rolle und das Ineinandergreifen der verschiedenen formgestaltenden und formumbildenden inneren und äußeren Faktoren vorstellen mag: daß räumliche Trennung einzelner Individuengruppen der gleichen Art die ökologische und morphologische Differenzierung dieser Gruppen zum mindesten sehr erleichtert, gibt eine jede Theorie der Artbildung zu. Ja, einzelne solcher Theorien halten die geographische Isolierung sogar für einen äußerst wichtigen oder gar notwendigen Faktor bei der Artneubildung.

Bei vielen Arten der glazialen Relikte wirkte die geographische Isolierung nur in *biologisch-ökologischer* Beziehung. So fällt in Mitteleuropa die Fortpflanzungsperiode dieser Tiere gewöhnlich in den Winter; denn nur dann herrschen hier wirklich noch „eiszeitliche“ Verhältnisse. Im Norden aber und in den Alpen legen die gleichen Arten das ganze Jahr hindurch ihre Eier ab. Ein klassisches Beispiel liefert hierfür von den Wasserbewohnern der vieluntersuchte Strudelwurm *Planaria alpina*. Andere Tiere treten an den verschiedenen Stellen ihres Vorkommens in verschiedenen Lebensgemeinschaften auf. Häufig ist vor allem der Fall, daß kälteliebende Bewohner stehenden Wassers im Norden (und in den Hochalpen) im Litoral, der Uferregion der großen Seen oder gar in flachen Tümpeln auftreten, während sie im Flachland Norddeutschlands oder in den Voralpen die Tiefe der Seen suchen.

In beiden Fällen — bei der Divergenz der Fort-

pflanzungsperioden wie der Aufenthaltsorte — könnten wir nicht ohne Recht von der Ausbildung „biologischer Rassen“ bei den räumlich isolierten Teilen der gleichen Arten von Glazialrelikten sprechen.

In anderen Fällen aber wurde nicht nur die Lebensweise beeinflusst, sondern auch die Tiergestalt: die geographische Isolierung wirkte morphologisch differenzierend auf die einzelnen Kolonien der Glazialrelikte ein. Nicht selten wurden so aus den nordischen und alpinen Teilen der ursprünglich gleichen Art zwei morphologisch deutlich zu unterscheidende Rassen, Varietäten oder gar Arten; ja, bei manchen bildeten sich aus den versprengten Kolonien eine ganze Anzahl neuer Formen, die gestaltlich einestils so verschieden sind, daß wir ihnen unbedingt den Rang neuer „Arten“ zuerkennen müssen, die aber andererseits durch weitgehende Übereinstimmungen im Bau der wich-

Rücken zu einem Riesenbuckel vorgetrieben wird und sich die Antennen mächtig strecken. Und jeder See hat bei uns im Sommer eigentlich eine andere Form dieser Arten; es gibt eine Unmenge Lokalrassen der pelagischen Daphnien, Bosminen, Ceratien usw. Aber im Winter lassen sich diese Rassen gar nicht oder nur mit Mühe unterscheiden: die gleiche rundköpfige plumpe *Daphnia* bevölkert im Winter alle unsere Seen, mögen die Sommerformen in ihnen auch noch so verschieden gestaltet sein.

Die Temporalvariation setzt erst bei Wassertemperaturen von 13 bis 16° ein: sie fehlt demgemäß in den Gewässern des Nordens und der Hochalpen ganz oder ist nur kaum merklich angedeutet, sie erreicht ihre höchste Entfaltung in den sommerdurchwärmten Seen der norddeutschen Tiefebene und Dänemarks (Fig. 1).

Auch die Lokalvariation ist nur in den wärme-

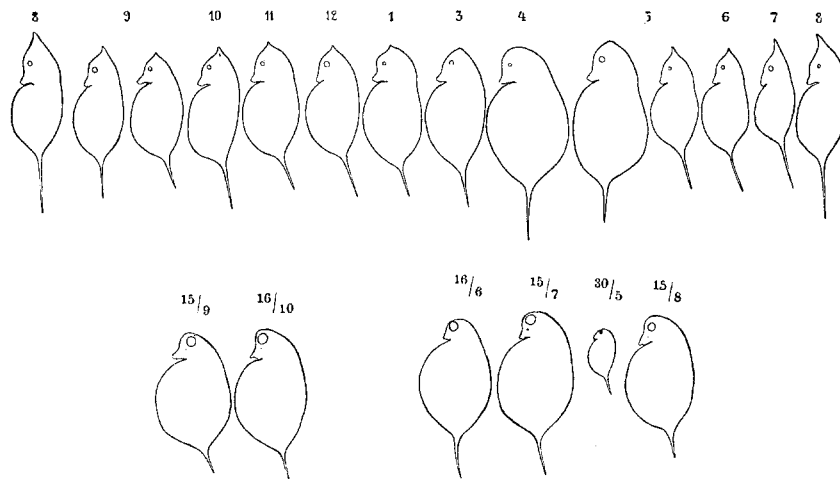


Fig. 1. *Daphnia hyalina* im Esromsee (Dänemark) und Myvatn (Island). Temporalvariation im Esromsee vorhanden, in Myvatn fehlend. (Nach Wesenberg-Lund.)

tigsten Körperteile doch ihre genetische Zusammengehörigkeit erkennen lassen.

Aus der Fülle des hierüber vorliegenden Materials, das uns besonders die im letzten Jahrzehnt so eifrig betriebene Erforschung der Wasserfauna des Nordens und der Alpen geliefert hat, mögen im folgenden einige besonders interessante Einzelbeispiele herausgegriffen und eingehender dargestellt werden.

Für sehr viele Schwebegorganismen der Seen unserer Breiten ist nachgewiesen, daß sie in den verschiedenen Jahreszeiten verschiedene Form annehmen; diese Temporalvariationen oder Zyklomorphosen der Planktonten sind in der letzten Zeit häufig Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. So verlängern z. B. die pelagischen Daphniden im Sommer ihren Schwanzstachel und ihr im Winter runder Kopf wird in einen langen, spitzen Helm ausgezogen. Ganz abenteuerliche Formen nimmt in manchen Seen der Planktonkrebs *Bosmina coregoni* im Sommer an, indem der

ren Gebieten wohl ausgeprägt, im Norden und in den Hochalpen nur ganz schwach entwickelt. Die nordischen und alpinen Rassen z. B. von *Daphnia hyalina* gleichen den Winterformen der Rassen der baltischen Seen¹⁾ (Fig. 2).

Wir nehmen nun mit Wesenberg-Lund an, daß die Seen und Schmelzwassertümpel im frühen Postglazial wesentlich „von derselben, zu allen Jahreszeiten unveränderten, überall dominierenden Rasse bevölkert waren, die heutzutage noch die Erdstriche bewohnt, wo die Eiszeit noch herrscht, oder die noch nahe an der Grenze des Eises liegen. Als später nun die Temperatur stieg, die Seen sich differenzierten, und Seetypen mit verschiedenen Lebensbedingungen entstanden, da begann sich

¹⁾ Vgl. zu dem Vorstehenden die zusammenfassende Darstellung Wesenberg-Lunds, Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, Biol. Suppl. 1. Serie, 1910. Hierin weitere Literaturangaben.

auch diese gemeinsame Rasse zu spalten. . . . Wir können . . . sowohl die Lokalvariation der Planktonten, als auch besonders ihre Temporalvariation als eine Art „Eiszeitphänomen“ auffassen. Die eigentümliche Tatsache, daß alle unsere Sommerassen im Winter sich zu ein und derselben Rasse vereinigen, die identisch ist mit der, welche sich das ganze Jahr hindurch in den Landstrichen um den Polarkreis hält, erscheint als eine Reminiszenz aus fernen Zeiten, die sich in der Entwicklung unserer jetzigen Rassen erhalten hat“.

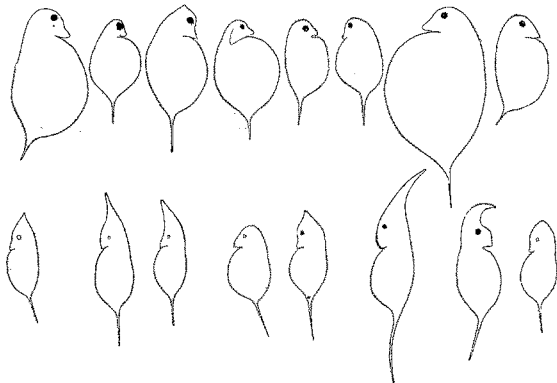


Fig. 2. *Daphnia hyalina*. Sommerformen. Obere Reihe aus Seen, die selten oder nie eine Temperatur von 12–16° C erreichen; untere Reihe aus Seen, die jedes Jahr über 12–16° erwärmt werden. Lokalvariation in den kalten Seen also sehr schwach, in den warmen sehr deutlich. (Nach Wesenberg-Lund.)

Bei den Planktondaphnien (und vielen anderen Planktonten) hat also die Differenzierung der Milieubedingungen nach der Eiszeit im Verein mit räumlicher Isolierung¹⁾ der einzelnen Kolonien zu der Ausbildung von Rassen geführt, die in ihren Sommertieren gestaltlich äußerst verschieden sind, während die Wintertiere keine oder nur geringe Unterschiede zeigen.

Nur bei einer jahreszeitlich bestimmten Anzahl von Generationen läßt sich hier also die morphologische Differenzierung erkennen.

Weiter gegangen ist die Entwicklung divergenter morphologischer Merkmale bei vielen anderen Tieren, bei denen die Spaltung in verschiedenen Varietäten während des ganzen Jahres deutlich ist. Aus der Fülle von Beispielen, die sich hier anführen ließen — ich erinnere nur an die blinden Quell- und Höhlenschnecken der Gattung *Lartetia* (-*Vitrella*) mit ihren vielen Formenreihen, an die Variabilität des sog. Brunnenkrebses *Niphargus*, an viele Käferarten (vor allem *Carabus*-arten) unter den Landtieren usw. — will ich nur eines anführen, auf das der bekannte schwedische Zoologe *Sven Ekman*²⁾ aufmerksam gemacht hat.

¹⁾ und physiologischer Isolierung durch Ausbildung rein oder fast rein asexueller Cyklen; dies kann hier nur angedeutet werden.

²⁾ *Sven Ekman*, Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nordschwedischen Hochgebirge. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Syst. 21, 1914, S. 1–170.

Es handelt sich dabei wiederum um einen planktonischen Krebs aus der Familie der Cladoceren, um den abenteuerlich gestalteten *Bythotrephes longimanus* Leydig (Fig. 3). Entdeckt wurde dies Tier ursprünglich von Leydig und zwar als Mageninhalt des im Bodensee in größeren Tiefen, in Mengen vorhandenen Kilchs (*Coregonus acronius* Rapp). Außer in den Schweizer Seen ist der Krebs in vielen norddeutschen und skandinavischen Seen vorhanden und geht nördlich bis nach Lappland und zur Halbinsel Kola.

Die Tiere der Schweizer Kolonien von *Bythotrephes longimanus* zeigen konstante Abweichungen von den nordischen, deren typischste Form

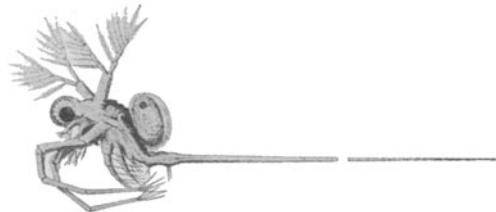


Fig. 3. *Bythotrephes longimanus* Leydig. (Schweizer Form.) — (Nach Vosseler aus Lampert.)

— aus dem Sarekgebirge im nördlichen Lappland — *Lilljeborg* als *Var. arctica* bezeichnet hat. Exemplare aus dem südlichen Schweden stehen zwischen beiden. Im folgenden sind diese Verschiedenheiten tabellarisch zusammengestellt:

Bythotrephes longimanus Leydig.

	var. arctica (Sarek)	s. s. (Schweiz)
Maximum der Körperlänge (ohne Schwanzstachel)	5 mm	2 mm
Zahl der Subitaneier	7–9	(1–) 2–3 (–4)
Zahl der Dauereier .	4–6 (–9)	2
Länge der drei distalen Glieder des ersten Beinpaars in % der Körperlänge	42,2–62,4 %	88,2 %
Börstchen des dritten Gliedes des ersten Beinpaars	zahlreicher	wenig, zahlreich
Schwanz	relativ kürzer	relativ länger
Pigment des Auges .	Stützzellen in ihrer ganzen Ausdehnung pigmentiert	beschränkt auf die Retinulazellen und die inneren Teile der Stützzellen
Zahl der rudimentären Facetten im Auge .	etwa 20	etwa 5

Bythotrephes leitet sich sicher von einer dem Krebschen *Polyphemus* ähnlichen Form ab; dieses hat kürzere Beine des ersten Paares, zahlreichere Borsten am dritten Gliede dieser Beine und einen viel kürzeren Schwanz als *Bythotrephes*; von den beiden Formen des *Bythotrephes longimanus* aber steht, wie hiernach ja unmittelbar ersichtlich, die

nordische Varietät ihrem ganzen Bau nach der Stammform viel näher, ist also ursprünglicher als die südliche. Schon hieraus geht hervor, daß *Bythotrephes longimanus* „eine ursprünglich subarktische Art ist, die jetzt unter den günstigsten Bedingungen in den nördlichsten Teilen Europas lebt“, während die südlichen Kolonien — die ja aus kleineren, weniger fortpflanzungskräftigen Individuen bestehen — „unter ihr ursprünglich fremden Verhältnissen“ stehen, und sich demgemäß auch morphologisch verändert haben. Wohl die interessanteste dieser Veränderungen betrifft die Pigmentierung des Auges. Die gleichmäßigere Ausbreitung des Pigments im Auge der *var. arctica* zeigt wiederum den ursprünglichen Zustand, der den bei *Polyphemus* vorhandenen Verhältnissen entspricht. Die Beschränkung der Pigmente auf die mehr proximalen Teile des Auges, durch die das Auge zweifellos lichtstärker wurde, kann vielleicht mit dem Tiefenleben der Schweizer Formen in Zusammenhang stehen; es ist aber auch möglich, daß diese Pigmentreduktion und die — nach *Ezner* — dadurch erhöhte Tätigkeit des Tieres, Bewegungen aufzufassen und Abstände zu beurteilen, mit der Raubtiernatur des *Bythotrephes* in Verbindung steht, die anscheinend bei der südlichen Varietät (cfr. Verlängerung der Greiforgane des ersten Beinpaars!) noch stärker ausgeprägt ist, als bei der nördlichen. (Ansicht *Sven Ekmans*.)

Daß die südlicher lebenden Kolonien von *Bythotrephes* zu Tiefenbewohnern der Seen geworden sind, während die im Norden lebenden auch in der Uferregion und in ganz flachen Gewässern vorkommen, ist eine Erscheinung, die, wie schon erwähnt, bei vielen Eiszeitrelikten zu beobachten ist. Die postglaziale Erhöhung der Temperatur in den oberen Schichten der Seen und in den flachen Tümpeln ist sicher das *primum movens* dafür gewesen.

Wenn auch der Kausalzusammenhang zwischen den Veränderungen der Form und denen des Mediums hier noch nicht durchweg klar ist, so steht doch fest, daß die Art *Bythotrephes longimanus* gegenwärtig in einer Spaltung in zwei Arten, eine nördliche im Sarek und eine südliche in der Schweiz begriffen ist. In den dazwischen gelegenen Gebieten treffen wir Zwischenformen an.

Noch mehr fortgeschritten ist die Spaltung bei den nun zu besprechenden Tieren; eigentliche Mittelformen sind hier nicht mehr vorhanden, nur die große Übereinstimmung in den systematisch auch sonst wichtigen Organen (vor allem den Geschlechtsorganen) zeigt hier den genetischen Zusammenhang der räumlich völlig isolierten Kolonien an¹⁾.

¹⁾ Vgl. zum Folgenden das Sammelreferat von *Paul Steinmann*, Die polypharyngealen Planarienformen und ihre Bedeutung für die Deszendenztheorie, Zoogeographie und Biologie. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie I, 1908, S. 679—690. Hierin nähere Literaturangabe.

Der Strudelwurm *Planaria alpina* ist im Norden und in den Hochalpen in fließenden Gewässern und Seen weit verbreitet und bewohnt im Mittelgebirge und vereinzelt in der Ebene kalte, gleichmäßig temperierte Quellen und Bäche. Sein Verbreitungsgebiet ist in eine Menge, meist streng isolierter Einzelareale gespalten, die naturgemäß auch in ihren Lebensbedingungen nicht unbedeutliche Differenzen aufweisen. Und doch ist die Art äußerst konstant und formbeständig: die Exemplare aus dem Norden, aus den Alpen, dem Mittelgebirge, der Ebene, alle weisen sie den gleichen Bau auf. Nur im äußersten Süden und im Südosten ihres Verbreitungsgebietes hat die Alpenplanarie neue, interessante Formen gebildet. Im Jahre 1902 entdeckte *Mrázek* in kalten montenegrinischen Bergquellen und -bächen einen von ihm *Planaria montenegrina* benannten Strudelwurm, der in allen Einzelheiten des Baues mit *Planaria alpina* übereinstimmte, auch an ähnlichen, stenothermen Stellen wie jene lebt. Nur besitzt *Planaria montenegrina* an Stelle des einen Pharynx (Rüssels) durchschnittlich deren 10, 12 oder 14. Im gleichen Jahre fand *Chichkoff* in der Nähe von Sofia ganz ähnliche Würmer (er nannte sie *Phagocata cornuta*), die jedoch noch eine größere Anzahl von Rüsseln — bis 39 — besaßen. In kalten Gebirgsquellen Südtaliens traf 1907 *Paul Steinmann* eine dritte polypharyngeale Planarienform aus der allernächsten Verwandtschaft von *Planaria alpina* an, *Planaria teratophila*, die im wesentlichen mit *Planaria montenegrina* übereinstimmt, aber doch einige, wenn auch kleine, so doch konstante Unterschiede ihr gegenüber aufweist. (Pharynxzahl stets ungerade, 3—17, im Durchschnitt 11—15; Lage der Hodenzone etwas anders als bei *Planaria montenegrina*.) (Fig. 4.)

Wiederum war es *Mrázek*, der 1906 in einer kleinen, kristallklaren Quelle Montenegros eine vierte polypharyngeale Planarie entdeckte. Auch sie stimmt im Bau des Genitalapparates ganz mit *Planaria alpina* überein, besitzt aber 3 Rüssel; sie ist fernerhin pigmentlos und blind!

Daß die eben genannten polypharyngealen Planarien von der monopharyngealen *Planaria alpina* abstammen und erst in jüngster, postglazialer Zeit sich von ihrer Stammform getrennt haben, ist sicher. Schwieriger ist die Frage nach der Verwandtschaft der Polypharyngealen untereinander zu beantworten. Ehe man nicht die Verbreitung dieser Formen auf dem Balkan und in Italien genau festgestellt hat, wird sich m. E. Sicherheit darüber nicht gewinnen lassen. *Steinmann* glaubt selbst für die so ähnlichen *Planaria montenegrina* und *teratophila* aus geographischen Gründen einen genetischen Zusammenhang ausschließen zu müssen. Er hält die Polypharyngie beider Arten für eine Konvergenzerscheinung und meint, „daß zwei geographisch getrennte Kolonien von *Planaria alpina* infolge gleicher biologischer Bedingungen voneinander unabhängig polypharyngeal wurden“. Welcher Art aber diese zur Polypharyngie führen-

den biologischen Bedingungen sind, darüber läßt sich Sicheres nicht sagen. Wohl sind mancherlei Erklärungsversuche gegeben worden, und wir verdanken besonders *Steinmann* geistvolle Spekulationen, die die Polypharyngie als „ein durch ungünstige Temperaturverhältnisse hervorgerufenes teratologisches Merkmal, das durch Selektion erblich befestigt wurde“, erklären wollen. Aber trotz allem ist, wenigstens meiner Meinung nach, das Problem des Auftretens der Polypharyngie bei den Planarien noch ungelöst.

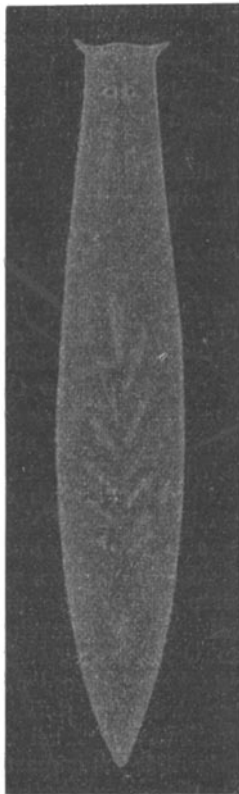


Fig. 4. *Planaria teratophila* Steinmann. (Nach *Steinmann*.) In der Mitte des Tieres scheinen die zahlreichen Rüssel durch, gegen das Ende hin der Genitalapparat

Wir müssen uns damit bescheiden, die Tatsache festzustellen, daß postglazial sich von *Planaria alpina* eine Anzahl eigenartiger neuer Arten abgespalten haben, wenn uns auch das „Warum“ und „Wie“ dieser Artneubildung noch offene Fragen bleiben.

Bei allen bis jetzt geschilderten morphologischen Differenzierungen von Eiszeitrelikten handelte es sich um Süßwasserbewohner, deren Verbreitungsgebiet durch die Temperaturverhältnisse der Postglazialperiode in Einzelareale zerstückelt wurde. Dadurch kamen die geographisch isolierten Kolonien unter verschiedenartige Mediumbedingungen und so war die Möglichkeit biologischer wie morphologischer Veränderungen, Abspaltung neuer Rassen, Varietäten oder Arten, gegeben.

Nicht weniger interessant aber sind die, ebenfalls mehrfach bekannt gewordenen und gut bis in die Einzelheiten durchforschten Beispiele *mariner* Organismen, die nach der Eiszeit durch geographisch-geologische oder klimatische Änderungen und Verschiebungen oder auch aus anderen Gründen zu Süßwasserbewohnern wurden und dabei mehr oder weniger weitgehende Änderungen ihrer Gestalt erlitten.

Hier ist vor allem *Mysis relicta* (Lovén) (Fig. 5) oder, wie man sie lieber bezeichnen sollte, *Mysis oculata* Fabr. *forma relicta* Lovén zu nennen, jener schizopode Krebs, dessen eigenartige Verbreitung, seit Lovén ihn 1861 im Wener- und Wettersee entdeckte, so viele Forscher beschäftigt hat¹⁾.

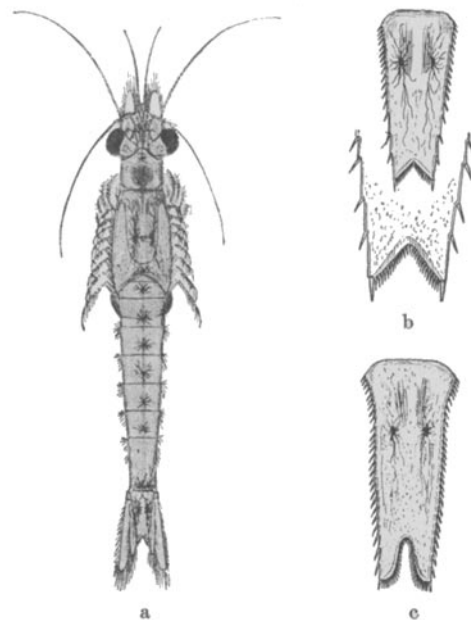


Fig. 5. *Mysis oculata* nebst *forma relicta*. (Nach G. O. Sars.)

- a *Mysis oculata* f. *relicta* von oben gesehen.
- b desgl. Schwanzplatte (Telson) stärker vergrößert.
- c *Mysis oculata*, erwachsenes Tier, Schwanzplatte.

Mysis relicta ist in folgenden Binnenseen verbreitet:

- in Deutschland in zahlreichen Seen, die zur Ostsee abwässern, dagegen nicht in Seen des Nordseegebietes;
- in Dänemark im Fursee;
- in Schweden, Finnland und Rußland in zahlreichen Seen des Ostseegebietes (und in 3 Seen, die zum Weißen Meere abwässern);
- in Norwegen in Mjösensee;
- in Irland im Lough Neagh, Lough Erne, Lough Corrib;

¹⁾ Vgl. *Samter*, Die geographische Verbreitung von *Mysis relicta*, *Pallasiella quadrispinosa*, *Pontoporeia affinis* in Deutschland, als Erklärungsversuch ihrer Herkunft. Anhang zu den Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss. vom Jahre 1905, Berlin. Hierin nähere Literaturangaben.

in Nordamerika im Superior, Michigan, Erie, Green Lake.

Die Mysiden sind eine typisch marine Familie, die nur wenige Vertreter ins Süßwasser sendet. Die der Relictenmysis nächst verwandte Art, von der jene sicher abstammt und von der sie sich nur in geringen, später noch zu besprechenden Merkmalen (vgl. Fig. 5) unterscheidet, ist *Mysis oculata* Fabr., ein arktisches Tier, das im nördlichen atlantischen und im Eismeer weit verbreitet ist. Wie hat *Mysis relicta* an ihre verschiedenen, räumlich so weit getrennten Wohnstätten gelangen können?

Ich muß es mir versagen, hier auf die Einzelheiten einzugehen und gebe nur die Resultate der Untersuchungen Samters, die mir einen so hohen Grad von Wahrscheinlichkeit zu besitzen scheinen, wie es überhaupt bei derartigen tiergeographischen Spekulationen möglich ist. Vorausschicken muß ich allerdings noch in Kürze, daß wir im Ostseegebiet nach dem Schlusse der großen Eiszeit vier Hauptperioden unterscheiden können.

1. Die *Yoldiazeit*, in der die Ostsee ein salziges Eismeer war, das seine Fluten vom Weißen Meer bis zur Nordsee ausdehnte. Die Küsten jenes Eismeres heben sich dann, es süßt langsam aus, bis es zu dem großen Binnensee der

2. *Ancyluszeit* wird. Eine ziemlich schnell sich vollziehende neue Landsenkung schafft wiederum eine breite Verbindung mit der Nordsee; Nordseewasser dringt ein; in dieser sog.

3. *Litorinazeit* hat die Ostsee den Charakter der heutigen Nordsee. Allmähliche Verengung resp. Verschluß der zur Nordsee führenden Straßen läßt die Ostsee brackig werden und leitet so zur

4. *Jetztzeit* über.

In dem sich allmählich aussüßenden und zum Ancylussee werdenden Yoldiamer wurde aus der arktischen *Mysis oculata* die Relictaform; diese zog sich vor dem hereinbrechenden salzigen Wasser des Litorinameeres in all die Seen zurück, die damals mit dem Ancylussee in Verbindung standen, d. h. die ostdeutschen Seen, einige schwedische und finnische Seen. Die heute in diesen Seen auftretenden Kolonien der *Mysis relicta* sind also gemeinsamer Herkunft, sind Relikte des Ancylussees. In den zum Weißen Meere abwässernden Seen dagegen sind diese Krebse nachweisbar selbst

scheinlich für die Seen, die zum Skagerrak und Kattegat abwässern, desgl. für den Wener-, Wetter- und Mälarsee und einige andere, sicher ist es ferner für die irischen und nordamerikanischen Seen.

Die *Mysis relicta* oder *Mysis oculata* forma *relicta* genannte Krebsart ist also keine einheitliche, sondern aus der gleichen Stammform an verschiedenen Stellen durch konvergente Entwicklung entstanden.

Nun wird wohl niemand behaupten, daß die Lebensverhältnisse in den amerikanischen, irischen, skandinavischen, deutschen Seen wirklich die gleichen sind; es bestehen hier gewiß gar nicht unbeträchtliche Unterschiede. Um so rätselhafter muß es erscheinen, daß an all diesen Stellen aus der marinen *Oculata* überall die gleiche *Relicta* wurde.

Aber ehe wir dieses Rätsel zu lösen versuchen, müssen wir noch eine zweite Süßwassermysis in den Kreis unserer Betrachtung ziehen, die erst ganz kürzlich von *Sven Ekman* beschrieben worden ist¹⁾.

Sven Ekman fand nämlich in einem Teile des Mälarsees ein Mysismännchen, das in den systematisch wichtigen Körperteilen eine so große Übereinstimmung mit der in der Ostsee weit verbreiteten *Mysis mixta* Lilljeborg zeigte, daß an der Zusammengehörigkeit beider nicht zu zweifeln war. Andererseits wies es aber eine Anzahl von Abweichungen auf, die es äußerlich der *Mysis oculata* forma *relicta* überaus ähnlich machen: diese *Mysis mixta* forma *mälarensis* sieht aus wie eine *Relicta*, die mit den sekundären männlichen Geschlechtscharakteren von *Mixta* ausgerüstet ist! Es ist also aus *Mysis mixta* durch den Übergang aus dem salzigen Ostseewasser in das Süßwasser des Mälarsees eine Form geworden, die der ebenfalls im Süßwasser lebenden *Relicta* sehr ähnlich ist, und, noch merkwürdiger, bei der die Unterschiede gegenüber ihrer Stammart ganz gleichartig sind denen, die die *Relicta*form von ihrer marinen Stammform *Oculata* trennen! Dieselben Körperteile sind in beiden Fällen in derselben Weise betroffen, nur bisweilen in einem etwas verschiedenen Grade!

Die nach *Ekman* hier angeführte Tabelle zeigt dies unmittelbar:

	mixta	mälarensis	oculata	relicta
Körperlänge in mm	bis 30	13	bis 25	bis 20
Länge: Breite der Schuppe der 2. Antenne . . .	9:1	4:1	6:1	6:1
Länge: Breite des Uropodenendopodits	fast 9:1	fast 7:1	—	Länge kleiner als bei <i>Oculata</i>
Dorne am Innenrand des Uropodenendopodits .	etwa 14	5	7	4—6
Länge des Telsons; Tiefe der Endbucht	4,4:1	8:1	5:1	5,9—9,3:1
Dorne jederseits am Außenrande des Telsons . .	etwa 30	19	gegen 30	15—22
Glieder des „Tarsus“ der Pereiopoden	8—9	5—6	6—7	5—7

ständig und ohne Beziehung zum Ostseebecken zu Süßwasserformen geworden; dasselbe ist wahr-

¹⁾ *Sven Ekman*, Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. I. Über ein

Die Überführung der marinen *Mysis oculata* ins Süßwasser hat also nicht nur überall die gleiche *Relicta*-form hervorgebracht¹⁾, nein, auch eine ganz andere Art, *Mysis mixta* wird beim Übergang ins Süßwasser zu einer Form, die im großen und ganzen der *Relicta*-form der *Mysis oculata* überaus gleicht.

Wie ist diese ganz merkwürdige Konvergenzerscheinung zu verstehen?

G. O. Sars hat zuerst bemerkt, daß die für *Relicta* typischen Merkmale „jugendliche Charaktere“ sind; junge *Oculata* gleichen den erwachsenen *Relicta*, oder u. a. W. die Formeigentümlichkeiten der *Relicta* sind durch Entwicklungshemmung entstanden. Und das gleiche gilt nach *Ekmans* Untersuchungen für *Mysis mixta* und ihre Süßwasserform *mälarensis*. Oder noch besser gesagt, diese Charaktere sind nicht nur „jugendliche“, sondern auch „intermediäre“, die man also „als Merkmale der hypothetischen Stammformen der betreffenden Mysiden annehmen muß“.

Und nun löst sich mit einem Male das Rätsel der Konvergenz unserer Süßwassermysiden:

Die Überführung der ursprünglich marinen Arten ins Süßwasser, also in ein Medium, das für die normale Entwicklung der Individuen solcher Arten ein ungünstiges ist, hat überall die gleichen regressiven Veränderungen hervorgerufen und dadurch sogar zwei ursprünglich recht verschiedene Arten — *Oculata* und *Mixta* — in einander so ähnliche Formen — *Relicta* und *Mälarensis* — verwandelt, daß sich nur ihre Männchen durch ihre sekundären Geschlechtsmerkmale unterscheiden lassen, während die Weibchen beider Formen morphologisch identisch sind!

Hydraulische Kupplungen.

Von A. Wyszomirski, Freiberg i. S.

Wenn in technischen Betrieben Arbeit von einer Welle auf eine andere zu übertragen ist, so erfolgt die Verbindung beider durch besondere Organe. Diese Organe sind außerordentlich einfach, wenn es sich um gleichachsige Wellen handelt, die mehr aus äußeren Gründen (Herstellung und Transport) geteilt worden sind, und die, einmal verbunden, während des Betriebes nicht mehr getrennt zu werden brauchen. Man kommt dann zu den sogenannten unlösbaren, starren Kupplungen, die in ihrer einfachsten Form aus zwei Scheiben bestehen, deren Ebenen senkrecht zur

reliktetes Vorkommen von *Mysis mixta* Lilljeborg im Mälaren und über Konvergenzerscheinungen zwischen ihr und *Mysis oculata* f. *relicta* (Lovén). Int. Revue d. ges. Hydrobiol. und Hydrographie V, 1913, S. 540 bis 550.

¹⁾ Einige Unterschiede sind übrigens doch nachgewiesen worden zwischen der *Relicta* des Mälarsees und der des Wettersees.

Wellenachse liegen. Die Scheiben sind auf den Wellen fest aufgekeilt und werden miteinander durch Schraubenbolzen verbunden.

Ganz anders sind die Aufgaben, die solche Kupplungen dem Ingenieur stellen, die sowohl ein Lösen wie auch ein Einschalten der Verbindung während des Betriebes ermöglichen sollen. Mit mehr oder weniger Erfolg wird diese Bedingung von den Reibungskupplungen erfüllt. Auch diese können aus zwei Scheiben bestehen, die aber jetzt konische Räder tragen, und zwar die eine einen Hohlkonus und die andere einen Vollkonus. Die eine Scheibe ist mit der Welle fest verbunden, während die andere zwar auch gegen Drehen gesichert ist, aber eine achsiale Verschiebung zuläßt. Auf diese Weise können beide Kegel fest ineinander geschoben werden, so daß sie durch Reibung die Drehung übertragen, und auch wieder auseinander gezogen werden, wenn die Verbindung gelöst werden soll. Allen diesen Kupplungen ist das eine gemeinsam, daß Drehmoment und Geschwindigkeit in beiden Wellen gleich groß sind. In der Praxis tritt aber häufig das Bedürfnis hervor, mit der Kupplung ein Getriebe zu vereinigen, das es gestattet, beiden Wellen verschiedene Drehzahlen zu geben. Dabei liegt der einfachere Fall vor, wenn das Verhältnis der Umdrehungen konstant ist. Bedeutend schwieriger wird die Lösung der Aufgabe, wenn während des Betriebes eine stoßfreie Änderung dieses Verhältnisses möglich sein soll.

Derartige Probleme werden dem Ingenieur beispielsweise von zwei modernen Beförderungsmitteln gestellt, nämlich dem Automobil und dem Turbinenschiff.

Bei jedem Automobil muß die Energie von dem vorne angeordneten Motor nach der Hinterachswelle geleitet werden. Dabei wird die letztere in der Regel mit einer kleineren Tourenzahl laufen, wie die Motorwelle. Das Verhältnis beider Drehzahlen ist aber nicht konstant, sondern, damit die Leistung des Motors auch bei Steigungen ausreicht, wird der Unterschied zwischen beiden um so größer gewählt werden müssen, je stärker die Steigung ist. Die Übertragung der Leistung erfolgt durch eine unter dem Wagen laufende Welle. Diese ist unterbrochen und läßt die Energie im allgemeinen durch 3 Organe strömen, wodurch einerseits die erwähnte Änderung des Übersetzungsverhältnisses ermöglicht wird, andererseits noch zwei neuen, für den Automobilbetrieb wichtigen Forderungen genügt wird. Die 3 Organe sind:

1. eine lösbare Reibungskupplung, die ein Andrehen des Motors gestattet, ohne daß sich der Wagen in Bewegung setzt,
2. das sogenannte Wechselgetriebe, eine Anordnung von Zahnrädern, durch welche das Übersetzungsverhältnis geändert werden kann,
3. das Differentialgetriebe, das die Bewegung