

Eigendom van het
Westvlaams Economisch Studiebureau
Brugge Reeks / Boek

Über

Grenzen des Wachstums

151824

Von

Dr. Richard Hesse

o. ö. Professor der Zoologie und Direktor des Zoologischen Instituts
an der Universität Berlin

Mit 11 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1927

Richard Hesse

Tiergeographie auf ökologischer Grundlage

Mit 135 Abbildungen im Text. XII, 613 S. gr. 8° 1924

Rmk 16.—, geb. 18.—

Inhalt: I. Die ökologischen Grundlagen der Tierverbreitung. 1. Stellung und Aufgabe der ökologischen Tiergeographie. 2. Die Grundbedingungen des tierischen Lebens. 3. Die Bedeutung der Auslese für die Tierverbreitung. 4. Die Einteilung der Tiere nach den allgemeinen Eigenschaften der Umwelt. 5. Die Ausbreitungsschranken und ihre Überwindung. 6. Die Wirkung der räumlichen Sonderung. 7. Die Ausbreitungsschranken in der Vergangenheit (Historische Tiergeographie). 8. Das Bereich (das Areal) und der Einfluß des Raumes. 9. Der Lebensraum und seine Bevölkerung.

II. Die Verbreitung der Meerestiere. 10. Die physikalischen Verhältnisse des Meeres in ihrem Einfluß auf die tierischen Bewohner. 11. Der Chemismus des Meeres in seinem Einfluß auf die Tiere. 12./13. Die Lebensgebiete des Meeres. a) Das Benthal. b) Das Pelagial. 14. Die Tiefengliederung des Meeres (das abyssale Benthal und Pelagial). 15. Die Flächengliederung des Meeres.

III. Die Verbreitung der Tiere in den Binnengewässern. 16. Die Lebensbedingungen in den Binnengewässern. 17. Die fließenden Gewässer. 18. Die stehenden Binnengewässer. 19. Süßwasser der Tropen und Polargegenden. Andere Binnengewässer

IV. Die Verbreitung der Lufttiere. 20. Die ökologischen Faktoren des Luftraumes in ihrer Wirkung auf die Tiere. 21. Die Tierwelt des Waldes. 22. Die Tierwelt des trockenen offenen Geländes. 23. Die Tierwelt der Sumpf- und Ufergelände. 24. Die Tierwelt des Hochgebirges. 25. Die Tierwelt der Polargebiete. 26. Die Tierwelt der Inseln. 27. Die Tierwelt der unterirdischen Räume. 28. Die Tierwelt der Kulturlandschaft. — Literaturverzeichnis. Autorenregister. Sachregister.

Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 1925: ... Vergleicht man, was vor Erscheinen des Buches und was jetzt an ökologischer Tiergeographie vorliegt so muß man sagen, diese Wissenschaft und gleichzeitig die Grundlage zu ihrem weiteren Ausbau sind mit diesem Buche geschaffen worden. Der Fachzoologe, ob allgemeiner Tiergeograph oder Faunist einer Spezialgruppe, ob physiologisch, ob auf dem Gebiet der Variation oder Deszendenzlehre tätig, der Geograph, den Landschaft und Fauna in ihrem Kanalzusammenhang interessieren und für den als Wirtschaftsgeographen die Lebensbedingungen aller verwertbaren Tiere wichtig sind, der Paläontologie, der für das jetzt so viel behandelte Thema „Organisation und Umwelt bei fossilen Tieren“ hier als Parallelen exakte Grundlagen findet, der Botaniker, den die Verknüpfung von tierischem und pflanzlichem Leben, von Tierverbreitung und Pflanzenverbreitung, die untrennbar sind, beschäftigt, jeder biologisch interessierte Laie, der seine Brehm-Kenntnisse von der Lebensweise hier durch Darstellung von der Bedingtheit der Lebensweise und der Tiergestaltung vertieft, sie alle werden mit dankbarer Bewunderung Hesses Tiergeographie auf ökologischer Grundlage studieren.

Ernst Marcus, Berlin.

Unterrichtsblätter f. Mathematik u. Naturwissenschaft. 1925, Nr. 3: ... Es ist das Verdienst des Verfassers, in dem vorliegenden Werke die gesetzmäßigen Erscheinungen in jenem mannigfaltigen Wechselspiel „Tier und Umwelt“ aus einer erdrückenden Fülle von Tatsachenmaterial herausgearbeitet und in klarer, geschlossener, übersichtlicher Darstellung zusammengefaßt zu haben. . . .

Der erste Abschnitt ist allgemeinen Fragen der Tierökologie gewidmet. . . . Den Hauptteil des Buches bildet die spezielle Behandlung der drei großen Lebenskreise Meer, Binnengewässer, Land . . . Die knappe Skizzierung von Inhalt und Gliederung des Buches muß naturgemäß weit zurückbleiben hinter dem Reichtum der Erkenntnisse und Gedankengänge, die als Summe der bisherigen tierökologischen Forschung darin niedergelegt sind, ganz zu schweigen von der großen Zahl der angeführten Einzelbeispiele, deren Wert durch die reichen Literaturhinweise noch erhöht wird. Das Werk wird dem Zoologen, dem Geographen, dem Geologen und dem Paläontologen schätzbare Dienste leisten, nicht zuletzt dem Lehrer, der eine Fülle von Anregung für den biologischen und erdkundlichen Unterricht daraus schöpfen kann.

R. Wilckens (Hannover).

Über Grenzen des Wachstums

Von

Dr. Richard Hesse

o. ö. Professor der Zoologie und Direktor des Zoologischen Instituts
an der Universität Berlin

Mit 11 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1927

Alle Rechte vorbehalten

Meinem Bruder

Paul Hesse

dem trefflichen Malakozoologen

zu seinem siebzigsten Geburtstag

gewidmet.

Zu den Kennzeichen der Tierformen, nicht nur der Arten, sondern auch der Gattungen, Familien, Ordnungen und Klassen, gehört auch die Körpergröße mit ihren mehr oder minder großen Schwankungen. Unter gleichen Umweltsverhältnissen leben ganz verschieden große Tiere: Räder- und Bärtierchen sind stets klein, von mikroskopischen Ausmaßen; Regenwürmer oder Schnecken sind als fertige Tiere stets größer; noch bedeutendere Größe erreichen die Arthropoden oder gar die Wirbeltiere. Aber alle diese Tiere beginnen ihre Entwicklung als Einzelzelle. Das Ei eines Räder- oder Bärtiers ist nicht viel kleiner als das Ei eines Säugers, und doch entsteht aus ihm nur ein winziges Wesen. Schon früh ist sein Wachstum zu Ende, das bei dem Säuger viel, viel länger dauert. Diese Dauer des Wachstums ist erblich fixiert. Sie ist beim Räder- oder Bärtier auf eine geringe Zahl von Teilungsfolgen festgelegt, die nicht überschritten wird; zehn aufeinander folgende Teilungsschritte genügen, um die Zahl der Zellen (959) entstehen zu lassen, die den Körper eines solchen Tierchens (*Hydatina*) zusammensetzen. Beim Menschen aber mögen sich etwa 50 solcher Teilungsschritte folgen, um die vielen Billionen Zellen zu bilden, die während seines Lebens in seinem Körper entstehen, bis die Teilungsfähigkeit seiner Körperzellen erschöpft, bis der Körper vergreist ist. So ist auch die Körpergröße erblich fixiert.

Was über die frühere oder spätere Beendigung des Wachstums entscheidet, lässt sich schwer mit Sicherheit sagen. „Ein jeder Typus involviert schon in seinem Plasma durch die physikalischen und mechanischen Verhältnisse der Anlage eine gewisse Begrenzung“, sagt R. Leuckart in seinem feinen Aufsatz über den „Bau der Insekten“, und das gilt auch für seine Größe. „Ein Wirbeltier kann nicht unter eine gewisse Größe herabsinken, ohne aufzuhören, ein Wirbeltier zu sein.“ „Die Anwesenheit eines inneren, gegliederten Skeletts setzt eine bestimmte Größe voraus. Es gehört eine gewisse Kraftleistung dazu, das Skelett zu tragen, eine noch größere, es für

lokomotorische Zwecke zu verwenden. Die Kraftleistung kann nur durch eine entsprechende passend angeordnete Muskelmasse erzielt werden, die zu ihrer Integrität an die Entwicklung der nutritiven Organe ihre bestimmten Anforderungen stellt.“ Dagegen wird ein äußeres Röhrenskelett, wie das der Arthropoden, „nicht bloß mit einer geringeren Masse dieselben Leistungen erfüllen, also leichter sein können, sondern auch den zur Bewegung bestimmten Muskeln eine größere Insertionsfläche darbieten. Die Vorteile der Skelettbildung lassen sich auf diese Weise mit einer sehr geringen Körpergröße vereinigen“. So ist die Minimalgröße eines Insekts weit geringer als die eines Wirbeltieres; das liegt im Bauplan begründet. In der Reihe der Wirbeltiere aber bedingt die Homöothermie ein höheres Minimalmaß als es die pökilothermen Wirbeltiere aufweisen; denn mit Abnahme der Körpermasse wird die Körperoberfläche im Verhältnis zur Masseneinheit immer größer, und damit ergibt sich bei Homöothermen eine Zunahme der Wärmeabgabe, die an den Stoffwechselleistungen des Organismus ihre Grenze findet. So ist das kleinste Wirbeltier ein Fisch, und die kleinsten Säuger und Vögel sind bedeutend größer. — Ebenso sind die Maximalgrößen der verschiedenen Typen durch mechanische Grenzmöglichkeiten festgelegt.

Aber auch innerhalb der einzelnen Baupläne der Tiere wechselt die Körpergröße, wenn auch in engeren Grenzen, so doch recht bedeutend; ja selbst innerhalb derselben Art finden wir Schwankungen, nicht bloß zwischen Rassen und Lokalformen der Art, sondern auch zwischen den Individuen derselben Rasse. Die Ursachen für solche Verschiedenheiten sind mannigfach. Die Grenze des Wachstums kann durch innere und durch äußere Bedingtheiten gegeben sein.

Bei den inneren Bedingtheiten der Körpergröße liegt es nahe, zuerst an deren erbliche Fixierung zu denken. Zweifellos kann eine bestimmte Körpergröße erblich sein; wir sehen das bei den Rassen unserer Haustiere; wir sehen es auch beim Menschen, wo in einzelnen Familien ein bedeutendes, in anderen ein geringes Größenmaß durch Generationen vererbt werden kann. Freilich soll damit keineswegs behauptet werden, daß ein besonderer Erbfaktor für Körpergröße vorhanden sei. Die Wachstumsgrenze kann sehr wohl

mittelbar, durch bestimmte erbliche Organisationsverhältnisse, bedingt sein; sehen wir doch, daß die Dauer des Wachstums und damit die Körpergröße pathologisch durch innere Faktoren beeinflußt werden kann.

Das Wachstum zeigt sich nämlich bei den Säugern von bestimmten Verhältnissen der inneren Sekretion abhängig. Die Tätigkeit der Hypophyse hat für das Wachstum eine große Bedeutung; bei Fällen tuberkulöser Erkrankung dieser Drüse sah man Zwergwuchs auftreten, während gesteigerte Tätigkeit der Hypophyse bei geschwulstartiger Vergrößerung ihres vorderen Lappens mit Riesenwuchs verknüpft war. Bekannt ist, daß angeborener oder erworbener Schilddrüsenmangel neben anderen Schädigungen auch Wachstums-hemmungen (Zwergwuchs) zur Folge hat. Auch die von den Gonaden ausgehenden Hormone begrenzen die Wachstumsdauer; wenn sie fehlen, wie bei menschlichen Frühkastraten oder bei eunuchoider Hypoplasie des Genitales, beobachtet man ein Offenbleiben der Wachstumsfugen am Gliedmaßenskelett und damit eine Verlängerung des Wachstums, die zur Hochbeinigkeit führt, während mit geschlechtlicher Frühreife eine frühzeitige Verknöcherung der Wachstumsfugen und damit Kurzbeinigkeit verknüpft ist.

Auch durch äußere Einwirkungen kann das Maß des Wachstums und damit die Körpergröße bedingt werden. Am bekanntesten ist die Abhängigkeit von der Ernährung. Der Einfluß von Quantität und Qualität der Nahrung auf die Körpergröße ist vielfach durch Erfahrungen festgestellt und auch experimentell geprüft. Nahrungs-mangel gibt Kümmerformen, bei Schmetterlingen, bei Haustieren, beim Menschen. Karpfen und Brachsen bleiben klein in übersetzten Teichen, wo sie nicht genügend Nahrung finden; der Brachsen wächst schlecht bei Cladocerennahrung, mittelmäßig, wo er Tubificiden, Chironomidenlarven und Mollusken findet, gut bei reiner Chironomiden-larvenkost. Titschack stellte exakte Versuche über das Wachstum der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.) bei Futter von abgestuftem Nährstoffreichtum an und fand, daß bei dem schlechtesten Futter die Falter am leichtesten waren, selbst bei sehr ausgedehnter Freßzeit, bei dem besten am schwersten; das Gewicht schwankte bei den ♂♂ zwischen 0,6 und 2,7 mg (1:4,5), bei den ♀♀ zwischen 2 und 5,9 mg

(1:3). — Auch dann, wenn die Freßzeit einer Schmetterlingsraupe infolge von Temperaturerhöhung durch früheren Eintritt der Verpuppungsreife abgekürzt und damit die Gesamtmenge der aufgenommenen Nahrung verkleinert wird, ist die Körpergröße des Falters geringer. „Ein Pärchen von *Lasiocampa pruni* L. (♂ 50, ♀ 62 mm spannend) ergab, bei 30° C vom Ei inklusive auferzogen, nach 28 bis 52 Tagen Raupenleben und 10—13 Tagen Puppenruhe ♂ von 36—40 mm und ♀ von 39—45 mm Spannweite“ (Standfuß). Hier ist wohl durch die erhöhte Temperatur die Entwicklung der Geschlechtsorgane beschleunigt und damit ein früherer Eintritt der Verpuppung bewirkt.

Das Umgekehrte scheint vorzuliegen bei dem Riesenwuchs, wie er so oft bei polaren Meerestieren und Tiefseetieren angetroffen wird. In meiner „Tiergeographie auf ökologischer Grundlage“ ist auf S. 165 ff. eine lange Reihe von Beispielen dafür aufgezählt; hier seien noch einige besonders auffällige hinzugefügt: von Gammariden erreicht *Anonyx nugax* (Phipps) in borealen Meeren 18 mm Länge, in arktischen bis 50 mm, *Liljeborgia fissicornis* (Sars) 10 bzw. 31 mm Länge; die Hyperide *Themisto compressa* Goës mißt im Kanal 6—7, boreal 12—16 und arktisch 25—30 mm (Schellenberg). Es ist höchst wahrscheinlich, daß hier durch die niedrige Temperatur der Eintritt der Geschlechtsreife verzögert wird, und das hat eine längere Freßzeit bei reichlicher Nahrung und damit eine bedeutendere Körpergröße zur Folge. Vielleicht ist der Zusammenhang ebenso in jenen Fällen, die man als „Bergmannsche Regel“ zusammenfaßt, wo die Körpergröße bei homöothermen Wirbeltieren (Vögeln und Säugern) durch die Temperatur beeinflußt wird. Es nimmt innerhalb der gleichen Art die Körpergröße um so mehr zu, je kühler das Klima ist. Aus der Fülle der Beispiele mögen einige wenige genügen: die Flügellänge (als Maß der Körpergröße) des Spechtes *Colaptes auratus* L. nimmt von Florida bis Alaska allmählich zu von 147,5 bis zu 163,8 mm; oder bei dem Opossum *Lutreolina crassicaudata* Desm. hat der ♂ Schädel in Britisch Guiana eine Basilarlänge von 60 mm, in Paraguay eine solche von 70,7 mm, in Argentinien von 75 mm.

Daß Tiere unter ungünstigen Lebensbedingungen in der Körpergröße zurückbleiben, auch beim Vorhandensein reichlicher Nahrung, zeigt z. B. die Tierbevölkerung der Ostsee. Alle marinier Tierarten nehmen hier mit abnehmendem Salzgehalt des Wassers, also von SW nach NO, an Größe ab. Ebenso finden sich in den Kanälen und Becken der Salinen um so kümmerlichere Formen der wenigen dorthin vordringenden Meerestiere, je höher der Salzgehalt wird. Die Einzeleinflüsse, die dies Kleinerwerden im Pejus bewirken, sind noch nicht analysiert.

Vielfach ist auch der Größe des Lebensraums, der einem tierischen Individuum zur Verfügung steht, ein Einfluß auf die Körpergröße des Tieres zugeschrieben worden. Die Tatsache, daß Säugetiere auf Inseln vielfach in Zwergformen vorkommen, ist oft in diesem Sinne als direkte Wirkung der Raumbeschränkung gedeutet. Hier einige Beispiele: Die kleinsten Rothirsche des europäischen Nordens sind die der Insel Rum an der Ostküste Schottlands (Trouessart). Die Sambarhirsche von Luzon (*Cervus unicolor philippinus* H. Smith) und von Basilan (*C. u. nigricans* Brooke) sind viel kleiner als die des Festlands (0,71 m und 0,61—0,66 m gegen 1,62 m) (Lydekker); ebenso ist der Rusa (*Cervus hippelaphus* Cuv.) von den Molukken und von Timor kleiner als die javanische Form (Lydekker). Nach Abel Chapman lebt auf gewissen Inseln des Roten Meeres *Gazella arabica* Licht. in einer Zwergrasse, die ein Drittel des Gewichts der normalen Rasse nicht überschreitet. Der Hirscheber *Babirussa babyrussa frosti* Thom. von der Insel Tali Aboe, östlich von Celebes, ist kleiner als *B. b. celebensis* Den. auf Celebes. Weitere Beispiele siehe in meiner „Tiergeographie“ S. 553. Für solche Tatsachen sind, unter Ablehnung der direkten Wirkung des Raumes, verschiedene Erklärungen beigebracht: Inzuchtwirkung, Temperaturwirkung (Spezialfall der Bergmannschen Regel); selbst zugegeben, daß sie für manche Fälle zutreffen, versagen diese Erklärungsversuche in anderen Fällen. So ist die Größe von *Daphnia cucullata* G. O. Sars in der Zusammenstellung Waglers (S. 295 und Taf. XIV) umgekehrt proportional der Größe der Wohngewässer. Die Größe des Herings nimmt in dem Maße ab, wie ozeanische Bedingungen denen enger Wasserräume Platz machen

(Storrorw). Die Coregonen aus dem Greifensee und Pfäffikonsee sind Zwergformen gegenüber denen aus dem Zürichsee (Vogt und Hofer). Wenn die Bachforellen der Aare im Durchschnitt 240 g, die aus ihren Zuflüssen nur 130 g wiegen (Surbeck, Schweizer Fischereitzg. 1914, Nr. 9), so ist das vielleicht unabhängig von der Größe dieser Gewässer und läßt sich so erklären, daß in den schneller fließenden kleineren Bächen die Fische mehr Kraft (und damit Stoff) aufwenden müssen, um der Strömung entgegenschwimmend sich an der gleichen Stelle zu halten, daß sie also weniger Stoff für das Wachstum übrig behalten.

Ähnliche Größenabhängigkeit findet sich bei Binnenschmarotzern. „Es ist bekannt, daß die Raumverhältnisse der Umgebung auf die Körpergröße der Parasiten einen sehr bestimmten Einfluß ausüben; und es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, daß die beträchtlichen Größenschwankungen bei *Sphaerostomum bramae* (O. F. Müll.) (= *Distomum globiporum* Rud.) z. T. wenigstens auf solche Einflüsse zurückzuführen sind“ (Looss 1894). Dieser Wurm schwankt in der Länge zwischen 1 und 4,2 mm; er lebt im Darm vieler Süßwasserfische, bei Barbe und Gründling, bei Karpfen und Ellritze, bei Nase und Schmerle. Ebenso wird *Bunodera luciopercae* (O. F. Müll.) in kleinen Kaulbarschen 1 mm lang, in großen Zandern aber bis 3, ja nach Olsson bis 4,5 mm. Auch die sehr wechselnde Größe von *Haplometra cylindracea* (Zed.) in den Lungen des Grasfrosches (*Rana temporaria* L.), die schon bei 3—4 mm Länge reif sein kann, aber auch 10, ja selbst 20 mm lang wird, glaubt Looss durch die Raumverhältnisse der Umgebung erklären zu können.

Versuche schienen allerdings eine Einwirkung des Raumes auf die Körpergröße zu bestätigen. Semper fand, daß Limnaeen gleicher Brut in großen Wassermengen schneller wachsen als in kleineren; er hatte aber die giftige Wirkung der Stoffwechselprodukte nicht genügend in Betracht gezogen, die in der kleineren Wassermenge fühlbarer wird als in der großen. Babák erreichte aber, bei sorgfältiger Ausschaltung dieser Giftwirkung, den gleichen Unterschied bei Kaulquappen, die in verschiedenen großen Wassermassen aufwuchsen. Goetsch konnte zeigen, daß Axolotlarven im engen Raum bei

gleicher Wassermenge (Gefäße mit durchbohrtem Boden wurden in größere Gefäße eingehängt) langsamer wachsen, daß das aber durch gegenseitige Störung der Tiere bedingt wird, die einen größeren Stoffverbrauch bewirkt; dagegen hat bei weniger beweglichen Formen, Planarien und *Hydra*, unter sonst gleichen Bedingungen die Enge des Raumes keinen Größenunterschied zur Folge. So dürfte wohl auch in Babáks Versuchen der Störungsfaktor von wesentlichem Einfluß gewesen sein. Jedenfalls ist die Beziehung zwischen Wohnraum und Körpergröße noch eine offene Frage. Ob im freien Leben Stoffwechselprodukte und gegenseitige Störung von Bedeutung sein können, läßt sich nur von Fall zu Fall entscheiden.

Die Körpergröße eines Tieres wird also bestimmt durch das komplexe Zusammenwirken einer ganzen Reihe von verschiedenartigen Bedingungen. Dadurch wird die Analyse der Einzelwirkungen sehr erschwert. Hier möchte ich jetzt anknüpfen an die experimentell am besten geprüfte und einwandfrei erwiesene Wirkung mehr oder weniger reichlicher Ernährung auf die Körpergröße, und Verhältnisse besprechen, die damit auf das engste zusammenhängen.

Die Menge der aufgenommenen Nährstoffe, die Ernährungsintensität, hängt nicht einfach ab von der Menge und Beschaffenheit des aufgenommenen Futters, sondern auch davon, wieviel von dem Futter das Tier in einer gegebenen Zeit verdauen und resorbieren kann, wieviel Ernährungsarbeit es zu leisten vermag. Daß bei lebhafter Beanspruchung des Stoffwechsels diese Fähigkeit nicht ausreichen kann, zeigen die Versuche von Läpicque. Bei dem Webervögelchen *Estrilda astrild* (L.) wird bei 20° C zwei Drittel der aufgenommenen Nahrung für Wärmeerzeugung verbraucht; sinkt die Temperatur der Umgebung auf 15° , wird also wegen erhöhter Wärmeabgabe reichere Stoffwechselwärme erforderlich, so reicht ihm die Kürze unserer Wintertage nicht mehr aus zu genügender Nahrungsbeschaffung; trotz beständigen Fressens magert das Tierchen ab und verhungert, während es bei $30-35^{\circ}$ lebhaft ist und gedeiht. Wird seine Freßzeit durch künstliche Beleuchtung täglich um 2—3 Stunden verlängert, so hält es selbst Temperaturen von 14° , ja von 13° ohne Schaden aus. Wahrscheinlich würde eine, freilich nicht erreichbare,

Vergrößerung seines Verdauungsapparates die gleiche Wirkung haben.

Die Größe der Oberfläche des gesamten Darmsystems ist aber bei Wirbeltieren mit ihrer weitgehenden Arbeitsteilung im Darmkanal nicht einwandfrei abzuschätzen und damit ihre Beziehung zur Ernährungsarbeit schwer nachweisbar. Einfach und einleuchtend ist das aber möglich bei Tieren, wo im Darm eine Arbeitsteilung noch nicht eingetreten ist, weder zwischen einzelnen Abschnitten des Verdauungsdarms — der Zufuhrdarm, Pharynx und Ösophagus, kommt nicht in Betracht —, noch zwischen den Zellen des Darmepithels. Dieser Zustand besteht bei den Tieren, die einen Urdarm besitzen, d. i. einen Darm mit primär nur einer Öffnung nach außen, die zugleich als Mund und After dient, also bei Coelenteraten (Cnidarien) und Plathelminthen. Das gleiche liegt auch vor bei den Spongien, deren Ernährungssystem mit dem Darme der übrigen Metazoen nicht schlechthin vergleichbar ist. In diesen Fällen ist alle Ernährungsarbeit an die gleichartigen Zellen des Darmepithels, bei den Spongien der Gastralschicht, gebunden und auf sie beschränkt; die Verdauung ist intrazellulär, sie geschieht nicht im Darmraum, sondern innerhalb der Zellen des Darmepithels bzw. der Gastralschicht; die Gesamtleistung setzt sich aus der Summe der gleichartigen Leistungen dieser Zellen zusammen. Die mögliche Maximalleistung ist also der Summe dieser Zellen, d. i. der Darmoberfläche proportional.

Auf solch einfache Formen lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit die folgenden Gedankengänge anwenden. Die nach Maßgabe der Darmoberfläche aufgenommenen Nährstoffe dienen zunächst dazu, die Ausgaben für den Betrieb des Körpers, für Muskel- und Flimmerbewegung, für Nervenleitung, für Produktion von chemischer Energie bei der Verdauung, für die Fortschaffung der Stoffwechselprodukte u. a. zu bestreiten; was übrigbleibt, wird für die Vergrößerung des Körpers, also für Wachstum, verwendet. Vergrößert sich nun der Körper gleichmäßig nach allen Seiten, bleibt also das wachsende Tier dem jungen im allgemeinen stereometrisch ähnlich, wie das meist nahezu zutrifft, so wird nach mathematischen Gesetzmäßigkeiten bei dem größeren Tier die Darmoberfläche im Verhältnis

zur Körpermasse kleiner sein als bei dem jungen; die maximale Ernährungsarbeit wird also relativ geringer. Die Ausgaben für den Betrieb nehmen zu proportional der Masse (bei wechselwarmen Tieren allgemein, bei eigenwarmen mit Ausnahme der Wärmeproduktion, die proportional der Oberfläche wächst), die Menge der aufgenommenen Nahrung aber nur proportional der Darmoberfläche; daher wird der für das Wachstum übrig bleibende Rest beim größeren Tier kleiner sein und wird bei weiterem Wachstum in ähnlichen Proportionen schließlich gleich Null werden: das Tier ist ausgewachsen; es kann mit der gegebenen Darmoberfläche nur eben die für den Betrieb (und für die Fortpflanzung, d. i. das Wachstum über das individuelle Maß hinaus) notwendigen Stoffmengen beschaffen. So gehört bei jedem Bauplan zu einer bestimmten Darmoberfläche eine bestimmte Körpermasse, die nicht überschritten werden kann. Ein weiteres Wachstum unter Beibehaltung der Körperproportionen wäre nur möglich: 1. wenn die Betriebsausgaben herabgesetzt werden, oder 2. wenn die Darmoberfläche auf mutativem Wege vergrößert wird.

Ein weiteres Wachstum ist freilich auch dann möglich, wenn die Darmoberfläche proportional der Körpermasse vergrößert wird, durch lineares, nicht stereometrisches Wachstum, wobei die Körperproportionen nicht beibehalten werden können. So ist es bei vorwiegendem Längenwachstum, wie es manche Trematoden zeigen, z. B. *Clinostomum dimorphum* Brn., das bei 2—2,7 mm Breite 60 bis 100 mm lang wird, oder *Otodistomum cestoides* (v. Ben.), das 3—5 mm breit und 65 mm lang wird. So ist es auch bei den Knospungen der Schwämme und Cnidarien und bei den Teilungen der kettenbildenden rhabdocoelen Turbellarien. Da handelt es sich um Bildung von Tierstücken, nicht um Vergrößerung der Individuen.

Der Fall, daß weiteres Wachstum dadurch erreicht wird, daß die Betriebsabgaben herabgesetzt werden, tritt offenbar bei dem Riesenwuchs in kalten Meeren ein; dort ermöglicht die infolge niedriger Temperatur herabgesetzte Stoffwechselintensität, die geringere Bewegung bei guter Ernährung Hand in Hand mit Ersparnis der Ausgaben für die Fortpflanzung bei hinausgezögerter Geschlechtsreife einen größeren Überschuß für das Wachstum.

Nach dieser Auffassung ist also die Körpergröße eine Funktion (im mathematischen Sinne) der Darmoberfläche. Es ist freilich auch die Annahme möglich, daß die Darmoberfläche eine Funktion der Körperoberfläche sei, daß das Bedürfnis nach mehr Nährstoffen durch funktionelle Anpassung der Darmoberfläche, d. i. durch deren adaptive Vergrößerung befriedigt wird, ohne daß dabei eine erblich neue Form entsteht. Daß eine solche funktionelle Anpassung der Darmoberfläche an das Nahrungsbedürfnis möglich ist, zeigen die Versuche von Yung und von Babák über den Einfluß von pflanzlicher und tierischer Nahrung auf die Darmlänge bei Kaulquappen; von der gleichen Laichmasse stammende Kaulquappen erhalten bei Ernährung mit Pflanzeiweiß einen viel längeren Darm (sieben Körperlängen) als bei Ernährung mit tierischem Eiweiß (vier Körperlängen). In vielen Fällen eilt aber die Vergrößerung der Darmoberfläche dem Größenwachstum bei weitem voraus; sie ist also das Primäre und kann nicht durch funktionelle Anpassung bedingt sein. Darauf werden wir in einer Reihe von Fällen hinweisen.

Es wäre hier also zu zeigen, daß Formen (Arten, Gattungen, Klassen), die eine bedeutende Körpergröße erreichen, gleichzeitig gegenüber kleineren Verwandten eine relative Vergrößerung der Darmoberfläche aufweisen. Schon bei oberflächlicher Betrachtung scheint das für Kalkschwämme, für Polypen aller Art und für Turbellarien und Trematoden zuzutreffen. Die Einzelindividuen der Asconen mit ihrer relativ kleinen Gastralschicht bleiben viel kleiner als die Formen mit Geißelkammern (Syconen und Leuconen), bei denen die nahrungsaufnehmende Oberfläche durch Faltungsvorgänge vergrößert ist. Unter den Polypen sind die Hydropolypen mit ihrer glatten Darmwand am kleinsten, die Scyphopolypen mit gefalteter Darmoberfläche und ectodermalem Schlund werden größer, und zwar nach Maßgabe der Oberflächenvergrößerung: die mit wenigen Septen (Octocorallia) in geringerem Maße als die mit zahlreichen Septen (Hexacorallia). Ebenso ist es auffällig, daß sich bei den Turbellarien von den Rhabdocoeliden über die Tricladen zu den Polycladen die durchschnittliche sowohl wie die maximale Körpergröße mit der zunehmenden Verästelung des Darms steigert, und auch bei den Trematoden zeigen kleine Formen glatte

Darmschenkel, große Arten verästelte Darmschenkel. Es wäre also die Annahme ganz einleuchtend, daß erst durch die gleichsam „neue Erfindung“ einer Oberflächenvergrößerung des Darms nun auch die Wachstumsgrenze hinausgeschoben sei. Wieweit dieser erste Eindruck einer eingehenden Kritik standhält, bedarf der Untersuchung.

Von den Spongiens kommen für unsere Fragestellung nur die Kalkschwämme in Betracht; denn nur bei ihnen kommen alle drei Stufen in der Verteilung der Gastralschicht vor, die E. Haeckel als Asconen, Syconen und Leuconen unterschieden hat (Bild 1). Nur

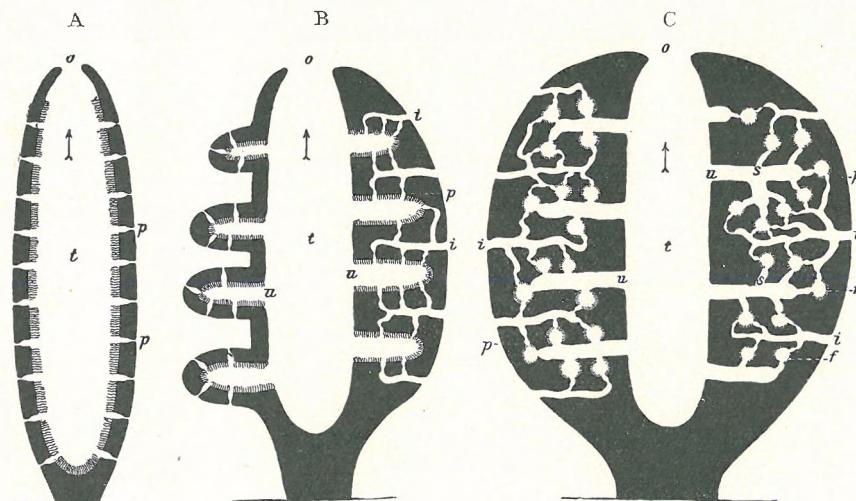


Bild 1. Verschiedene Typen von Spongiens in schematischem Längsschnitt. A *Ascon*, B *Sycon*, C *Leucon*. In B und C ist links eine einfache, rechts eine kompliziertere Form des betreffenden Typs dargestellt. Die Gastralschicht ist mit Strichelung angedeutet. *f* Geißelkammer, *o* Osculum, *p* Poren, *t* Zentralraum, *u* Ausstülpungen desselben. Aus Boas, Lehrbuch der Zoologie.

die Geißelzellen der Gastralschicht nehmen Nahrung auf; ein Blick auf Bild 1 zeigt, wie diese Schicht beim Ascon (A), wo sie den Zentralraum auskleidet, eine viel kleinere Oberfläche einnimmt als bei Sycon (B) und Leucon (C), wo sie in seitliche zylindrische Ausstülpungen oder in mehr oder weniger dichtliegende Geißelkammern in der Wand des Zentralraums verlegt ist. Beim Ascon hat die Wand nur eine geringe Dicke; beim Sycon und Leucon nimmt die Wanddicke des Individuums und damit an Körpermasse zu. Zwischen diesen beiden letzten Typen eine Abstufung vorzunehmen, ist nicht möglich —

nur das eine leuchtet ein, daß beim leuconoiden Typ Möglichkeiten für eine viel ausgiebigere Vergrößerung des Gastralsystems bestehen. Die Asconen bilden gewöhnlich durch Knospung mehr oder weniger komplizierte Stöcke; für die Vergleichung aber können nur Einzelindividuen verwandt werden, da ja bei den Stöcken nicht stereometrische, sondern lineare Vergrößerung vorliegt (vgl. oben S. 13). Wenn wir so vergleichen, zeigt es sich, daß die Arten vom Ascontyp am kleinsten bleiben; nach Leunis-Ludwig erreichen sie 0,5—1,5 mm Höhe,

zuweilen 4 mm (*Ascandra complicata* Haeck.), bei geringer Dicke. Einzelstücke vom Sycontyp erreichen eine Höhe von 30 mm bei einer Dicke von 5, ja 10 mm; für Leuconen ist innerhalb der Kalkschwämme die maximale Höhe etwa ebenso. Alle übrigen Schwammklassen sind nur nach dem Leucontyp gebaut, der durch Vermehrung der Geißelkammern weitgehende Wachstumsmöglichkeiten, auch für Einzelindividuen, bietet, so daß hier sehr große Stöcke vorkommen.

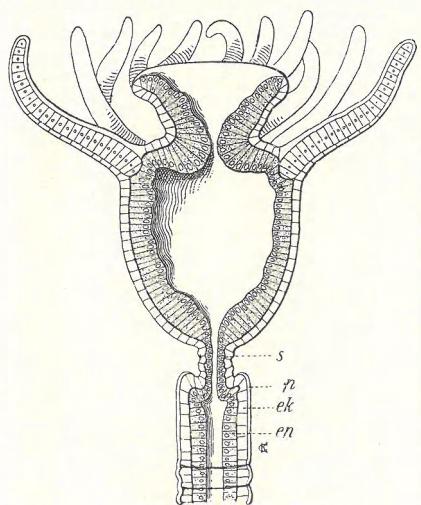


Bild 2. Köpfchen eines Hydroidpolypen (*Eudendrium*). *en* Entoderm, *ek* Ektoderm, *p* Periderm, *s* Stützlamelle. Aus R. Hertwig, Lehrb. d. Zoologie.

Bei den Cnidarien bieten die Polypenformen ein unter sich ver-

gleichbares Material, weil sie als ganz oder doch meistens festsitzende Tiere ein etwa gleiches Maß von Bewegung zeigen und in der Konsistenz ihres Körpers nicht so wechselnd sind wie die Medusen, bei denen der sehr verschiedene Wassergehalt der Schirmgallerie die Vergleichung der Größen unmöglich macht. Ungleich freilich sind die stofflichen Leistungen bei Polypen. Solche Formen, die feste Skelette abscheiden, sind im allgemeinen weniger zu bedeutenderem Größenwachstum der Individuen geneigt als die skelettlosen oder die mit gallertigem Coenosark. Wie bei den Spongiern ist auch hier die einfachste Beschaffenheit der verdauenden Oberfläche die ursprünglichste.

Hydra und die Hydroidpolypen mit ihrer glatten Darmwand (Bild 2) sind von etwa gleicher Größenordnung. *Hydra* übertrifft die marinen Hydroidpolypen etwas an Größe; ihre Darmoberfläche ist größer, da sie sich auch in die Tentakel erstreckt, und sie hat zugleich geringere stoffliche Leistungen als jene, die für die Kutikularbildungen zur

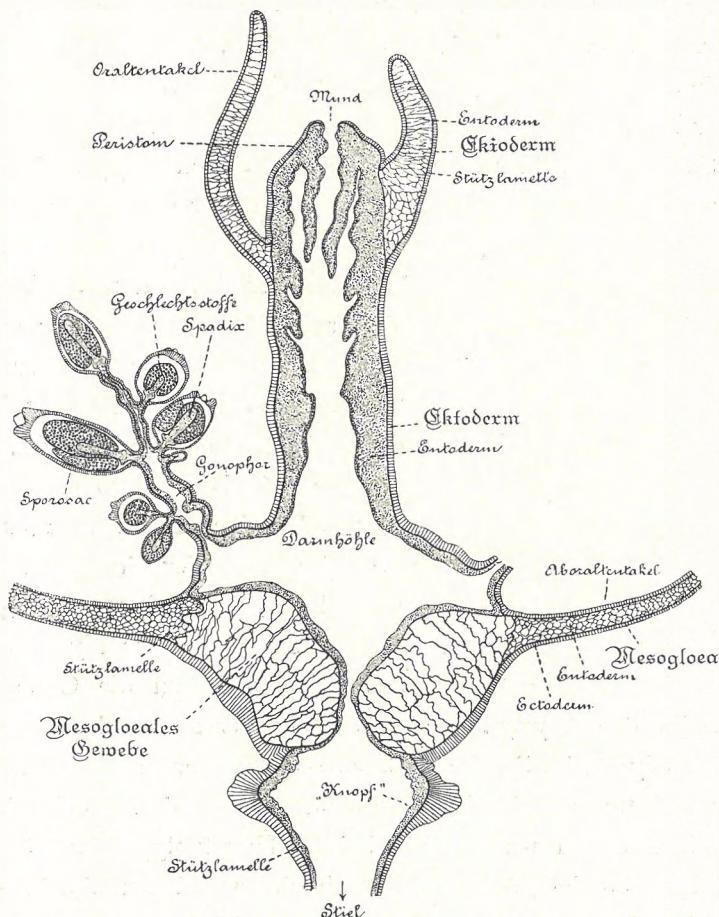


Bild 3. Längsschnitt durch *Tubularia*. Aus Kükenthal, Leitfaden.

Festigung der Achse des Stöckchens Stoff verbrauchen. Aus der Größenordnung der Hydriiden fällt nur die Familie der Tubulariiden durch bedeutendere Größe heraus. Aber gerade bei ihnen erfährt die Darmoberfläche allerhand Vergrößerungen (Bild 3); eine schlundartige Duplikatur des Mundrohrs, faltenartige Bildungen der

Darmwand, einen septenartig durch mesogloeaes Gewebe vorgefalteten Wulst der Darmwand am Übergang zum Stiel und Längsfaltungen der Wand des Stielraums. Bei dem Riesen unter den Tubulariiden, *Branchiocerianthus*, erstreckt sich außerdem der Darm in die proximalen Tentakel, in den mesogloeaen Wulst am Stielansatz stülpen sich zahlreiche wohlentwickelte Radiärkanäle hinein, und die Faltung des Darmepithels im Stiel ist noch intensiver.

Die „neue Erfindung“ einer Oberflächenvergrößerung durch Faltung der Darmwand (Septenbildung) und Einstülpung eines ektodermalen Schlundes (Bild 4), wie sie bei den Scyphopolypen (im Sinne A. Langs) allgemein auftritt, führt überall zum Überschreiten der

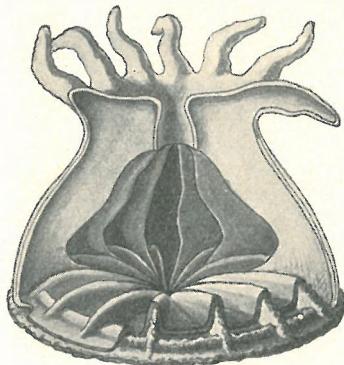


Bild 4. Schema eines Scyphopolypen, nach Pfurtscheller. Aus R. Hertwig, Lehrb. d. Zoologie.

bei den Hydropolypen allgemein verbreiteten Größenordnung, und zwar nimmt die Körpergröße zu nach Maßgabe der Oberflächenvergrößerung des Darmes, also mit der Zahl der Septen. Die geringste Septenzahl, sechs, findet sich in der Ordnung der Antipatharien, speziell bei den Hexamerota (Gattung *Cladopathes*). Hier sind die Polypen zwar klein, aber immerhin größer, besonders massiger als Hydropolypen. Acht Septen haben die Octocorallia,

mit mittelgroßen Polypen. In der Ordnung der Pennatularia erreichen die Hauptpolypen der Stöcke besondere Größe, aber hauptsächlich durch Längenwachstum, also durch lineare, nicht stereometrische Vergrößerung; die Oberfläche des Darmraums ist bei den Hauptpolypen im Stiel durch Faltenbildungen vergrößert. — Auch die primitivsten Aktinien, die Edwardsien, haben nur acht Septen; es sind im Vergleich mit ihren Verwandten kleine Formen, *Edwardsia clapareddii* (Panc.) z. B. 60 mm hoch, 10 mm dick an der dicksten Stelle. Ihnen schließt sich der Größe nach die Gattung *Halcampa* an, bei der ebenfalls nur acht primäre Septen zur Ausbildung gekommen sind. *Halcampa* ist für unsere Überlegungen dadurch wichtig, daß bei ihr zwischen den acht vollständigen *Edwardsia*-Septen die Anlagen weiterer Septen vor-

handen sind, die bei stärkerem Auswachsen eine normale Aktinie geliefert hätten; sie ist aber auf einem *Edwardsia*-ähnlichen Stadium geschlechtsreif geworden. Die Anlagen der Septen, die unentwickelt bleiben, sind also vorhanden auf Grund erblicher Vorgänge, nicht etwa durch die Erfordernisse der Körpergröße adaptiv hervorgerufen; denn sie kommen ja nur zu rudimentärer Ausbildung. Also die Septenzahl ist nicht eine Funktion der Körpergröße, sondern umgekehrt die Körpergröße eine Funktion der Septenzahl bzw. der Darmoberfläche. Auch die kleine *Gonactinia*, die sich durch Querteilung fortpflanzen kann, hat nur 8—10 vollständige Septen, dazu aber noch eine Anzahl unvollständiger. Zahlreichere Septen, z. T. sehr zahlreiche, finden sich bei den übrigen Aktinien; ihre Zahl wechselt in weiten Grenzen bei den Individuen und bei den Arten; sie nimmt mit dem Alter zu und ermöglicht so eine lange Dauer des Wachstums und eine bedeutende Körpergröße bei diesen langlebigen Tieren. Dazu können noch andere Vergrößerungen der Darmoberfläche kommen: Faltung des Schlundes, Verbreiterung der Fußscheibe. So kommt es, daß die Größe hier sehr wechselt; in der Gattung *Aiptasia* finden wir Arten von 1 cm bis zu 25 cm Höhe; sehr verschieden ist die Größe von *Anemonia sulcata* Penn., bis zu „dimensioni giganteschi“ (Anders). Die gewaltigsten Ausmaße erreichen manche Arten der Gattung *Stoichactis*; bei *St. kenti* (Hadd. et Shackl.) mißt die Mund scheibe bis 1 m im Durchmesser. Wir haben hier dasselbe Verhältnis wie bei den Leuconen unter den Spongi en: in der weiten Anwendbarkeit der einmal gegebenen Methode der Oberflächenvergrößerung des Darms ist die Grundlage für einen starken Wechsel der Körpergröße gegeben, ohne daß „neue Erfindungen“ notwendig wären.

Bei den Cnidarien spielt wie bei den Spongi en die ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung und damit die Koloniebildung eine große Rolle. Aber nur Arten von relativ geringer Körpergröße der Einzeltiere sind koloniebildend. Diese Erfahrungstatsache stellt sich im Lichte unserer Überlegungen so dar: die koloniebildenden Arten sind nicht klein, weil sie sich ungeschlechtlich vermehren und dabei gleichsam aufgespalten würden, sondern sie vermehren sich un-

geschlechtlich und bilden Kolonien, weil sie klein sind. Ihre individuelle Wachstumsschranke ist bedingt durch die Größe der Darmoberfläche; ihre Wachstumstendenz aber, die Teilungsfähigkeit ihrer Zellen ist nicht erschöpft. So wachsen sie weiter „über das individuelle Maß hinaus“, linear, unter Einhalten des gegebenen Verhältnisses zwischen Körpermasse und Darmoberfläche, und vermehren sich ungeschlechtlich, vielfach unter Zusammenbleiben der Wachstumsprodukte zur Bildung von Stöcken.

Sehr auffällig ist der Zusammenhang zwischen Körpergröße und Darmoberfläche bei den Turbellarien. Sie erreichen nicht so bedeutende Ausmaße wie Spongien und Cnidarien; die Betriebsausgaben sind bei diesen Tieren wegen ihrer freien Ortsbewegung wesentlich größer, daher der Überschuß geringer und die Wachstumsgrenze schneller erreicht. Von den Acoelen muß hier abgesehen werden, weil da die morphologische Sonderung des Entoderms und Mesenchyms fehlt und deshalb die Vergleichung der Verdauungsorgane mit dem Darm der übrigen Turbellarien Schwierigkeiten macht. Die geringste Darmoberfläche finden wir bei den Rhabdocoelen mit ihrem einfach sackförmigen, glattwandigen Darm. Von den 51 Gattungen der Rhabdocoela, die v. Graff aufführt, bestehen vier aus Schmarotzern und scheiden aus dem Vergleich aus, weil die Ernährungsbedingungen andere sind und ihre bedeutendere Größe sich aus der mühelosen Aufnahme reichlicher, nährstoffreicher Kost ohne weiteres erklärt. Unter den übrigen 47 Gattungen sind nur vier, bei denen Arten von 5 mm und mehr Länge vorkommen; die übrigen sind meist viel kleiner. Die *Prorhynchus*- und *Olisthanella*-Arten sind lang und schmal, „lebhafte weiße Fäden“; durch die Körperform wird bei ihnen eine relativ große Darmoberfläche bewirkt. Bei *Prorhynchus*, wo eine Art (*putealis*) 25 mm Länge erreicht, hat der Darm wellige Ränder und Randläppchen, wodurch natürlich eine Oberflächenvergrößerung bewirkt wird. Bei *Mesostoma* und *Bothromesostoma* ist der Darm ein breiter Sack, im Verhältnis wesentlich breiter als bei den kleineren Formen. Die Ketten von *Microstomum* und *Stenotomum* erreichen zwar auch Längen über 5 mm; aber sie sind nicht als Einzelindividuen anzusehen; ihre Einzelglieder sind viel kleiner als 5 mm. —

Unter den Alloeocoela besitzt die Sektion der Holocoela einen unregelmäßig, sackförmigen Darm, die Sektion der Crossocoela aber hat seitliche Aussackungen am Darm. Unter den acht Gattungen der Holocoela enthalten die fünf Süßwasser bewohnenden nur Arten unter 5 mm Länge. Die drei marin Gattungen bilden zusammen die Familie Plagiostomidae; in zweien davon, *Plagiostoma* und *Vorticeros*, finden sich Arten, die länger sind als 5 mm. Vielleicht liegt hier nur ein Einzelfall der so häufigen Erscheinung vor, daß Meerestiere ihre Verwandten im Süßwasser an Größe übertreffen; den letzteren fällt ja durch die ständige Entfernung des eindiffundierenden Wassers eine Mehrleistung zu, wozu Energie und damit Stoff verbraucht wird, der dem Wachstum abgeht. Bei den Crossocoela aber enthalten alle Gattungen Arten, die 5 mm und mehr in der Länge messen.

Die Größenordnung der Turbellarien mit verästeltem Darm, der Dendrocoelida, liegt durchweg höher als die der Rhabdocoelida. Eine Ausnahme machen nur *Cerbussowia cerruti* Wilh. unter den marin Tricladen, die nur 2 mm lang wird, die Polyclade *Aceros inconspicuus* Lang mit 3 mm Länge (vgl. unten) und die Süßwassertriclade *Planaria vruticiana* Vejd. mit 4 mm Länge. Sonst sind die Arten mindestens 5 mm lang.

Bei den größeren Arten der Tricladen sind die Darmäste nicht nur zahlreicher — das wäre ja leicht aus den Raumverhältnissen zu erklären —, sondern auch ihre Verzweigung ist mannigfaltiger, so daß zweifellos die großen Arten eine vergleichsweise größere Darmoberfläche haben. Ein Vergleich der beiden Arten von *Cercyra* (Bild 5, B u. C) zeigt das deutlich. Bei *Cerbussowia* ist übrigens die Darmverästelung kaum geringer als bei der 5 mm langen *Cercyra papillosa* Ulj. (vgl. Bild 5 A u. B). Wichtig ist, daß die jungen Tricladen schon sehr früh einen verästelten Darm haben, wenn sie erst die Ausmaße kleiner Rhabdocoelen besitzen (Bild 5 D); die Vergrößerung der Darmoberfläche geht eben der Größenzunahme voran und ist nicht etwa eine Folgeerscheinung davon.

Die marin Tricladen zeigen, wie Wilhelm ausdrücklich bemerkt, nicht jene reiche Verzweigung des Darms, wie wir sie so häufig bei den Süßwassertricladen beobachten; die Seitenzweige sind

bei ihnen einfach gegabelt oder doch nur wenig verästelt. Die einzige Ausnahme davon bildet *Micropharynx parasitica* Jägersk., die aber in Anbetracht ihrer schmarotzenden Lebensweise nicht ganz vergleichbar ist. Unter den Süßwassertricladen haben wir mit der stärkeren Darmentwicklung auch bedeutendere Körpergröße. Während die größte Meerestriclade bei Wilhelm, *Bdelloura candida* (Girard), 15×4 mm mißt, erreichen die Süßwassertricladen in *Bdellocephala punctata* (Pallas) $40 \times 6,5$ mm. Im einzelnen sind bei ihnen Vergleiche schwierig; die Zahl der Darmäste allein ohne Berücksichtigung ihrer Verästelungen kann nicht entscheiden. Dazu kommen

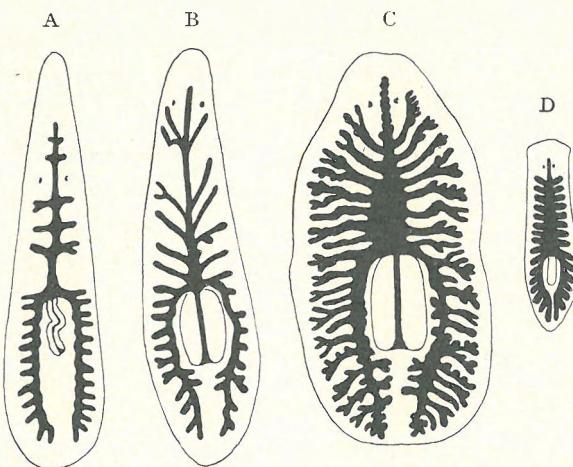


Bild 5. Meerestricladen. A *Cerbussovia* ($2 \times 0,35$ mm). B *Cercyra papillosa* (5×1 mm). C *C. hastata* ($7 \times 1,75$ mm). D *Procerodes warreni* jung. A—C auf gleiche Länge gebracht. Nach Wilhelm.

große Verschiedenheiten in den Lebensbedingungen, vor allem der Temperatur und der Strömungsgeschwindigkeit des Wassers; Höhlen- und Grundwasserarten unterliegen wesentlich anderen Umweltbedingungen als solche, die das freie Wasser bewohnen.

Ganz bedeutende Körpergröße (bis 350 mm Länge) erreichen manche Landtricladen; aber es ist hauptsächlich Längenwachstum, was sie aufweisen, also vorwiegend lineare Vergrößerung. Dementsprechend geht auch die Zahl der Darmäste mit der Länge des Körpers parallel. Aber bei den kleinsten Formen, *Microplana humicola* Vejd., die wenig über 6 mm lang wird, und den etwas längeren *Platydemus*-

Arten sind die Darmäste sehr viel einfacher als bei den größeren Formen.

Bei den Polycladen begegnen wir einer sehr reichlichen Verästelung des Darms, und dementsprechend finden wir hier so bedeutende Körpergröße wie 80×40 mm (*Pseudoceros*). Im einzelnen aber sind recht bedeutende Größenunterschiede vorhanden, die, bei großer Ähnlichkeit der Lebensbedingungen, sich in einleuchtender Parallele mit der Darmausbildung befinden. Die kleinste Form, *Aceros inconspicuus* Lang, wird nur $3 \times 1,3$ mm groß; Lang erteilt ihr eine Ausnahmestellung: „ich möchte das Tier überhaupt als eine geschlechtsreif gewordene Jugendform einer Euryleptide bezeichnen“ (S. 590). Dann folgen Formen wie *Stylochoplana* (7×3 bis 14×7 mm), *Oligocladus* (10×4 mm) und *Stylostomum* (10×4 mm). Von der ersten sagt Lang: „kurze Nebenzweige der Darmäste kommen nicht vor oder doch nur selten“ (S. 136); *Oligocladus* hat seinen Namen von der wenig dichten Verzweigung des Darms. Die Hauptmasse der Polycladen mit dem echt polycladen Darm erreicht $20-50$ mm Körperlänge; *Cestoplana* mit 70 mm ist dafür nur 4—5 mm breit (vorwiegend lineares Wachstum). Die größten Polycladen sind in der Familie der Pseudoceriden vereinigt, neben dem schon genannten *Pseudoceros* noch *Thysanozoon brocchii* (Risso) (60×25 mm) und *Yungia aurantiaca* (Chiaje) (70×40 mm). Bei keiner Form sonst ist der Hauptdarm, von dem die Seitenäste entspringen, so kräftig entwickelt wie bei diesen; seine Wand ist stark gefaltet, was eine wesentliche Oberflächenvergrößerung bedeutet; der hintere Abschnitt, der hinter dem Pharyngealapparat liegt, ist so kräftig ausgebildet, daß er die Körperwand zu einem Rückenwulst hervorwölbt. Das Darmnetz setzt sich auch in die faltenförmigen Randtentakel der Pseudoceriden fort; bei *Thysanozoon* treten aufsteigende Äste des Darms in jede der Rückenzotten. So erscheint also, im Sinne unserer Gedankengänge, die besondere Körpergröße durch eine ausnehmend hohe Entwicklung der Darmoberfläche motiviert.

Auch bei den Polycladen ist die Darmverästelung schon ausgebildet, ehe die endgültige Körpergröße erreicht wird. Von *Stylochus* berichtet Lang (S. 136), daß bei dem jungen Tier die schon reichlich

verzweigten Darmäste nur durch dünne Scheidewände getrennt sind; bei älteren Tieren entwickeln sich in diesen Scheidewänden die Gonaden und drängen die Darmäste auseinander, wobei natürlich die Gesamtgröße zunimmt.

Ganz besonderes Interesse bietet die Betrachtung der Trematoden unter den hier angewandten Gesichtspunkten. Wie bei den Turbellarien steht auch hier die Maximalgröße weit hinter der zurück, die bei Cnidarien und Schwämmen erreicht wird. Ungeschlechtliche Fortpflanzung, wie sie ja bei Turbellarien vorkommt, findet sich hier nirgends. Dagegen wird für die Produktion von Eiern und Spermien eine große Stoffmenge aufgewendet, wie auch sonst bei Parasiten. Die Stufen der Darmausbildung sind ähnlich wie bei Turbellarien. Selten ist ein einfach sackförmiger Darm vorhanden; meist ist der Darm gegabelt, derart, daß auf den Mund ein mit Kutikula auskleideter Schlund folgt, der sich in zwei gleichlange nach hinten gerichtete Darmschenkel spaltet. Diese sind mehr oder weniger lang und können gerade verlaufen und glattwandig sein; oder sie haben einen geschlängelten Verlauf, oder erfahren eine Oberflächenvergrößerung durch seichte Ausbuchtungen der Wand. Die Ausbuchtungen können sich zu Ausstülpungen vergrößern und diese wieder sekundäre und tertiäre Ästchen tragen. So ergibt sich eine ganze Stufenleiter von Vergrößerungen der Darmoberfläche.

Bei der Vergleichung der einzelnen Formen ist aber Vorsicht geboten, weil ihre Ernährungsweise und ihre Umwelt mannigfach verschieden sind und sich daraus wichtige Unterschiede für die Ernährungsintensität und für die Betriebsausgaben herleiten. Zunächst ist zwischen Außen- und Binnenschmarotzern zu unterscheiden. Bei den erstenen muß die Nahrung stets erst verdaut, d. h. durch Fermentwirkung verflüssigt werden; bei den Binnenschmarotzern ist das zuweilen auch der Fall, so bei den Blutsaugern und Leberparasiten; oft aber ernähren sie sich im Darm ihres Wirts von Stoffen, die das Wirtstier schon für die Resorption vorbereitet hat. Ja, es ist bei den Darmschmarotzern sogar an die Möglichkeit zu denken, daß sich die Körperoberfläche an der Resorption gelöster Nährstoffe beteiligt, wie sie das bei den verwandten Bandwürmern und den Echinorhyn-

chen ausschließlich besorgt. Unter den Binnenschmarzern sind die Bewohner homöothermer Wirte wieder andersartig beeinflußt als die der Pökiloothermen. Sehr möglich ist, daß die gleichmäßig hohe Temperatur den Eintritt der Geschlechtsreife beschleunigt und damit das Wachstum einschränkt; wenigstens sind bei gleichem Darmtyp die Entoparasiten der Pökiloothermen nicht selten größer als die der Homöothermen. Bei den Ektoparasiten und den bei Pökiloothermen wohnenden Entoparasiten scheint die Ei- und Samenproduktion periodisch einzutreten, während die Entoparasiten in eigenwarmen Wirten beständig Eier und Sperma zu produzieren scheinen. Man muß also bei der Vergleichung darauf achten, daß nicht Formen mit verschiedenen Lebensbedingungen verglichen werden. Unter dieser Voraussetzung aber geben die Trematoden für unsere Annahme die schönsten Belege.

Die Vergleichung der Ektoparasiten untereinander erscheint nahezu einwandfrei. Sie kommen fast nur bei Wirbeltieren vor, und es scheint einen gewissen Unterschied zu machen, ob sie im Meere oder im Süßwasser leben; die an Meerestieren lebenden dürften im allgemeinen größere Höchstmaße erreichen als die Schmarotzer von Süßwassertieren. Ob auch hier, wie wir es bei den rhabdocoelen Turbellarien angenommen haben (S. 21), durch die Ausscheidung des eindiffundierenden Wassers der Betriebsaufwand stärker belastet und daher der Wachstumsüberschuß vermindert wird, wäre zu erwägen. Bei den ektoparasitischen Trematoden ist der Parallelismus zwischen Darmoberfläche und Körpergröße sehr deutlich erkennbar. Bild 6 zeigt ausgewählte Vertreter einer solchen Reihe. Mit einfachen geraden, nicht ganz bis zum Hinterende reichenden Darmschenkeln haben wir die kleinsten Formen, die *Gyrodactylus*-(A) und *Dactylogyrus*-Arten, jene zwischen 0,19 und 0,7 mm, diese zwischen 0,3 und 1,5 mm lang. *Amphibdella torpedinis* Chat. (B), ebenfalls zu den Gyrodactyliden gehörig, mit bis zum Körperende reichenden Darmschenkeln, mißt $3,5 \times 0,4$ mm; in die gleiche Stufe der Darmausbildung gehören u. a. *Sphyranura osleri* R. Wright (4 mm lang) und *Udonella caligatum* Johnst. (5—6 mm lang). Der Beginn einer Verästelung des Darms tritt bei *Calceostoma elegans* v. Ben. (C) auf,

das 10×1 mm mißt; hierher gehören auch *Axine belones* Abbildg. (9 mm lang) und *Octobothrium lanceolatum* Duj. (10—12 mm lang). Größere Formen haben einen stark verästelten Darm, wie *Epibdella hippoglossi* O. F. Müll. (D) mit $22 \times 11,5$ mm, andere *Epibdella*-Arten oder *Tristomum coccineum* Cuv. (16×18 mm). Bei Süßwasserformen findet sich mäßige Verästelung des Darms schon bei geringerer Größe; *Fridericianella ovicola* Brds., die an den im Maule getragenen Eiern des Maulbrüters *Arius* lebt, mißt $4-5 \times 1,2$ mm. Erwähnt sei

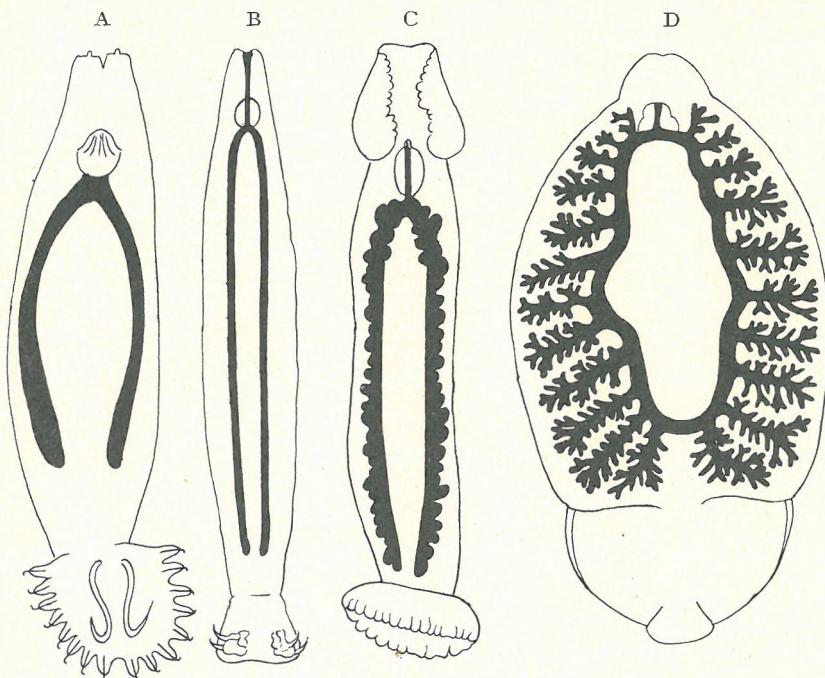


Bild 6. Ektoparasitische Trematoden. A *Gyrodactylus elegans* ($0,5 \times 0,08$ mm). B *Amphibdella torpedinis* ($3,5 \times 0,45$ mm). C *Calceostoma elegans* (10×1 mm). D *Epibdella hippoglossi* (24×13 mm). Auf gleiche Länge gebracht. Nach Lühe, Perugia und Parona, van Beneden.

noch, daß innerhalb der Gattung *Polystomum* die Art *P. ocellatum* R u d. mit $3,4 \times 1,2$ mm glatte Darmschenkel besitzt, *P. integrerrimum* Fröhl. ($9-11 \times 2,8-4$ mm) aber verästelte. Das junge Tier der letzteren Art hat aber schon bei $0,45$ und $0,6$ mm Länge einen deutlich verästelten Darm (Zeller 1872); also auch hier eilt die Vergrößerung der Darmoberfläche dem Körperwachstum voran.

Bei den entoparasitischen Trematoden ist der Darm verhältnismäßig selten verästelt, und nur bei recht großen Arten. Mag sein,

daß bei ihnen die Betriebsaufwendungen geringer sind, wie Leuckart (1886, S. 31) vermutet. Tiere von 10 mm Länge und darüber haben hier noch gerade glatte Darmschenkel im Gegensatz zu den Ektoparasiten. Die Abstufungen der Darmgröße sind ähnlich wie bei den ektoparasitischen Formen. In einigen Fällen ist der Darm einfach sackförmig, nicht gegabelt (*Gasterostomum*, *Prosorhynchus*); solche Arten erreichen eine Körperlänge von 1—2 mm. Ebenfalls ungegabelt, aber mit 4—5 kurzen Aussackungen versehen, ist der Darm bei *Sanguinicola*; die Körpergröße beträgt hier $1 \times 0,3$ mm. Besonders interessant sind die häufigen Formen, bei denen die Darmschenkel ganz kurz und glatt sind; das ist der Fall in den Familien Monorchidae, Zoogonidae, Heterophyidae und den Unterfamilien Pleurogenetinae, Brachycoeliinae, Microphallinae und bei noch einer Anzahl anderer Formen. Ihre Angehörigen bleiben meist unter 1 mm Länge, selten erreichen sie 2 mm, nur ausnahmsweise mehr. Eine solche Aus-

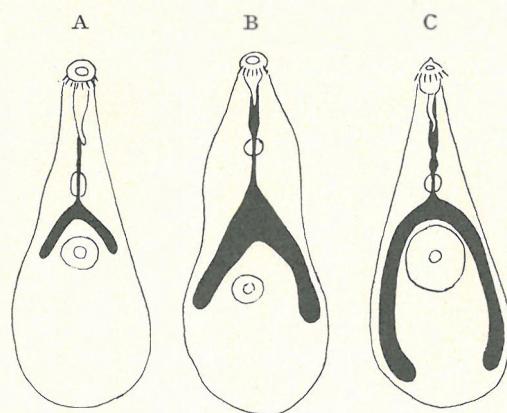


Bild 7. Drei Arten der Gattung *Ascocotyle*, auf gleiche Länge gebracht. A *A. minuta* ($0,5 \times 0,2$ mm). B *A. nana* ($0,7 \times 0,3$ mm). C *A. longa* ($0,9 \times 0,3$ mm). Nach Ransom.

nahme, für die ich keine Erklärung weiß, bildet *Brachycoelium salamandrae* (Fröhl.), das $3-5 \times 0,8-1,2$ mm groß wird. Auch lassen sich Abstufungen innerhalb enger Verwandtschaftskreise verfolgen: in der Heterophyiden-Gattung *Ascocotyle*, deren Angehörige alle im Darm von Caniden schmarotzen, gehen Länge der Darmschenkel und Körpergröße genau parallel. Bild 7 zeigt eine solche Reihe, die Einzelarten auf gleiche Größe reduziert; die Ausmaße sind in der Erklärung angegeben; ähnlich verhalten sich die Arten der Gattung *Pleurogenes*, die alle aus dem Darm von Fröschen stammen (Bild 8, A—C); *Zoogonus mirus* Lss. ($0,6 \times 0,2$ mm) hat kurze, *Z. rubellus* (Ols.) ($1,2 \times 0,25$ mm) längere Darmschenkel.

Wo die geraden glatten Darmschenkel bis zum Körperende reichen, da werden Körperlängen von 4 mm bis zu 9—10 mm bei schlanker Gestalt erreicht, wie bei *Orthosplanchnus arcticus* Oehner (4,5—6 mm lang) (Bild 9, A) oder *Dicrocoelium lanceatum* St. et Hass. (8—10 mm lang). Wenn Arten mit geraden glatten Darmschenkeln, die den ganzen Körper durchziehen, größere Längenmaße erreichen, so sind das schmale Formen mit linearem Wachstum, wobei sich die Darmoberfläche proportional der Körpermasse vergrößert, wie *Oto-*

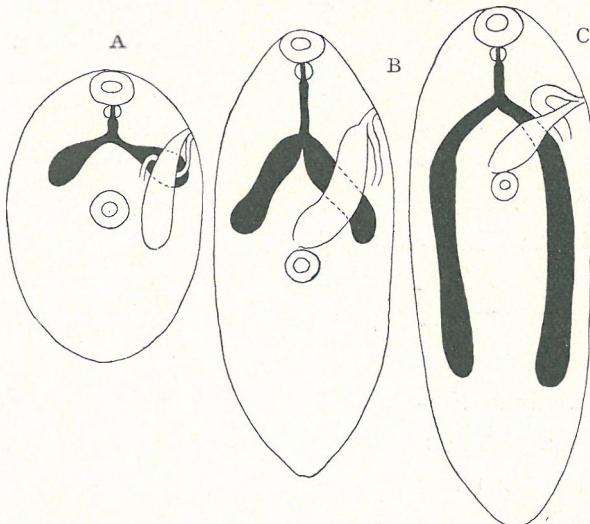


Bild 8. Drei Arten der Gattung *Pleurogenes*, im richtigen gegenseitigen Größenverhältnis. Außer dem Darm ist die charakteristische Lage der Geschlechtsöffnung eingezeichnet. A *P. confusus* (1,3 mm lang). B *P. medians* (1,5—2 mm lang). C *P. claviger* (bis 3,3 mm lang).
Nach Looss.

distomum cestoides v. Ben. und *Clinostomum dimorphum* Brn. (s. oben S. 13). Sonst findet man bei den Formen, die 10—30 mm lang sind, einen Darm, dessen Oberfläche durch Schlängelungen und seichte Ausbuchtungen, ja selbst kurze Seitenäste vergrößert ist, z. B. *Brachycladum* (9—10 mm lang) (Bild 9 B) oder *Paragonimus rufus* (Dies.) (13×6 mm) aus der Lunge von *Lutra* oder *Monostomum hippocrepis* Dies. (15×2,5 mm) aus dem Darm von *Hydrochoerus* oder größere aus pökilothenen Wirten wie *Helicotrema*-Arten (20—25 mm lang) aus Reptilien und *Azygia*-Arten (bis 30 und selbst 47 mm lang) aus dem Darm von Fischen. Bei verhältnismäßig geringer Körpergröße

(zum Teil nur 0,7—3 mm Länge) finden sich Aussackungen und Seitenäste an den Darmschenkeln bei den Gattungen der Monostomen-Familie *Pronocephalidae*, die in Schildkröten schmarotzen (Looss 1902). Eine Erklärung für diese Besonderheit vermag ich nicht zu geben; jedenfalls aber ist wichtig, daß es eine einheitliche Gruppe ist, wo überall die gleichen Wachstumshemmungen besonderer Art vorliegen können.

Besonders eindringlich wirkt die Vergleichung von nahe verwandten Formen mit gleicher Lebensweise aus verschiedenen Größenordnungen. In der Unterfamilie *Brachycladiinae* vereinigt Odhner drei Gattungen von Trematoden, die in der Leber von Meeressäugern schmarotzen: *Orthosplanchnus* aus Pinnipedien, *Brachycladium* aus Zahnwalen und *Lecithodesmus* aus Bartenwalen. Sie zeigen in ihrem inneren Bau zahlreiche Übereinstimmungen und sind von der Unterfamilie *Fasciolinae* scharf gesondert. In dieser Reihe von verwandten und gleichlebenden Gattungen wechselt die Darmform wiederum parallel der Körpergröße, wie aus Bild 9 und seiner Erklärung abzulesen ist. Anders ist es mit den *Fasciolinae*. Hier kommen zwar die beiden Gattungen *Fasciolopsis* und *Fasciola* gleichermaßen bei Säugern vor, haben aber eine verschiedene Lebensweise: *Fasciola* ist Leberparasit und nährt sich von dem Inhalt der Gallengänge (Schleim, Leukozyten, Epithelzellen), der erst noch der Verdauung bedarf; *Fasciolopsis* dagegen ist Darmparasit und nimmt wahrscheinlich schon verdauten Nährstoffen auf, so daß hier geringere Ernährungsarbeit zu

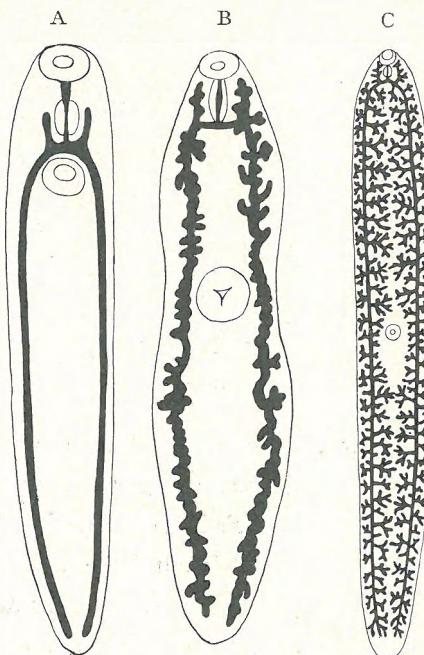


Bild 9. Drei Brachycladien, auf gleiche Länge gebracht. A *Orthosplanchnus arcticus* (4,5 bis 6 mm lang). B *Brachycladium palliatum* (9 bis 10 mm lang). C *Lecithodesmus goliath* (75 x 8 mm).

Nach Odhner, Looss, Braun.

leisten ist. Bei *Fasciolopsis* sind die Darmschenkel vielfach geschlängelt und ihre Oberfläche ist außerdem noch durch seichte Ausbuchtungen

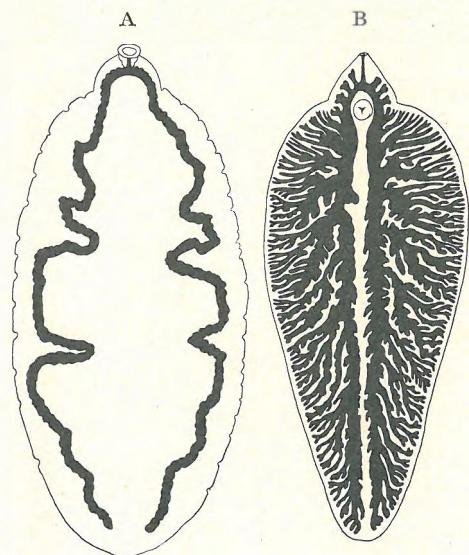


Bild 10. Darm von A *Fasciolopsis füllebornii* und B *Fasciola hepatica*. Nach Rodenwald und Sommer.

vergrößert; aber die Darmoberfläche erreicht doch bei weitem nicht die Entfaltung wie bei *Fasciola* (vgl. Bild 10 A und B). Trotzdem steht die Gattung *Fasciolopsis* der Gattung *Fasciola* nur wenig an Größe nach. *Fasciolopsis rathouisi* (Poirier) erreicht $19 \times 10,5$ mm, *F. buski* (Lank.) 30×12 mm, *F. füllebornii* Rodenw. sogar $30-50 \times 16-14$ mm; *Fasciola* wird in der Art *F. hepatica* L. bis über $30 \times 8-13$ mm, in *F. gigantica* Cobb. bis 75×12 mm groß. Aber die Unterschiede

in der Ernährungsweise dürften vielleicht genügen, um zu erklären, weshalb *Fasciolopsis* bei geringerer Darmoberfläche doch fast so groß wird wie *Fasciola*. Vergleichen wir aber die am gleichen Orte nebeneinander vorkommenden Leberegel *Dicrocoelium lanceatum* St. et Hass. und *Fasciola hepatica* L., so geht Darmoberfläche und Körpergröße wiederum parallel.

Daß die Darmoberfläche nicht eine Funktion der Körpergröße, sondern umgekehrt die Körpergröße eine Funktion der Darmoberfläche ist, dafür bietet auch *Fasciola hepatica* einen hübschen Beweis. Bei jungen Leberegeln von 0,4 mm Länge (aus den Mesenterialdrüsen von Rindern, die mit *Fasciola* behaftet waren) fand mein Freund Dr. Georg Bugge-Berlin¹⁾

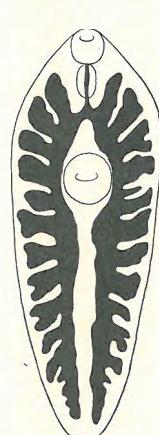


Bild 11. Junge *Fasciola hepatica* von 1,5 mm Länge, Darm (Original).

1) Die ausführliche Veröffentlichung Dr. Bugges wird bald erscheinen.

an jedem Darmschenkel nach außen 12 seichte Aussackungen; diese Zwölfzahl kehrt auch bei größeren Stücken aus der Rinderleber von 1—1,5 mm Länge (Bild 11) regelmäßig wieder; noch an Stücken von 6—10 mm Länge sind die 12 Seitenäste vollkommen deutlich, aber vom fünften an schon vielfach verästelt; ja man kann sie noch an der erwachsenen *Fasciola* (Bild 10B) feststellen. Das Wachstum des Darms geschieht hauptsächlich durch das Auswachsen seiner beiden letzten Seitenäste, deren Länge zusammen schließlich zwei Fünftel des ganzen Körpers einnimmt. Also bei einer Körpergröße, wo andere entoparasitische Trematoden sehr kurze, glatte Darmschenkel haben, ist bei *Fasciola* der Darm schon mit der normalen Zahl von Aussackungen versehen, die nur noch auszuwachsen brauchen. Junge *Fasciola* von der Größe des ausgewachsenen *Dicrocoelium*, das an den gleichen Orten, unter den gleichen Bedingungen lebt, haben also einen Darm, der weit größer ist, als den physiologischen Anforderungen der Körpergröße entspricht.

Diese Ausführungen haben an einem großen Material die parallele Abänderung von Darmoberfläche und Körpergröße bei den besprochenen Tiergruppen gezeigt. Wenn hier und da Abweichungen vorliegen, so ist das nicht zu verwundern. Die Körpergröße ist, wie in der Einleitung ausgeführt wurde, nicht einheitlich bedingt; sondern konkurrierende Einwirkungen arbeiten zusammen, um sie zu bestimmen. Wenn sich trotzdem eine so weitgehende Parallelität nachweisen ließ, so spricht das dafür, daß dieser Zusammenhang in der Tat besteht. Im Verlauf der Darlegung sind immer wieder (bei Aktinien, Meerestricladen, Polycladen, *Polystomum*, *Fasciola*) morphologische Beispiele angeführt, welche zeigen sollen, daß nicht die Darmoberfläche eine Funktion der Körpergröße ist, also von dieser bedingt ist, sondern daß umgekehrt die Vergrößerung der Darmoberfläche der Körpergröße vorausgeht, daß also die Körpergröße eine Funktion der Darmoberfläche ist. Damit befindet sich die gegebene physiologische Erklärung in bester Übereinstimmung, daß eine größere Darmoberfläche unter sonst gleichen Umständen eine größere Ernährungsintensität und damit ein Auswachsen zu bedeutenderer Größe ermöglicht, daß

also die relative Größe der Darmoberfläche mitbestimmend ist für die Grenze des Wachstums.

Wenn bei den drei behandelten Tiergruppen diese Zusammenhänge so deutlich hervortraten, so hat das wohl seinen Grund darin, daß bei ihnen im Darm noch keinerlei Arbeitsteilung eingetreten ist, daß also alle Darmzellen die gleiche Arbeit zu leisten haben und so ihre Menge ein treffendes Bild der Gesamtleistung gibt, und daß dazu die Angehörigen einer Gruppe im allgemeinen die gleiche Ernährungsweise haben. Wo sich aber, wie es nach der „Erfindung“ des Afters möglich und überall eingetreten ist, im Darm eine regionale Arbeitsteilung einstellt, da läßt sich die Darmgröße nach ihrer Wirksamkeit viel weniger überblicken, da sind die Fehlerquellen zu zahlreich. Besonders bei den Wirbeltieren mit ihrer weitgehenden Arbeitsteilung im Darmkanal und ihrer sehr verschiedenen Nahrung, die je nach ihrer pflanzlichen oder tierischen Herkunft ganz verschiedene Anforderungen an die Darmtätigkeit stellt, kann man nicht entsprechende Reihen aufstellen wie etwa bei den ektoparasitischen Trematoden. Immerhin habe ich versucht, in einigen Fällen, die mir aussichtsreich erschienen, die hier entwickelten Gedankengänge auch auf andere Tierformen anzuwenden.

Bei unseren Regenwürmern verläuft der Darm gestreckt durch den ganzen Körper, da Mund und After terminal stehen; das Wachstum hat hier eine überwiegende lineare Komponente; jedes neue Segment hat sein entsprechendes Darmstück. Wohl aber werden die Unterschiede im Dickenwachstum von der Gestaltung der Darmoberfläche abhängig sein. Die Größe der Darmoberfläche wird hier in der Hauptsache durch die Ausbildung der Typhlosolis bedingt, und diese ist recht verschieden je nach den Arten (Hertling); bei der kleinen *Allolobophora tetraedra* (Sav.) bildet sie eine einfach firstförmige Erhebung, dagegen ist sie bei dem dicken, kräftigen *Lumbricus terrestris* L. sehr stark entwickelt und vielfach gefaltet, und ihre Oberfläche wird noch durch polygonale Einfaltungen vergrößert. Die *Allolobophora*-Arten, die Hertling sonst untersucht hat [*rosea* (Sav.), *chlorotica* (Sav.), *subrubicunda* (Eisen)], auch die längeren *A. longa* (Ude) und *A. caliginosa* (Sav.) übertreffen

A. tetraedra sowohl an Dicke als an Oberflächenentfaltung der Typhlosolis, die zu 1- oder kleeblattförmigem Querschnitt eingefaltet ist, erreichen aber *L. terrestris* bei weitem nicht. *Lumbricus castaneus* Sav., der relativ dicker ist als gleichlange *Allolobophora*-Arten, wiederholt in verkleinertem Maße die Typhlosolis von *L. terrestris*. Es scheint also auch hier eine Beziehung zwischen Darmoberfläche und Körpergröße vorhanden zu sein.

Am wichtigsten sind uns natürlich die Wirbeltiere. Hier bieten sich aber für den Vergleich von Darmoberfläche und Körpergröße viele Schwierigkeiten, und es wird nur in einzelnen Fällen, bei der Vergleichung verwandter, sich ähnlich ernährender Tierarten, möglich sein, den Parallelismus zwischen beiden Größen zu prüfen. So dürfte ein Vergleich der insektenfressenden Fledermäuse oder körnerfressender Passeres guten Erfolg haben; aber hier liegen keinerlei Vorarbeiten vor. Am günstigsten aber liegen die Verhältnisse dort, wo innerhalb derselben Art bedeutende Größenunterschiede bestehen. Das ist bei vielen Haustieren der Fall; Hühner, Tauben, Pferde würden sich für solche Untersuchungen eignen; doch liegen bei diesen bisher keine Angaben über die Darmlänge bei verschiedenen Rassen vor. Wohl aber sind solche Angaben für Hunde durch die sorgfältigen und umfangreichen Untersuchungen von Klatt und Vorsteher bekannt. Bei der artlichen Identität ist eine gleichartige Zottenbildung in der Darmschleimhaut der verschiedenen Rassen wahrscheinlich, und deshalb kann die Länge des Darmes hier den Maßstab für die resorbierende Darmoberfläche abgeben. Dünndarm, Dickdarm und Blinddarm sind von Klatt und Vorsteher gesondert gemessen worden. „Beziehen wir die Dünndarmlänge auf die Körperlänge des Tieres, ... so sehen wir, daß ... keineswegs der Dünndarm langsamer abnimmt als die Körperlänge, sondern rascher: In der Gruppe I (durchschnittliches Körpergewicht 46800 g) ist er 7,2 mal, in II (durchschnittliches Körpergewicht 23292 g) 6,9 mal, in IV (durchschnittliches Körpergewicht 9058 g) 6,3 mal, in Vb (durchschnittliches Körpergewicht 3418 g) nur 5,9 mal so lang als die Körperlänge.“ Nun sind aber kleine Hunde kürzer, als ihnen nach ihrem Gewicht im Vergleich zu den großen Hunden zukäme; d. h. wenn man die dritte Wurzel aus dem Gewicht als

Normalzahl für die Längenmaße annimmt, sind die kleinen Hunde kürzer, als nach dieser Norm zu erwarten wäre. „Kleine Hunde hätten also, wenn wir die Oberfläche beurteilen dürften nach der Darmlänge, eine relativ weit geringere Entwicklung der resorbierenden Oberfläche als große Hunde.“ „Der Dickdarm nimmt sogar noch rascher ab als der Dünndarm: in Gruppe I und II ist er absolut etwas länger als die Wirbelsäulenlänge, in III etwa ebenso lang, in IV etwas, in V beträchtlich kürzer. Bezogen auf den Dünndarm macht er demgemäß bei I den 6,08. Teil, bei II den 6,4., bei IV den 6,6., bei V b den 7,4. Teil desselben aus. Nur der, allerdings sehr variable, Blinddarm ist bei großen und kleinen Hunden, bezogen auf die Körperlänge, ungefähr gleichlang, indem er $1\frac{1}{7}$ bis $1\frac{1}{8}$ dieses Maßes beträgt.“ Klatt ist über dieses Ergebnis erstaunt; er spricht von „Mißverhältnis“, meint also, daß es mit den physiologischen Anforderungen nicht im Einklang steht und nimmt an, daß, entsprechend der theoretischen Überlegung vom stärkeren Stoffwechsel kleiner Tiere, eine Kompensation notwendig sei, die er in stärkerer Ausbildung der Darmzotten vermutet — „aber metrische Untersuchungen über die Zottenentwicklung liegen bisher nicht vor“. Uns erscheint der Befund jetzt in einem ganz anderen Lichte: Die Größe der resorbierenden Darmoberfläche ist maßgebend für die Masse der Nährstoffe, die aufgenommen werden können. Wenn sie geringer ist, muß auch die Intensität der Ernährung geringer sein, und das Körpergewicht und damit die Körpergröße zurückbleiben, um so mehr, als ja, bei dem intensiveren Stoffwechsel der kleinen Tiere, die Betriebsaufwendungen hier noch größer sind. Es kann in der Tat keine bessere Bestätigung geben für unsere Annahme, daß die Körpergröße eine Funktion der Darmoberfläche ist, mit anderen Worten, daß die Darmausbildung maßgebend ist für die Grenze des Wachstums.

Ein ähnliches Ergebnis liefert die Vergleichung von verschiedenen großen Rassen des Hauskaninchens auf Grundlage der von E. Müller beigebrachten Zahlenwerte. Ordnen wir die 26 Kaninchen, deren Darmlänge gemessen worden ist (eines, bei dem der Wert Darmlänge : Körperlänge ganz aus dem Rahmen der übrigen herausfiel, wurde fortgelassen) in drei Größengruppen, so beträgt das Verhältnis

der Länge von Dünn- und Dickdarm zur Körperlänge für Gruppe I (78—61 cm Körperlänge, 4816 g durchschn. Kgw.; 10 Stück) 9,71 : 1, für Gr. II (60—51 cm Klge., 2482 g durchschn. Kgw.; 8 Stück) 9,07 : 1, für Gr. III (50—43 cm Klge., 1767 g durchschn. Kgw.; 8 Stück) 8,73 : 1. Also auch hier haben die kleineren Stücke die geringere Darmlänge. Wenn der Unterschied der Extreme geringer ist als bei den Hunden, so liegen ja auch die extremen Längen- und Gewichtswerte weniger weit auseinander als dort; das Verhältnis des größten zum kleinsten durchschnittlichen Körpergewicht beträgt bei den Hunden etwa 14 : 1, bei den Kaninchen etwa 3 : 1.

Diese Belege sind ja nur spärlich und bedürfen sehr der Erweiterung. Immerhin aber zeigen sie, daß es nicht ganz unwahrscheinlich ist, daß das bei den Urdarmtieren gefundene Verhalten wohl auch für andere Formen zutrifft: daß die Körpergröße eine Funktion der Darmoberfläche ist.

Literatur-Nachweis.

- Babák, E., 1906, Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. Arch. Entw.-Mech. 21, S. 611—702.
- Brandes, G., 1894, Fridericianella ovicola n. g. n. sp. Abh. naturf. Ges. Halle 20.
- Braun, M., 1893, Trematodes in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 4. Abt. 1a.
- Goetsch, W., 1924, Lebensraum und Körpergröße. Biol. Cbl. 44, S. 529—560.
- v. Graff, L., 1909, Turbellaria, Strudelwürmer 1. Teil: Allgemeines und Rhabdocoelidae in A. Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 19, Jena 1909.
- 1912—17, Turbellaria II. Abt. Tricladida in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 4, Abt. 1c.
- Hertling, H., 1923, Untersuchungen über die Typhlosolis und ihre Vaskularisierung bei terricolen Oligochaeten. Zeitschr. w. Zool. 120, S. 147—250.
- Hesse, R., 1924, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- 1925, Die Bergmannsche Regel. Naturw. 13, S. 675—680.
- Klatt, B., und H. Vorsteher, 1923, Studien zum Domestikationsproblem II. Lpz. (Bibl. genetica, hsg. v. E. Baur, 6.)
- Lang, A., 1884, Die Polycladen (Seeplanerien) des Golfs von Neapel, in Fauna Flora Golfs Neapel 11. Monogr. Leipzig.
- Lapicque, L., 1911, Sur la nutrition des petits oiseaux. Bull. Mus. d'hist. nat. Paris 1911, S. 2—7.
- Leuckart, R., 1851, Der Bau der Insekten. Arch. Naturgesch. 171, S. 1—25.
- 1886, Die Parasiten des Menschen 2. Aufl. 1. Bd. 2. Abt.
- Looss, A., 1894, Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibl. Zoologica Heft 16. Stuttgart.

- Looss, 1902, Über neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. *Z. Jb. (Syst.)* 16 S. 411—894.
- Lühe, M., 1909, Parasit. Plattwürmer I. Trematodes, in A. Brauer, *Süßwasserfauna Deutschlands*, Heft 17, Jena.
- Lydekker, R., 1898, *The Deer of all Lands.* London.
- Martini, E., 1912, Studien üb. d. Konstanz histol. Elemente. III. *Hydatina senta.* *Zeitschr. w. Zool.* 102, S. 425—645.
- Müller, E., 1919, Vgl. Untersuchungen an Haus- und Wildkaninchen. *Z. Jb. (Physiol.)* 36, S. 503—588.
- Müller, W., 1923, Die Nahrung von *Fasciola hepatica* und ihre Verdauung. *Zool. Anz.* 57, S. 273—283.
- Odhner, Th., 1905, Die Trematoden des arktischen Gebietes, in *Fauna arctica*, hg. v. F. Römer und F. Schaudinn 4, S. 289—372.
- Ransom, B. H., 1921, Synopsis of the Trematode Family *Heterophyidae.* *Proc. U. S. Nat. Mus.* 57, S. 527—573.
- Schellenberg, A., 1925, Die Gammariden Spitzbergens. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 11, S. 193—232.
- Standfuss, M., 1896, *Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge.* 2. Aufl. Jena.
- Titschack, E., 1926, Untersuchungen üb. d. Wachstum, den Nahrungsverbranch und die Eierzeugung. II. *Tineola biselliella* Hum. *Zeitschr. w. Zool.* 128, S. 509—569.
- Vogt, C. und Hofer, B., 1909, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig.
- Wagler, E., 1923, Über die Systematik usw. v. *Daphnia cucullata.* *Intern. Revue Hydrobiol.* 11, S. 41—88 und 265—316.
- Wilhelmi, J., 1909, Tricladen, in *Fauna Flora Golfs Neapel* 32. Monogr. Berlin.
- Zeller, E., 1872, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum.* *Zeitschr. w. Zool.* 22, S. 1—28.
- 1876, Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Ebenda 27, S. 238—274.

Das Werden der Organismen. Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung. Von Prof. Dr. **Oscar Hertwig**, Berlin. Dritte, verbesserte Auflage. Mit 115 Abbild. im Text. XX, 686 S. gr. 8° 1922 Rmk 10.50, geb. 13.—

Inhalt: 1. Die älteren Zeugungstheorien. 2. Die Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben. 3. Die Lehre von der Artzelle als Grundlage für das Werden der Organismen. 4. Die allgemeinen Prinzipien, nach denen aus den Artzellen die vielzelligen Organismen entstehen. 5. Die Umwertung des biogenetischen Grundgesetzes. 6. Die Erhaltung des Lebensprozesses durch die Generationsfolge. 7. Das System der Organismen. 8. und 9. Die Frage nach der Konstanz der Arten. 10., 11., 12. Die Stellung der Organismen im Mechanismus der Natur. 13. Das Problem der Vererbung. 14. Der gegenwärtige Stand des Vererbungsproblems. 15. Lamarckismus und Darwinismus. 16. Kritik der Selektions- und Zufallstheorie. 17. Zusammenfassung. Nachwort zur ersten bis dritten Auflage. Register.

Die Geschichte der Biologie. Ein Überblick von **Erik Nordenskiöld**, Stockholm. Deutsch von Guido Schneider. VII, 648 S. gr. 8° 1926 Rmk 25.—, geb. 27.—

Inhalt: 1. Die Biologie im klassischen Altertum und im Mittelalter. — 2. Die Biologie während der Renaissancezeit. — 3. Die Biologie im 17. und 18. Jahrhundert. — 4. Die Biologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. — 5. Von Darwin bis zu unserer Zeit. — Quellen und Literatur. Namenregister.

Dieses Werk ist hervorgegangen aus einem an der Universität zu Helsingfors in den Jahren 1916—1917 gehaltenen Vorlesungskursus. Es soll einen Überblick über die Entwicklung der biologischen Wissenschaften im Laufe der Zeiten und im Zusammenhang mit der allgemeinen Entwicklung der menschlichen Kultur geben.

Der Verfasser hat sich nach Möglichkeit in seiner Darstellung an die theoretischen Grundsätze und allgemeinen Richtlinien gehalten, die in der Forschung hervortreten, da sie, obwohl kulturhistorisch von sehr wesentlicher Bedeutung, dennoch nicht oft übersichtlich zusammengestellt worden sind. Nach diesem Prinzip ist auch für jede Richtung eine Anzahl typischer Vertreter unter den Denkern und Forschern ausgewählt und geschildert worden. Die Auswahl der zu schildernden Persönlichkeiten geschah auf Grund einer Prüfung, die natürlich einen gewissermaßen subjektiven Charakter haben muß. Im Hinblick auf die allgemeine Kulturentwicklung war es ferner geboten, Vertreter der wissenschaftlichen Entwicklung verschiedener Länder zu berücksichtigen, um ein möglichst allseitiges Bild vom Zustande der Naturwissenschaften in unseren Tagen und von den Beiträgen der verschiedenen Nationen zu gewinnen.

Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie. Von Prof. Dr. **Jul. Schaxel**, Vorst. d. Anst. f. experim. Biol. d. Univers. Jena. Zweite, neubearb. u. vermehrte Auflage. VIII, 367 S. gr. 8° 1922 Rmk 7.50, geb. 9.—

Prof. Dr. E. Ungerer (in „Die Entwicklung des Lebens“, S. 117): „Die beste Einführung in das Gewirr von Theorien und Problemen, das die Lebensforschung der Gegenwart als Erbe des Darwinismus darstellt, sind J. Schaxel „Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie“.

Verzeichnis naturwissenschaftlicher Werke aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

I: Botanik. 160 S. gr. 8° 1926

II: Zoologie. 162 S. gr. 8° 1923

Diese Verzeichnisse enthalten eine in 15 bzw. 18 Gruppen systematisch eingeteilte Übersicht über sämtliche im Verlag von Gustav Fischer in Jena in den letzten 50 Jahren erschienenen naturwissenschaftlichen Veröffentlichungen. Sie bilden einen Führer durch den ausgedehnten naturwissenschaftlichen Verlag und werden, da sie neben genauen Titel- und Preisangaben zu den meisten Schriften auch noch Inhaltsübersicht und sachliche Besprechungen bringen, als Bibliographien erwünscht und wertvoll sein.

Die Zusendung erfolgt durch jede Buchhandlung oder vom Verlag kostenfrei.

Man verlange Verzeichnis Nr. 145 (Botanik) und Nr. 31 (Zoologie).

Handwörterbuch der Naturwissenschaften

Herausgegeben von

Prof. Dr. E. Korschelt-Marburg (Zoologie), Prof. Dr. G. Linck-Jena (Mineralogie und Geologie), Prof. Dr. F. Oltmanns-Freiburg i. Br. (Botanik), Prof. Dr. K. Schaum-Leipzig (Chemie), Prof. Dr. H. Th. Simon-Göttingen (Physik), Prof. Dr. M. Verworn-Bonn (Physiologie), Dr. E. Teichmann-Frankfurt a. M. (Hauptredaktion)

Zehn Bände • 1912—1915

Auf 12030 Seiten Text: 777 selbständige Aufsätze m. 8863 Abbildungen u. 627 Biographien, verfaßt von 400 Mitarbeitern. 360 Seiten (= 1080 Spalten) Sachregister

Rmk 200.—, geb. in Halbleder Rmk 280.—

400 Mitarbeiter haben ihr Bestes dazu beigetragen, um eine Enzyklopädie der Naturwissenschaften in vorher unbekannter Art zu schaffen. Die einzelnen Artikel sind von Gelehrten verfaßt, die gerade in dem von ihnen bearbeiteten Spezialgebiet besonders bewandert sind. In gedrängter Form geben also hier vorzügliche Sachkenner Überblicke über die einzelnen Wissenszweige der Naturwissenschaften. Wir finden hier in alphabetischer Reihenfolge chemische neben zoologischen, botanischen neben mineralogischen, physiologische neben physikalischen Artikeln.

Jedes Gebiet ist in einer solchen stofflich-sachlichen Abgrenzung gegeben, daß einerseits wissenschaftlich abgerundete Darstellungen ermöglicht, andererseits praktisch brauchbare Artikel in größerer Anzahl unter eigenen Stichworten erzielt wurden. Nur auf diese Weise konnte etwas entstehen, was über die bisherigen literarischen Bearbeitungen hinausging, konnten zusammenfassende Aufsätze geschrieben werden, die gemeinsame Fragen verschiedener Teilgebiete der Naturwissenschaften unter einheitlichen Gesichtspunkten behandelten.

Die Beiträge sind mit den Namen des Verfassers unterzeichnet und mit einer großen Anzahl instruktiver Abbildungen ausgestattet; eine kurze Inhaltsübersicht am Anfang jedes Artikels erleichtert das Auffinden bestimmter Fragen und am Schluß wird die Literatur angegeben, mit deren Hilfe auch ein Eindringen in die Spezialprobleme möglich ist.

Im Alphabet eingereiht sind ferner Biographien, die bei aller Kürze doch einen genügenden Überblick über Leben und Wirken bedeutender Forscher geben.

Ein außerordentlich ausführliches und gründlich durchgearbeitetes, 360 Seiten (= 1080 Spalten) umfassendes Sachregister ermöglicht ausgiebigste Benutzung und müheloses Auffinden sämtlicher Stellen, in denen ein Gegenstand behandelt oder erwähnt wird.

„Eins der glänzendsten, inhaltreichsten und für das wissenschaftliche Leben bedeutungsvollsten Werke der deutschen Gelehrtenwelt.“

Literar. Jahresschr. d. Dürerbundes 1916/17

„... eine Kulturtat von höchster Bedeutung ...“

Technische Monatshefte

„... eine hervorragende Schöpfung deutschen Geistes und deutschen Gelehrtenfleißes ...“

Rheinische Hochschulzeitung

„... ein Werk, das weit in alle Welt hinausgehen wird, um dort von deutschem Gelehrtenfleiß und deutscher Gründlichkeit Kunde zu geben ...“

Neue Freie Presse, Wien

„... eine Bibliothek im kleinen, die über alle Fragen des großen Gebietes der Naturwissenschaften Aufschluß erteilt ...“

Zentralblatt für Zoologie

„... ein monumentales Werk, dem die Literatur anderer Völker Ähnliches bisher nicht an die Seite zu stellen hat.“

Mikrokosmos

„... Es ist statuenreergend, was hier an naturwissenschaftlichem Wissen und Können zusammengetragen worden ist ...“

Apotheker-Zeitung

„Das H. d. N. ist ein neuer glänzender Beweis von der Größe der geistigen Macht, über die das deutsche Volk verfügt.“

Pharmazeutische Post, Wien

„... eine der großartigsten Unternehmungen auf dem Gebiete der Bibliographie ... der Ausdruck einer lückenhellen Wiedergabe der heute geliebten naturwissenschaftlichen Tatsachen und Erfahrungen.“

Wiener klin. Wochenschrift