ACTA BIOLOGICA

ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS
A. ÁBRAHÁM, I. BOROS, B. FALUDI, R. MAUCHA, R. SOÓ

REDIGIT
R. RAPAICS

TOMUS IV FASCICULI 1—2

MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BUDAPEST, 1953

ACTA BIOLOGICA

A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA BIOLÓGIAI KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTŐSÉG: BUDAPEST V., NÁDOR-U. 12. ÉS KIADÓHIVATAL: BUDAPEST V., ALKOTMÁNY-U. 21

Az *Acta Biologica* orosz, francia, angol és német nyelven közöl értekezéseket a biológia köréből.

Az *Acta Biologica* változó terjedelmű füzetekben jelenik meg, több füzet alkot egy kötetet.

A közlésre szánt kéziratok, géppel írva, a következő címre küldendők:

Acta Biologica szerkesztősége: Budapest V., Nádor-utca 12.

Ugyanerre a címre küldendő minden szerkesztőségi és kiadóhivatali levelezés.

Az Acta *Biologica* előfizetési ára kötetenként belföldre 80.— Ft, külföldi címre 110.— Ft (6.50 $). Megrendelhető a belföld számára az *Akadémiai Kiadónál* (Bpest V., Alkotmány-utca 21., Bankszámla 04—878—111—48), az Akadémiai Könyvesboltban (Bpest V., Váci-utca 22. sz.). A külföld számára a »Kultúra« Könyv és Hírlap Külkereskedelmi Vállalatnál (Budapest VI., Sztálin-út 21. Bankszámla: 45-790-057-50-032.), vagy külföldi képviseleteinél és bizományosainál.

«*Acta Biologica*» публикует трактаты из области биологии на русском, французском, английском и немецком языках.

«*Acta Biologica*» выходит отдельными выпусками разного объема. Несколько выпусков составляют один том.

Предназначенные для публикации рукописи (в напечатанном на машинке виде) следует напрвалять по адресу:

Acta Biologica, Budapest V., Nádor-utca 12.

По этому же адресу направлять всякую корреспонденцию для редакции и администрации.

Подписная цена «*Acta Biologica*» — 110 форинтов за том. Заказы в стране принимает «*Akadémiai Kiadó*» (Alkotmány-u. 21. Текущий счёт № 04—878—111—48), а для заграницы, предприятие по внешней торговле книг и газет «*Kultúra*» (Budapest, VI., Sztálin-út 21. Текущий счет № 45-790-057-50-032), или его заграничные представительства и уполномоченные.

INDEX

Tomus IV.

Ábrahám A.: Blood pressure and peripheral nervous system. — Абрахам А.: Давление крови и периферическая нервная система. — *Ábrahám A.:* Blutdruck und peripherisches Nervensystem 307

Ábrahám A.: Die Innervation der Blutgefässe. — *Ábrahám A.:* Innervation of Blood Vessels. — Абрахам А.: Иннервация кровеносных сосудов. 69

Balogh J. und *Gere G.:* Über die Ernährungsbiologie und Luftstickstoffbindung der *Hyphantria*-Raupen 431

Erdős J.: Pteromalidae hungaricae novae 221

Эреш П.: Исследование естественной рыбопродукции рыбоводных прудов. — *Erős P.:* Untersuchung des natürlichen Ertrages der Fischteiche..... 161

Fábián Gy.: Experiments in the transplantation of fish skin. — Фабиан Д.: Попытки по трансплантации рыбной кожи. 253

Fábián Gy.: Spread of black pigment on the denervated skin of guinea pigs..... 471

Horváth J., Szolnoki J. and *Felföldy L.:* Experiments to establish relationship between antibiotic properties of species of *Streptomyces* and their soils 453

Kaszab Z.: Revision der aethiopischen Arten der Meloiden-Gattung *Epicauta* Redtb. — З. Касаб: Обзор этиопских видов рода *Epicauta* 481

Mihályi F., Soós Á., Sztankay-Gulyás M. et *Zoltai N.:* Préparatifs entomologiques pour la lutte contre les Moustiques piqueurs et la paludisme sur les bords du lac Balaton. — Михальи Ф., Шоош А., Станкаи—Гуляш М. и Золтаи Н.: Энтомологическая подготовка борьбы с кровососущим комаром и малярийным анофелесом на берегу озера Балатон. 1

Párducz B.: Zur Mechanik der Zilienbewegung. — Пардуц Б.: О механизме движения ресничек. 177

Simon T.: Torfmoore im Norden des Ungarischen Tieflandes. — Шимон Т.: Сфагновые на „Северной Низменности“..... 249

Soó R.: Die modernen Grundsätze der Phylogenie im neuen System der Blütenpflanzen. — Шоо Р.: Современные принципы филогении в новой системе цветковых растений. — *Soó R.:* Modern principles of phylogeny in the new system of flowering plants 257

Zólyomi B.: Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial 367

ACTA BIOLOGICA

ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS
A. ÁBRAHÁM, I. BOROS, B. FALUDI, R. MAUCHA, R. SOÓ

REDIGIT
R. RAPAICS

TOMUS IV.

MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BUDAPEST, 1953

PRÉPARATIFS ENTOMOLOGIQUES POUR LA LUTTE CONTRE LES MOUSTIQUES PIQUEURS ET LE PALUDISME SUR LES BORDS DU LAC BALATON

II: PARTIE

LES MOUSTIQUES PIQUEURS DANS LES LOCALITÉS ET LES PROCÉDÉS DÉFENSIFS PRATIQUES

(Communiqué de la Section Zoologique du Musée Hongrois d'Histoire Naturelle et de la Section Parasitologique de l'Institut d'Hygiène Publique)

F. MIHÁLYI, Á. SOÓS, M. SZTANKAY-GULYÁS et N. ZOLTAI

(Reçu le 20 Septembre 1952)

Dans la première partie de notre publication — parue précédemment[1] — nous avons rendu compte des résultats généraux de nos recherches faites dans la région du lac Balaton. En effet, ces recherches furent initialement commencées en 1938—39 par F. Mihályi, dans la station qui a été établi pour y examiner spécialement les Moustiques du lac Balaton. Les résultats de ces recherches initiales ont été communiqués aux localités interessées, mais elles n'ont été publiées que partiellement. Des deux publications parues, l'une a traité les espèces rencontrées dans la région du Balaton, et leur diffusion[2] ; l'autre touchait la question des moustiques piqueurs de Hévíz.[3] Les données écologiques et éthologiques des deux travaux de 1938—39 et ceux de 1950—51 ont été publiées ensemble.[4] Cela va sans dire que les chiffres de l'ouvrage mentionné précédemment (résultats de 4 ans) ne concordent pas avec les chiffres du travail qui ne contient que les résultats des années 1950—51 (2 ans).

Cet ouvrage-ci est un compte rendu, où nous présentons le résumé de nos recherches faites en 1950—1951. Nous trouvons nécessaire de les publier, car une protection efficace ne peut se baser que sur la connaissance nette de la question. Dans cette communication détaillée, où les résultats des recherches sont établis en chiffres exactes, suivant les stations balnéaires et les localités, les moyens défensifs sont également présentés, tout en traitant les possibilités d'une protection rationelle et efficace pour toute la région du Balaton, en comptant en même temps avec les circonstances locales de chaque commune.

[1] Mihályi, F., Soós, Á., Sztankay-Gulyás, M. et Zoltai, N.: Préparatifs entomologiques pour la lutte contre les Moustiques piqueurs et le paludisme sur les bords du lac Balaton. Ière Partie. (Acta Biol., Budapest, III. 1952, p. 333—364.)

[2] Mihályi, F.: A Balaton-partvidék Culicidái. Die Culiciden des Ufergebietes des Balaton-Sees. (Magyar Biol. Kut. Munk., XIII. 1941. p. 168—174.)

[3] Mihályi, F.: A szúnyog elleni küzdelem entomologiai előkészítése Hévízen. Entomologische Vorarbeiten zur Bekämpfung der Stechmückenplage in Hévíz. (Állatt. Közlem., XXXVI. 1939, p. 107—117.)

[4] Mihályi, F., Soós, Á. und Sztankay, M.: Ökologie und Ethologie der Culiciden im Ufergebiet des Balaton-Sees. (Ann. Biol. Univ. Hung., I. 1951 (1952), p. 79—105.)

Pour obtenir une vue d'ensemble plus nette, à la fin de notre travail nous présentons un résumé concernant l'enseignement pratique des traitements détaillés et des tableaux. D'un côté nous tâchons d'envisager les possibilités disponibles en vue d'une défense contre les Moustiques piqueurs, de l'autre côté nous indiquons les modes et les étapes de cette défense, en cherchant toujours celle qui répond le mieux aux dispositions locales. Il est à noter, que le temps consacré à l'étude des différentes stations balnéaires variait conformément à l'importance de la localité et à la gravité de l'envahissement. Notamment, en 1950 nos recherches ont été étendues sur toute la région du Balaton, mais alors elles se bornaient à quelques mois : juin, juillet et le milieu d'octobre, tandis qu'en 1951, sur la base des résultats des recherches de l'année précédente, des investigations approfondies ont été effectuées dans les lieux qu'on a trouvés le plus gravement envahis (Balatonfűzfő, Balatonalmádi, Balatonfüred, Hévíz, Balatonlelle, Balatonföldvár, Szántód, Zamárdi), mais cette fois-ci c'était depuis le mois de mars jusqu'à la fin du mois d'octobre et à Zamárdi même au mois de novembre, que nous avons successivement continué nos recherches systématiques.

En partant de nos visées susmentionnées nous avons faits la description de chaque station balnéaire et de chaque localité, de la sorte, que cette présentation se divise en trois parties. La première fait connaître le degré de l'envahissement de Moustiques piqueurs et énumère les espèces différentes en cause ; le deuxième point s'occupe des gîtes larvaires et des larves qu'ils enferment ; enfin le troisième point traite la question de la protection, en utilisant les possibilités techniques de nos jours, mais en tenant en même temps compte des possibilités et des circonstances locales qui se présentent. Puisqu'il s'agit de 40 localités, nous sommes obligés à réduire notre langage au strict nécessaire et au lieu de textes étendus nous présentons l'essentiel de notre sujet sur des tableaux récapitulatifs et synoptiques. Nous présentons également la carte esquissée de chaque localité en y marquant les gîtes larvaires rencontrés et les gîtes présumés, ainsi que les lieux où nous avons collectionné des Moustiques piqueurs. Il est encore à noter qu'au printemps de 1951 nous avons fait parvenir à chaque conseil municipal de la région du Balaton les rapports détaillés sur nos recherches de 1950, en y signalant les modes et les moyens d'une protection efficace ; donnant d'abord une information générale et présentant ensuite la solution réalisable du problème local.

En ce qui concerne les Moustiques piqueurs et les Moustiques vecteurs du paludisme, capturés en train de piquer, nous avons toujours tâché de constater exactement le nombre des piqûres, tombant sur une personne, à l'heure. Mais les heures diverses d'une journée même nous ont fourni des chiffres bien différents, sans parler des mois différents et des variations météorologiques qui également rendaient les résultats bien variables, ainsi ces données ne peuvent être employées aux fins de comparaisons qu'avec la plus grande précaution.

Voici pourquoi de telles données n'y sont communiquées que rarement, et premièrement pour signaler le degré de l'envahissement d'une station balnéaire quelconque.

Au cours de nos recherches nous avons également tâché de constater la densité des larves et le degré de la reproduction des Moustiques. Dans nos notes, faites sur place, nous avons constaté la densité des larves en plongeant notre petit filet planctonique dans l'eau génératrice et en comptant les larves

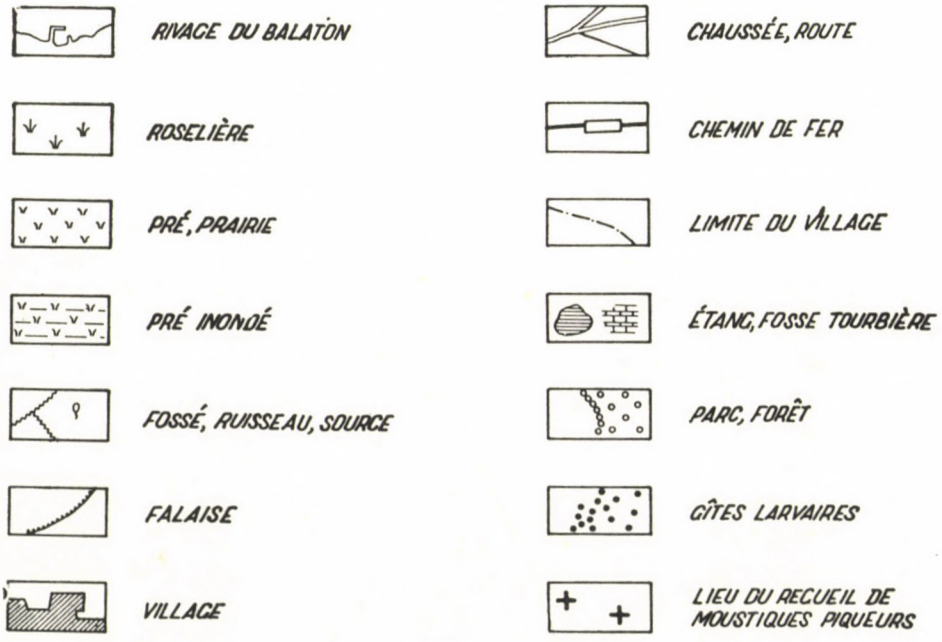


Fig. 1

qu'on y trouvait. Puisque en retirant le filet, il contient à peu près 1 litre d'eau, nous avons présenté ces données par litre. Nos expériences nous ont révélé que la répartition des larves est absolument inégale dans le temps et aussi dans l'espace de la même eau génératrice, et on constate des différences aussi dans diverses eaux génératrices du même genre. Seulement les larves de l'*Anopheles maculipennis* témoignent une certaine constance en quantité. Étant donné que le territoire sur lequel s'opéraient nos recherches, était vaste et que notre temps disponible se montrait assez bref, les parties des gîtes larvaires momentanément couvertes d'eau n'ont pas été cartographiées, et la production de larves n'y pouvait être exactement calculée d'après la densité trouvée sur quelques points du gîte. Et quand-même, sur la base de l'étendue du territoire couvert d'eau, et de la densité observée, nous avons pu constater d'abord les lieux des gîtes larvaires les plus signifiants, puis ceux de moyenne importance,

enfin les gîtes insignifiants qui peuvent être négligés. Ces données nous ont parues suffisamment exactes pour mettre en train les travaux techniques pour une lutte contre les moustiques piqueurs. Pour pouvoir mieux préciser la production d'un gîte larvaire, on devrait faire de fréquents examens quantitatifs sur un territoire non trop vaste, pendant toute une année, en calculant l'étendue et la profondeur exacte des eaux génératrices. Nos cartes n'indiquent que l'étendue maxima des gîtes larvaires. Les signes utilisés sur les cartes sont présentés sur la Fig. 1.

Nous présentons notre résumé sur le problème des moustiques piqueurs, en parcourant les stations balnéaires et les localités de la région du lac Balaton en succession territoriale, partant de Balatonaliga.

Balatonaliga

(Fig. 2.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Nous n'y avons rien collectionné, car justement avant nos recherches nous avons traités au DDT toutes les habitations, les parcs, et les végétaux même ceux des territoires environnants. Mais, en 1950, le 6 juillet, nous avons pris, dans une villa inhabitée, 20 *Anopheles bifurcatus* et 2 *Anopheles maculipennis*. Le jour suivant (7 juillet) à la tombée du soir, dans un temps prêt à pleuvoir, nous avons trouvés dans nos filets 2 *Aëdes variegatus* et 1 *Aëdes vexans* capturés sur le pré qui s'allonge derrière la roselière en bordure du lac vers Balatonakarattya.

G î t e s l a r v a i r e s. Le gîte préféré des moustiqes est sans doute la roselière, et notamment, son côté situé vers le rivage. Ensuite le pré étroit qui s'étend derrière elle, et enfin les sources qui jaillissent du haut de la falaise et lesquels, après, coulent en bas très lentement, vers le lac. Les larves collectionnées :

Ier tableau

Larves	1950					Total
	VII. 6.	VII. 7.	VII. 6.			
	Mares et flaques forestières		Mares et flaques des prés	Fosse contenant de l'eau	Ronde de béton	
Anopheles maculipennis	11	13	5	65	—	94
Anopheles bifurcatus.....	1	7	—	—	—	8
Culex apicalis	4	—	—	—	—	4
Culex pipiens	—	1	13	3	60	77

P r o t e c t i o n. La plus importante mesure serait de régulariser et d'approfondir le lit des cours d'eau, en redressant leurs courbes et enfin les

désherber. Ensuite, il sera indispensable d'asperger au DDT (suspension) l'intérieur de toutes les habitations ainsi que de leurs dépendances. Malheureusement, la pullulation dans la roselière — et notamment, dans la partie où elle aboutit au pré de *Carex*, où sa profondeur diminue et l'eau est quasi superficielle — ne peut être empêché présentement, à cause des raisons techniques.

Balatonvilágos

(Fig. 2.)

Moustiques piqueurs. Ils sont bien nombreux pendant les années pluvieuses, même dans l'année 1950, laquelle était excessivement sèche,

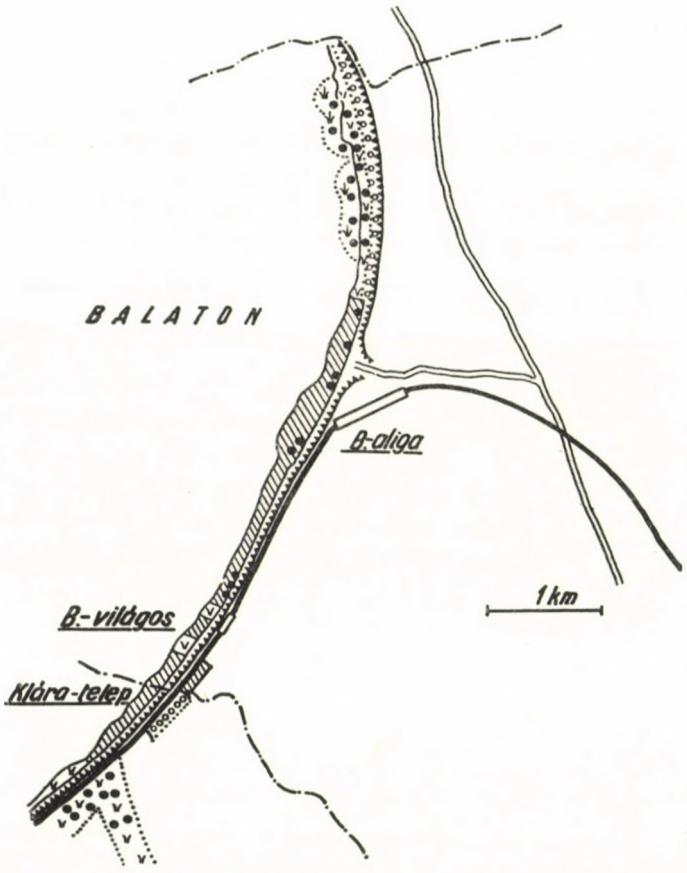


Fig. 2

nous y avons capturé une quantité bien importante. Ainsi on a collectionné les espèces suivantes en train de piquer :

en 1950, le 5 juillet entre 20—21h

5 *Anopheles bifurcatus*
4 *Mansonia richiardii*
4 *Aëdes cantans*
8 *Aëdes caspius*
2 *Aëdes variegatus*
3 *Aëdes vexans*
27 *Culex modestus*

en 1950, le 11 juillet, entre 19—19.45h

1 *Anopheles bifurcatus*
4 *Mansonia richiardii*
9 *Aëdes caspius*
2 *Aëdes vexans*
7 *Culex modestus*

Gîtes larvaires. Les gîtes se présentent principalement autour des écoulements lents des sources qui jaillissent au pied de la haute falaise. Les larves récoltées ; en 1950, le 11 juillet, dans une roselière marécageuse 5 *Anopheles bifurcatus* et 1 *Anopheles maculipennis*, dans l'emprunt de terre de la route 7 *Anopheles bifurcatus* et 15 *Culex apicalis*, enfin dans une citerne 1 *Anopheles bifurcatus*.

Protection. Tout d'abord la régularisation des fils d'eau qui se montre absolument nécessaire, ainsi que leur désherbage. Ensuite il faut traiter au DDT (poudre) les collections d'eau qui ne sont d'ailleurs ni nombreuses, ni de grande étendue. Cette pulvérisation doit être exécutée au milieu du mois de mars et au début du mois de juin.

Balatonszabadi

(Fig. 3.)

Moustiques piqueurs. Cette station balnéaire est une des moins envahies par les Moustiques tout le long de la rive du Balaton. Ce n'est que dans les années très humides qu'ils se présentent au printemps et au début de l'été, en toute petite quantité. Durant l'été aride de 1950, nous ne sommes pas arrivés à y capturer un seul Moustique piqueur!

IIe tableau

Larves	1950		1951			Total
	VI. 1.	VII. 11.	III. 28.			
	Pré du rivage de l'étang	Roselière en bordure de l'étang	Mares et flaques des prés	Pré du rivage de l'étang	Pré inondé	
Anopheles maculipennis	2	20	—	—	—	22
Aëdes excrucians	—	—	17	4	—	21
Aëdes leucomelas	—	—	1	—	23	24
Aëdes variegatus	—	—	22	—	14	36

Gîtes larvaires. Le seul lieu de développement permanent, est le bord du dit «Sóstó» (Étang salé). Outre celui-ci c'est seulement sur les prés qui s'étendent du côté sud du chemin de fer, non loin de «Klára-telep» qu'on rencontre des gîtes larvaires temporaires (IIe tableau).

Protection. Il n'y a rien d'autre à proposer que le pétrolage des eaux retenues de la prairie située au sud de la gare. Les autres gîtes («Sóstó», près de «Klára-telep») se trouvent tellement éloignés des lieux habités, que les



Fig. 3

espèces qui s'y développent — étant sédentaires — sont loin de hanter cette station balnéaire.

Siófok, Balatonszéplak

(Fig. 4.)

Moustiques piqueurs. Siófok n'a non plus trop à souffrir de l'envahissement des Moustiques piqueurs. Mais le côté occidental de Balatonszéplak produit, surtout dans des années pluvieuses, des essaims remarquables. Durant nos recherches nous ne sommes pas arrivés à récolter un seul Moustique piqueur à Siófok, tandis qu'à Balatonszéplak, même dans l'année sèche

de 1950, le 16 juillet, à la tombée du jour, nous avons capturé en une demi-heure :

39 Mansonia richiardii
7 Culex modestus.

Gîtes larvaires. Le gîte le plus important de cette région est sans doute le dit «Töreki-láp» (Marais de Török), ensuite en direction sud de celui-ci, le bord des viviers, enfin les emprunts de terre, et les différents autres fossés. Dans des années pluvieuses, la grande prairie située au sud de Siófok,

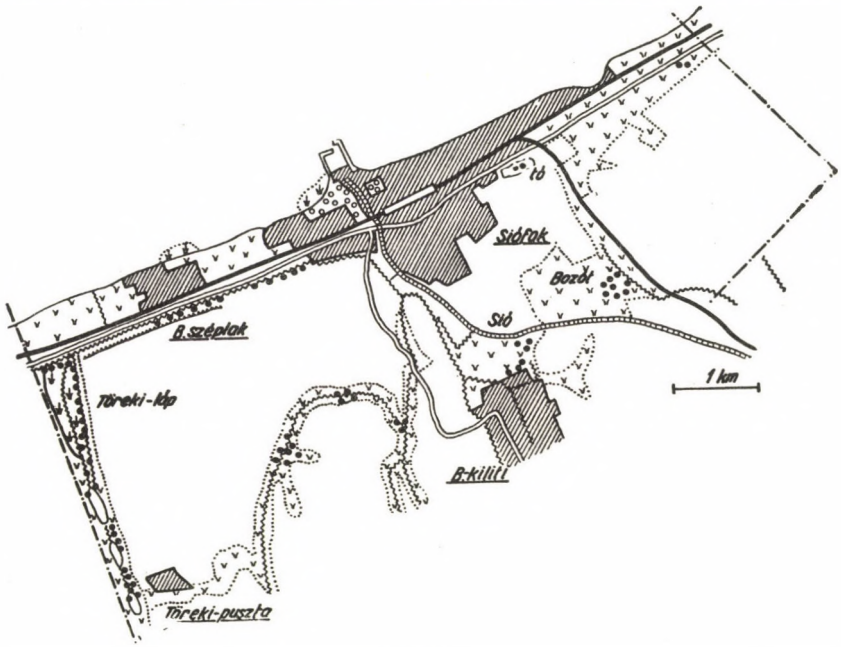


Fig. 4

IIIe tableau

Larves	1950						1951			Total
	VI. 1.	VII. 4.	X. 16.	VI. 19.	VII. 4.	X. 16.	III. 28.			
	Lisière du marécage			Fossé à dérivation	Bord du vivier	Canardière	Pré inondé	Fosse contenant de l'eau	Lisière du marécage	
Anopheles maculipennis	21	18	1	26	55	18	—	—	—	139
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	9	—	9
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Culex modestus	1	—	—	1	1	1	—	—	—	4
Culex pipiens	112	15	—	—	—	6	—	—	—	133

peut aussi retenir des collections d'eau lesquelles représentent alors de gîtes de développement excellents pour les Moustiques.

P r o t e c t i o n. Vu que l'assainissement des marais, du vivier et des prairies exigent des grandes mesures antilarvaires[5] lesquelles sont — pour des raisons techniques — momentanément irréalisables, nous proposons seulement l'aspersion intérieure des habitations et des dépendances en employant la suspension au DDT.

Zamárdi

(Fig. 5.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Ce lieu-ci est un des plus envahi parmi les stations balnéaires de la région du Balaton. Même dans l'année sèche de

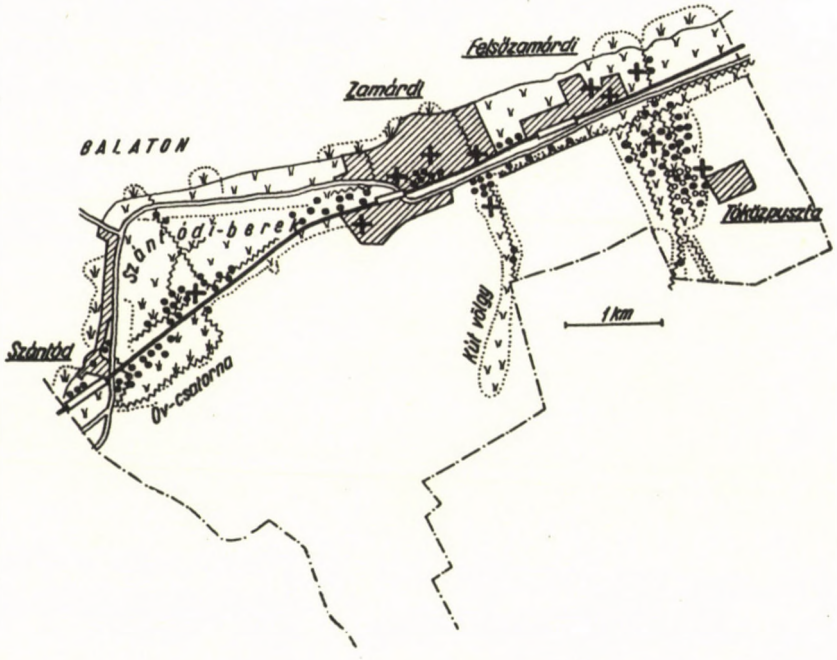


Fig. 5

1950 cette contrée se voyait encombrée par les essaims de moustiques qui piquaient férocement. Les plus acharnés y étaient : le *Mansonia richiardii*, le *Culex modestus*, l'*Aëdes vexans* — les trois espèces les plus sanguinaires. Les espèces capturées (IVe tableau) :

[5] Régularisation des rivières, dessication des marécages, par écoulement ou par élévation du sol, remblayage etc.

IVe. tableau

Moustiques	Capturé, en train de piquer, à l'aide de tubes de verre													
	1950			1951										
	VII. 3.	VII. 17.	VIII. 17.	VI. 13.	VII. 10.	VII. 20.	VIII. 14.	VI. 15.	VI. 27.	VII. 30.	VIII. 30.	V. 7.	VI. 14.	VIII. 3.
	Pré du rivage du Balaton	Bosquet	Pré	Pré				Pré du rivage du Balaton				Bosquet		
Anopheles bifurcatus ..	—	2	8	—	3	—	27	—	—	7	—	—	—	12
Anopheles hyrcanus ..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Anopheles maculipennis	—	—	4	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	3
Mansonia richiardii ..	47	47	—	—	6	21	—	11	—	—	—	—	—	33
Aëdes cantans	—	—	—	—	—	—	—	3	2	—	—	—	2	—
Aëdes caspius	—	—	11	17	13	—	—	—	11	—	—	—	3	—
Aëdes cinereus	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—
Aëdes excrucians	—	—	—	—	3	—	—	10	—	—	—	16	—	—
Aëdes lateralis	—	—	—	—	7	9	—	4	—	—	—	—	7	15
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes ornatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—
Aëdes variegatus ...	4	—	—	34	10	3	—	5	4	—	—	13	17	—
Aëdes vexans	7	2	17	9	53	71	32	43	23	22	—	—	7	41
Culex modestus	34	11	—	4	5	23	4	37	12	183	1	—	—	20
Culex pipiens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Gîtes larvaires. Parmi les stations balnéaires du Balaton c'est ici qu'on trouve les lieux de développement les plus différents. Sauf les gîtes forestiers typiques, on y rencontre toutes les variations. Les gîtes les plus étendus sont en même temps les plus importants, ainsi les collections d'eau stables et temporaires de la prairie de «Tóköz-puszta» et celle de «Kút-völgy», tout comme leurs fossés de dérivation. Aussi les eaux des emprunts de terre, des différents fossés, les collections d'eau retenus sur les prés qui bordent le lac, ainsi que les prés inondés qui s'allongent aux pieds de la haute falaise, sont ceux qui représentent des endroits excessivement avantageux pour le développement des larves des plus différentes espèces de Moustiques. Les larves collectionnées en ces lieux (VIe tableau).

Protection. Tout d'abord, pour obtenir un résultat réel, des mesures considérables y seraient nécessaires. Premièrement des travaux de terrassement, ensuite les fosses de dérivation des prairies de «Tóköz-puszta» et de «Kút-völgy» devraient être régularisées, en approfondissant leur lit et surtout en les désher-

IVe tableau

Capturé par d'autres moyens																		Totaux	
		1951																	
VI. 17.	VII. 29.	IV. 17.	V. 7.	V. 8.	VI. 13.	VI. 14.	VII. 18.	VII. 29.	VIII. 3.	VIII. 30.	VI. 18.	VIII. 30.	IX. 1.	X. 4.	X. 23.	XI. 16.	X. 23.		
Jardin buissonneux	Bord du marécage	Sur le pré, capturé à l'aide de filet									Bosquet, avec filets	Salle d'attente de gare, sur le mur	Habitation				Étable	Capturé en train de piquer, avec tubes	Capturé par d'autres moyens
—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	66	5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	9	1	—	5	2	8	10	31
—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	4	—	—	—	—	—	—	165	11
1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	2
—	4	—	—	—	7	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	59	8
—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	—
—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	8
—	5	7	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34	9
—	8	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	50	3
—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—
7	7	—	14	2	3	8	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	104	30
35	137	—	—	—	—	—	7	4	2	6	—	—	—	—	—	—	—	499	19
—	8	—	—	—	—	14	—	1	6	1	7	—	1	—	—	—	2	342	32
—	1	—	—	—	—	—	4	—	—	16	45	17	4	4	31	13	55	1	189

bant, pour y garantir l'écoulement le plus rapide possible. Les eaux de la prairie marécageuse qui s'allonge du côté nord du chemin de fer, devraient être conduites, par le moyen d'une fosse de communication, dans le canal dérivatif de la prairie de «Kút-völgy». Les collections d'eau accumulées au pied de la haute falaise devraient être supprimées, en les remblayant, la matière y étant offerte par la côte élevée même. Tant que ces travaux indispensables n'y seront exécutés, reste le seul remède, la pulvérisation au DDT, c'est-à-dire, l'aspersion, par une suspension au DDT, dans l'intérieur des habitations et des dépendances.

Szántód

(Fig. 5.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Jusqu'au drainage exécuté en 1939—1940, ce lieu était le plus envahi par les essaims de Moustiques. Malheureusement leur nombre y est encore assez considérable, mais la différence entre la situation

des années qui précédaient 1939 et celle d'aujourd'hui, est quand-même importante. Notamment, avant le drainage, les espèces en cause furent justement les deux plus acharnées (85—95%) ; le *Culex modestus* et le *Mansonia richiardii* tandis que maintenant ce sont l'*Aëdes variegatus* et l'*Aëdes cinereus* qui provoquent la plupart des ennuis fâcheux. Les deux espèces, précédemment mentionnées, sont presque disparues, et ne constituent au présent que 1—2% parmi les autres espèces.

Moustiques piqueurs collectionnés :

V^e^ tableau

Moustiques	Collectionné à l'aide de tubes en train de piquer				Collectionné par d'autres moyens							Totaux	
	1950	1951			1951								
	VI. 27.	V. 9.	VI. 16.	VIII. 27.	IV. 18.	V. 10.	VII. 16.	VII. 28.	VIII. 3.	VIII. 27.	X. 22.	En train de piquer, par tubes	Par d'autres moyens
	Roselière côté situé vers le rivage				Sur le pré à l'aide de filets								
Anopheles maculipennis ..	—	—	—	—	—	—	—	1	—	3	17	—	21
Theobaldia annulata	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	3
Aëdes cataphylla	—	1	—	—	1	3	2	—	—	—	—	1	6
Aëdes cinereus	38	—	27	27	—	—	—	14	—	7	—	92	21
Aëdes diversus	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—
Aëdes excrucians	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—
Aëdes lateralis	—	—	4	1	—	2	—	—	3	—	—	5	5
Aëdes leucomelas	—	2	—	—	6	—	—	—	—	—	—	2	6
Aëdes ornatus	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Aëdes variegatus	114	—	7	—	2	9	9	2	—	—	—	121	22
Aëdes vexans	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—
Culex modestus	2	—	31	9	—	—	2	5	6	15	—	42	28
Culex pipiens	—	—	—	—	—	—	26	12	19	5	123	—	185

Gîtes larvaires. Le plus important des gîtes se trouve du côté sud du chemin de fer dans la roselière marécageuse. Le suivant est le canal nommé «Öv-csatorna», ensuite les trois saignées du «Berek» de Szántód (dit Szántódi-berek), enfin les plus ou moins grands restes des «berek»s entourants, couverts déjà de roseaux. Mais il ne faut pas diminuer le rôle générateur des collections d'eau qui se rencontrent sur la prairie située du côté est de la voie ferrée. Les larves récoltées (VIIe tableau) :

Protection. Le plus urgent et le plus important des travaux défensifs serait le nettoyage des saignées et des fosses de dérivation, et après, de les entretenir en bon état. Ensuite, dès le mois d'avril, chaque fois qu'on observe de nouvelles collections d'eau dans les «berek»s — or les saignées — il faut aussitôt mettre en marche la pompe élévatrice qui se trouve auprès de la rade.

VIe tableau.

| Larves | 1950 | | | | | | | | | | | 1951 | | | | | | | | | | |

VIIe tableau

Larves	1950						1951																				Total
	VI. 1.	VI. 27.	X. 16.	III. 29.	IV. 18.	X. 3.	III. 29.	IV. 18.	X. 3.	III. 29.	IV. 18.	V. 10.	VI. 16.	VII. 16.	VII. 27.	VIII. 3.	VIII. 27.	VII. 16.	VIII. 27.	X. 3.	VII. 27.	VIII. 27.	VI. 16.	VII. 27.	VII. 27.	VII. 27.	
	Fossé de drainage			Pré du «Berek»			Pré inondé			Fossé de drainage								Emprunt de terre			Roselière maréca-geuse		«Berek» à roseaux	Flaques de pré	Fosse	Pré du rivage du Bala-ton	
Anopheles maculipennis.	2	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	6	40	14	2	5	16	84	6	2	6	21	46	11	17	294
Aëdes caspius	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5
Aëdes cataphylla	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Aëdes cinereus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	—	17
Aëdes dorsalis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3
Aëdes excrucians.	—	—	—	20	14	—	14	6	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68
Aëdes leucomelas	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Aëdes variegatus	—	—	—	10	9	—	—	27	4	4	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	73
Aëdes vexans	—	—	—	—	—	—	—	—	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	—	45
Culex apicalis	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	5
Culex hortensis.....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	4
Culex modestus	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28	—	2	—	—	8	4	1	17	22	7	5	—	4	101
Culex pipiens	—	—	—	—	—	20	—	—	1	—	—	—	—	—	304	1	—	—	1	3	—	—	11	49	—	65	455

Malheureusement, pour des raisons techniques, l'immunisation de la roselière marécageuse qui s'étend du côté sud du chemin de fer, ne peut être actuellement réalisée, mais les collections d'eau parsemées autour de la gare peuvent être très bien traitées par une poudre au DDT.

Balatonföldvár

(Fig. 6.)

Moustiques piqueurs. En 1938—1939, à côté de Szántód c'était Balatonföldvár qui était le plus envahis de Moustiques parmi les stations

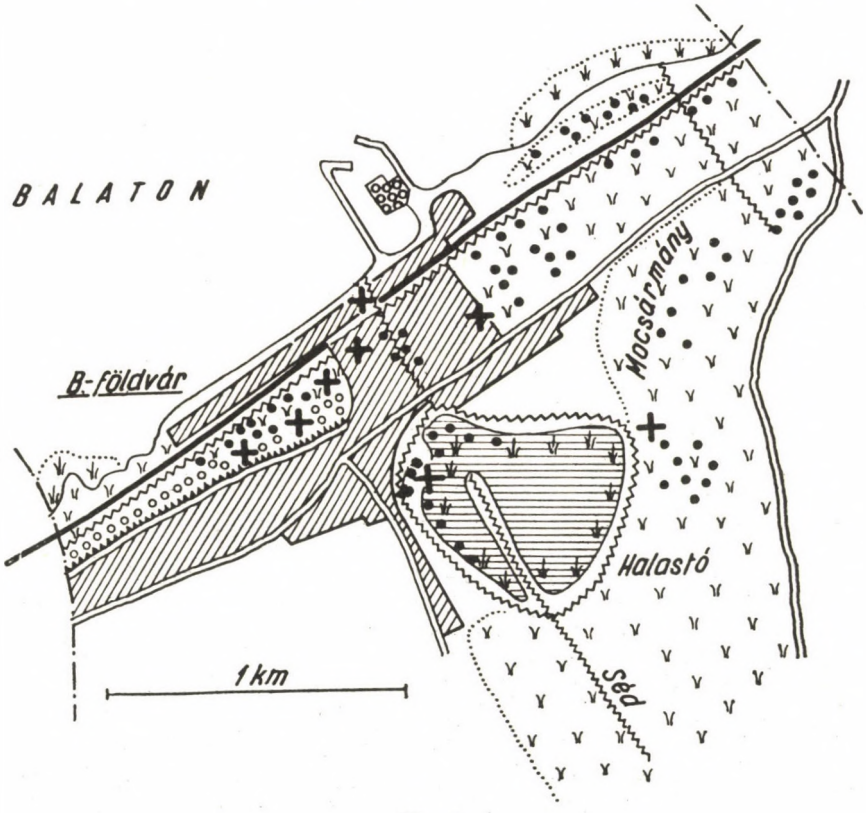


Fig. 6

balnéaires de la région du Balaton. C'est seulement depuis le drainage du «Berek» de Szántód que la situation s'est améliorée, mais elle y est toujours bien grave. Les Moustiques les plus acharnés qu'on y rencontre : l'*Aëdes vexans* et l'*Aëdes variegatus*, ensuite le *Culex modestus* et le *Mansonia richiardii*. La liste dès Moustiques piqueurs capturés (VIIIe tableau) :

VIIIe tableau

Moustiques	Recueilli, en train de piquer, à l'aide de tubes de verre																	à l'aide de filets					Totaux	
	1950						1951											1951						
	VI. 15.	VI. 23.	VI. 24.	VII. 18.	VII. 25.	VII. 21.	IV. 18.	V. 9.	VI. 25.	VII. 19.	VII. 30.	VIII. 29.	VII. 30.	VIII. 1.	VI. 25.	VIII. 29.	V. 9.	IV. 18.	IV. 18.	V. 9.	VI. 25.	VII. 30.	En train de piquer, avec de tubes	Avec de filets planctoniques
	Parc			Pré		Jardin	Parc						Pré		Roselière, côté situé vers le rivage		Bosquet	Pré	Parc		Roselière, côté situé vers le rivage			
Anopheles maculipennis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1
Mansonia richiardii	14	10	16	—	1	2	—	—	—	—	—	2	11	—	3	7	—	—	—	—	—	—	66	—
Aëdes cantans	—	—	—	—	—	—	—	38	3	—	—	—	—	—	—	—	18	—	2	60	—	—	59	62
Aëdes caspius	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	—	11	3	2	—	—	—	—	—	—	21	—
Aëdes cataphylla ..	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	4	5
Aëdes cinereus ...	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	4	10	1	4	4	—	1	—	1	—	—	26	2
Aëdes diversus ...	—	—	—	—	—	—	11	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	14	10	15	—	—	16	39
Aëdes excrucians .	—	—	—	—	—	—	3	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	—	—	8	11
Aëdes lateralis ...	—	—	—	2	—	—	—	2	—	2	5	—	—	—	—	—	—	—	—	27	2	—	11	29
Aëdes leucomelas .	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	3	1
Aëdes ornatus	—	—	—	—	—	—	—	5	4	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—
Aëdes quartus	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	1	7
Aëdes variegatus ..	—	—	—	—	—	—	7	3	6	—	—	—	14	—	29	—	—	—	—	5	41	—	59	46
Aëdes vexans	7	8	17	1	1	2	—	5	18	22	43	23	17	5	20	6	—	—	—	25	11	1	195	37
Culex modestus ...	2	—	—	1	—	—	—	—	—	1	3	8	17	—	7	31	—	—	—	—	—	—	70	—
Culex pipiens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	17	2	17

Gîtes larvaires. Le seul gîte permanent est le vivier. Mais ce n'est pas celui-là qui entre premièrement en ligne de compte au point de vue de la question balnéaire, mais le pré qui s'étend entre la haute falaise et la voie ferrée, ensuite les fossés des emprunts de terre. Il ne faut non plus négliger l'importance des parties humides du dit «Mocsármány», parsemé de mares et de flaques, ensuite la prairie couverte d'eau qui s'étend derrière la roselière du rivage, et non en dernier lieu les collections d'eau temporaires qui s'accumulent sur les petits prés intercalés entre les villas. Larves récoltées :

XIe tableau

Larves	1950								1951						
	VI. 1.	VI. 23.	VII. 19.	X. 16.	VI. 1.	VII. 21.	VII. 14.	VII. 14.	III. 29.	IV. 18.	V. 9.	VI. 25.	VII. 19.	VIII. 29.	X. 2.
	Mares et flaques des prés				Bord du vivier	Fossé de drainage	Fossé d'écoulement	Étang d'hivernage	Emprunts de terre						
Anopheles maculipennis	16	6	—	—	6	23	8	21	—	—	4	21	14	26	—
Theobaldia annulata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	—	—
Theobaldia morsitans	—	—	—	—	—	—	—	—	6	1	—	—	—	—	—
Aëdes caspius ..	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes cataphylla	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Aëdes cinereus .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes diversus .	—	—	—	—	—	—	—	—	5	4	—	—	—	—	—
Aëdes excrucians	—	—	—	—	—	—	—	—	7	2	—	—	—	—	—
Aëdes lateralis..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	8	—	—	—
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	—	16	1	—	—	—	—	—
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	—	—	—	31	45	—	—	—	—	—
Aëdes vexans ...	—	—	1	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—
Culex apicalis ..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3
Culex hortensis..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Culex modestus ..	—	—	—	5	—	12	7	180	—	—	—	11	77	—	—
Culex pipiens ..	—	—	—	—	—	66	—	—	—	—	—	8	—	38	—

Protection. Dès le mois d'avril, aussitôt qu'on constate que les eaux s'accumulent sur la prairie abritée aux pieds de la haute falaise, il faut toutes les fois les pomper avec la pompe élévatrice disponible. Mesures indispensables : le remblayage de l'emprunt de terre de la voie ferrée, mais tant que cela ne pourra se faire, il est absolument nécessaire de régulariser ces fosses en rectifiant ses bords latéralement, et surtout en les désherbant, c'est-à-dire

en y extirpant toute végétation. Les collections d'eau temporaires d'étendue minime dont les petits prés intercalés entre les villas sont parsemés, et la prairie qui s'étend derrière la roselière, exigent le traitement par le DDT deux fois par ans. Actuellement nous ne pouvons rien proposer contre la pullulation prodigieuse du vivier : jusqu'à ce que tous les travaux ci-dessus indiqués n'y seront entièrement exécutés, reste le seul remède : l'aspersion au DDT de l'intérieur des habitations et des dépendances, qui garanti pour des mois un succès efficace.

IXe tableau

1951																		
III. 29.	IV. 18.	VII. 28.	III. 29.	V. 9.	VII. 19.	III. 29.	V. 9.	VI. 25.	VII. 19.	VII. 28.	IV. 18.	VI. 25.	VII. 19.	VII. 28.	VII. 19.	VIII. 29.	X. 2.	
Pré de rivage du Balaton			Pré inondé			Mares et flaques des prés					Fossé d'écoulement				Flaques de bosquet	Substructure de pompe	Bord du vivier	Total
—	—	4	—	1	35	1	30	69	—	106	—	27	24	8	35	5	3	493
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
—	1	—	—	—	—	2	—	13	164	—	—	—	—	—	—	—	—	183
—	—	—	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14
17	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	35
—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13
2	—	—	2	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
32	13	—	8	—	—	4	—	—	—	—	37	—	—	—	—	—	—	170
—	—	—	—	—	—	7	—	45	27	—	—	—	—	—	—	—	—	84
—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	30	—	3	—	—	39
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	—	—	—	—	7	—	—	9	—	8	—	8	1	—	17	—	4	346
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	104	—	37	3	—	—	2	—	258

Balatonszárszó

(Fig. 7.)

Moustiques piqueurs. Leur nombre est assez élevé, surtout pendant les années humides. En 1950, période excessivement sèche, les Moustiques ne causaient aucun problème, le nombre des piqûres ne dépassant 10—12

à l'heure par personne. Dans cette année même, le 18 juillet nous avons pris dans le parc un seul *Aëdes vexans*, le 21 juillet 11 *Anopheles bifurcatus* (!), et ce même jour, mais dans un autre endroit du parc :

1 *Mansonia richiardii*	5 *Aëdes vexans*
2 *Aëdes ornatus*	1 *Culex modestus*

sont passés dans nos flacons.

Gîtes larvaires. Les plus importants : 1. Le pré étroit qui s'allonge entre la haute falaise et la voie ferrée, depuis les premières maisons du village

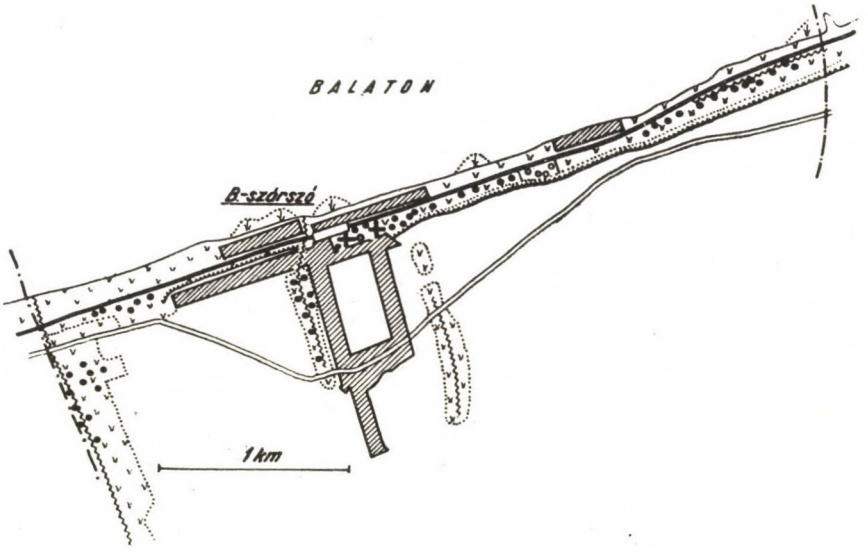


Fig. 7

jusqu'à la délimitation de Balatonföldvár, et les emprunts de terre qui accompagnent la voie ferrée ; 2. La prairie qui s'allonge le long des jardins des maisons du village, située à l'ouest, et surtout son fossé de dérivation mal tenu : 3. Le pré étroit qui s'allonge le long du territoire entre le chemin de fer et la chaussée de Balaton en direction ouest, enfin 4. Le vivier d'autrefois, couvert aujourd'hui de roseaux, mais heureusement assez éloigné de tous lieux habités.

Les larves récoltées sont indiquées sur le Xe tableau.

Protection. Si les prés qui s'allongent entre la haute falaise et la voie ferrée, et entre l'autre côté de cette même voie ferrée et la chaussée de Balaton, pouvaient être traités à la poudre DDT deux fois par ans, si ensuite les fosses à dérivation des jardins, mais surtout le ponceau étaient nettoyés et bien entretenus, on pourrait réaliser une immunité totale à Balatonszárszó.

X^e tableau

Larves	1950							1951			Total
	VI. 16.	VII. 18.	X. 16.	VI. 21.	X. 16.	X. 16.	X 16.	III. 29.			
	Pré, mares, flaques			Pré au pied de la falaise		Pré inondé	Emprunt de terre	Emprunt de terre	Pré de rivage du Balaton	Pré sous la falaise	
Anopheles maculipennis .	1	—	—	14	—	7	3	—	—	—	25
Theobaldia annulata	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	4
Theobaldia morsitans	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	8
Aëdes caspius	—	2	—	—	15	—	—	—	—	—	17
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	—	7	4	1	12
Aëdes excrucians	—	—	—	—	—	—	—	1	6	—	7
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	9
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Aëdes vexans	—	2	—	—	11	—	—	—	—	—	13
Culex modestus	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Culex pipiens	—	54	6	—	46	—	13	—	—	—	119

Balatonszemes

(Fig. 8.)

Moustiques piqueurs. Jusqu'ici nous n'avons constaté en ce lieu aucun désagrément grave causé par les Moustiques. Le nombre de piqûres — par personne — ne s'élève qu'exceptionnellement au dessus de 20 à l'heure.

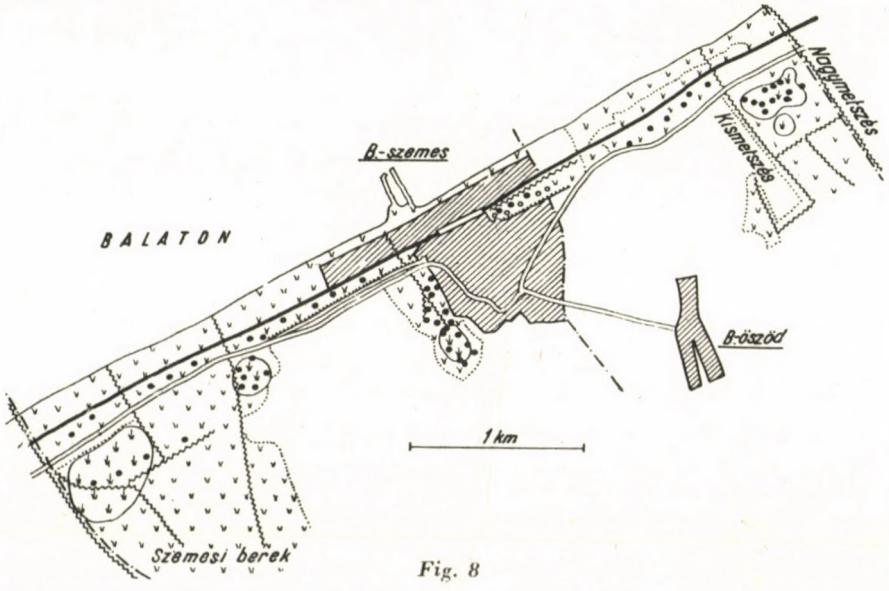


Fig. 8

On peut dire, que c'est l'*Aëdes vexans* qui est le plus acharné parmi les Moustiques piqueurs d'ici. En 1950, le 16 juin, nous y avons récolté : 16 *Aëdes vexans*, le 21 juin : 23 *Aëdes vexans* et 2 *Aëdes cantans*, le 20 juillet : 4 *Aëdes vexans* et 1 *Anopheles maculipennis*, en train de piquer.

Gîtes larvaires. Les plus importants des gîtes sont les deux prés étroits qui demeurent intercalés du côté est et ouest, entre la voie ferrée et la chaussée. Ces prés sont souvent couverts d'eau, ou ils conservent des eaux retenues, sans compter les emprunts de terre sans écoulement. La grande prairie, située à l'ouest du village et au sud de la route, se trouve aussi souvent couverte d'eau, et conserve une humidité permanente. Heureusement, les «Berek»s de Balatonszemes sont assez éloignés des endroits habités.

Larves récoltées :

XIe tableau

Larves	1950								1951				Total
	VI. 1.	VI. 16.	VI. 21.	X. 16.	VI. 16.	VII. 20.	VII. 24.		III. 29.				
	Canal de dérivation				Mares, flaques du pré	Fosse	Fossé contenant de l'eau	Bord du vivier	Pré inondé	Emprunt de terre	Pré sous la falaise	Pré de rivage du Balaton	
Anopheles bifurcatus	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	10
Anopheles maculipennis	24	46	7	3	—	8	—	5	—	—	—	—	93
Aëdes cantans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	1	11
Aëdes cataphylla	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	4	1	22
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	28	2	34
Aëdes excrucians	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	2	3	9
Aëdes nemorosus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	6
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—	8
Aëdes vexans	—	—	—	—	—	13	—	—	—	—	—	—	13
Culex modestus	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	9
Culex pipiens	—	—	—	—	—	—	61	—	—	—	—	—	61

Protection. Tout d'abord le traitement des collections d'eau accumulées entre le chemin de fer et la chaussée y serait nécessaire, si possible avec de la poudre DDT, mais tout au moins avec du pétrole. L'action qu'exigerait un assainissement sérieux, serait le remblayage des emprunts de terre, mais tant que cela ne soit exécuté, il faut y employer au moins le pétrolage. Enfin le canal de dérivation de la prairie, situé à l'ouest du village, doit être nettoyé et approfondi.

Balatonlelle

(Fig. 9.)

Moustiques piqueurs. Si l'année n'est pas humide (comme par exemple 1950) il ne s'y présente pas d'envahissement important. Dans une période pluvieuse toutefois (1951), on y constate un envahissement modéré. Dans ce cas-ci, le premier qui se présente est l'*Aëdes cantans* qui apparaît dans le quartier de villas au printemps ; en été l'*Aëdes vexans*, tout alors, dans le village c'est l'*Aëdes variegatus* et le *Culex modestus* qui tourmentent les gens.

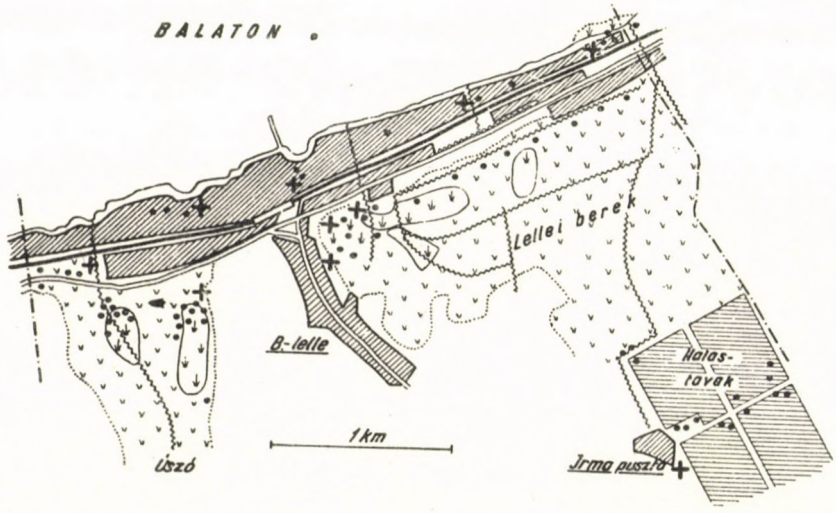


Fig. 9

Voici les espèces de Moustiques capturés (XIIe tableau) :

Gîtes larvaires. Les plus dangereux des gîtes se trouvent dans les collections d'eau des prés qui s'étendent entre les villas et les eaux retenues des jardins. Ensuite le marais — nommé «Uszó» et les eaux retenues dans le côté nord-ouest du «Berek» enfin les inondations périodiques et les mauvais fossés de dérivation mal tenus qui représentent du danger. Un grand nombre de larves se développent aux bords des viviers de «Irma-puszta» et dans la canalisation qui y appartient.

Les larves récoltées sont indiquées sur le XIVe tableau.

Protection. Tout d'abord, pour se débarrasser des plus dangereuses espèces, il faut remblayer les creux et les parties basses des prés et des jardins, pour que les eaux ne puissent pas s'y accumuler. En attendant il est indispensable d'asperger l'intérieur des habitations, et de leurs dépendances, ainsi que les villas et les maisons de repos doivent être traitées également avec une suspension au DDT. En même temps, il faudra pareillement traiter l'inté-

XIIe tableau

Moustiques	Capturé en train de piquer, à l'aide de tubes de verre										
	1950					1951					
	VII. 28.	V. 12.	VI. 26.	VII. 31.	VIII. 31.	VI. 26.	VII. 23.	VII. 31.	VIII. 28.	VI. 26.	VII. 23.
	Marécage boisé	Marécage boisé				«Berek»-pré				Bord du marécage	«Berek» roselière
Anopheles bifurcatus	—	—	—	5	—	1	—	2	4	—	—
Anopheles maculipennis	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
Theobaldia annulata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes cantans	—	44	34	11	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes caspius	—	—	—	—	—	1	—	—	50	—	—
Aëdes cataphylla	—	12	8	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes diversus	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes dorsalis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes excrucians	—	7	4	8	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes lateralis	—	7	5	2	4	4	—	—	—	—	—
Aëdes leucomelas	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes variegatus	—	3	6	—	—	51	43	32	—	20	1
Aëdes vexans	7	4	3	7	24	18	—	18	11	—	—
Culex modestus	1	—	—	16	7	9	4	33	26	—	17
Culex pipiens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

rieur des bâtiments d'«Irma-puszta» par mesures administratives. La pullulation qui a lieu dans le marais «Uszó» et dans le «Berek», ne peut actuellement être empêché pour des raisons techniques.

Balatonboglár

(Fig. 10.)

Moustiques piqueurs. Dans des temps normaux, et surtout dans des périodes sèches, il n'y existe aucun problème de Moustiques. C'est seulement dans des années excessivement pluvieuses que l'eau s'accumule sur les prairies qui bordent le Balaton et dans la partie nord du «Berek» de Boglár, où le *Culex modestus* et l'*Aëdes vexans* se développent si favorablement, et où il faut compter avec leurs piqûres acharnées. Durant l'annéeu aride de 1950, nous ne sommes pas arrivés à collectionner un seul Moustique piqueur à Balatonboglár, exceptée la prairie qui s'étend à côté du vivier de «Bugaszeg», et qui se trouve

XIIe tableau

Capturé par d'autres moyens																Totaux	
1951		1951															
VII. 28.	VIII. 31.	IV. 19.	V. 12.	VI. 26.	VII. 31.	IV. 19.	V. 12.	IV. 19.	VII. 28.	V. 12.	VI. 26.	X. 1.	V. 12.	VIII. 31.	VII. 28.		
Bocage	Saulaie	Au marécage boisé, à l'aide de filet				Pré de rivage du Balaton, avec filet		Saulaie, à l'aide de filet		«Berek»-pré, à l'aide de filet			Bocage, avec filet	Pré marécageux, filet	Salle d'attente de la gare	Capturé en train de piquer, à l'aide de tubes	Capturé par d'autres moyens
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	14	2	16
—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
16	—	13	9	17	—	—	—	—	3	—	—	—	3	—	—	105	45
2	11	—	—	—	1	—	—	—	1	—	1	—	—	4	—	64	7
—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	1
—	—	7	—	4	—	14	—	6	—	—	—	—	—	—	—	4	31
—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	3	1
—	—	4	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	19	11
—	2	—	—	3	1	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	24	7
—	—	2	—	1	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	1	14
22	—	—	—	—	—	—	8	—	—	26	30	—	—	—	—	178	64
—	14	—	—	2	5	—	3	—	4	6	5	—	2	—	—	106	27
—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	1	4	—	7	—	113	15
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	3

XIIIe tableau

Larves	1950										1951	Total
	VI. 20.	VI. 20.	VI. 29.	VII. 13.	X. 17.	VI. 28.	VII. 13.	VI. 20.	VII. 13.	VII. 13.	III. 30.	
	Fossé de dérivation					Bord de l'étang à plantes aquatiques		Bord de la roselière	Fosse contenant de l'eau	Fossé à dérivation	Pré inondé	
Anopheles bifurcatus	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2
Anopheles maculipennis	32	3	27	—	2	13	2	1	1	4	—	85
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Aëdes lateralis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	4
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Culex modestus	—	—	2	—	1	2	5	—	—	—	—	10
Culex pipiens	1	1	—	—	—	—	—	—	37	2	—	41

assez éloignée de Balatonboglár, où nous avons pu constater un envahissement assez important. Là, même en 1950, le 20 juin, dans l'après-midi avancée, nous avons capturé 28 *Aëdes variegatus* en train de nous attaquer.

Gîtes larvaires. Premièrement la partie couverte de roseaux du «Berek» qui demeure intercalé entre le côté sud de la voie ferrée et le côté du dit «Határ-árok» (fossé de délimitation). Ensuite les deux prairies et

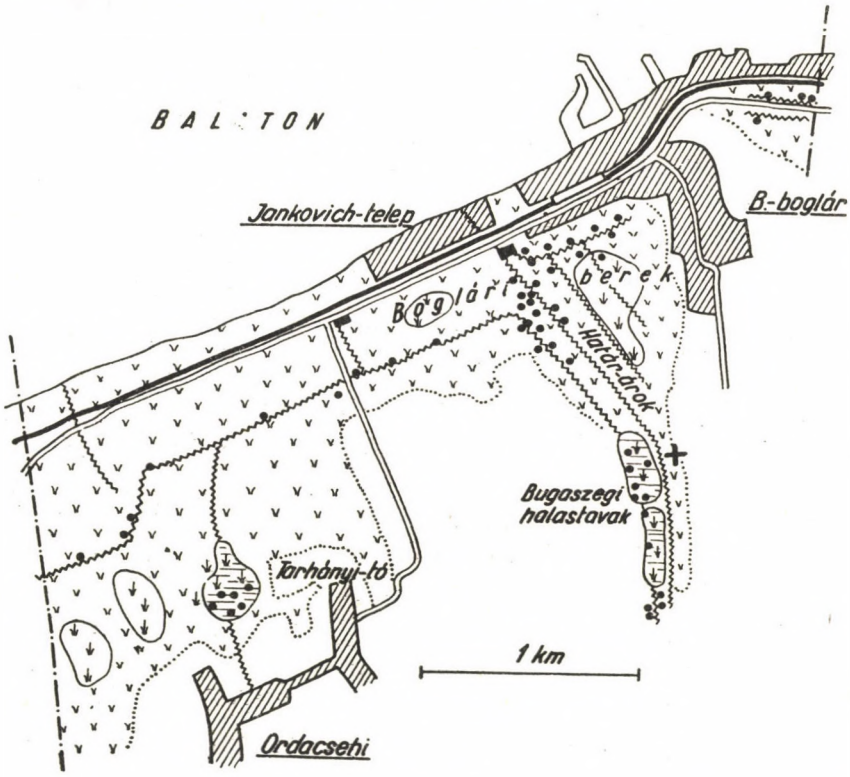


Fig. 10

les emprunts de terre qui s'allongent des deux côtés de la route du Balaton. Les autres gîtes se trouvent loin des territoires habités. Les larves récoltées sont indiquées sur le XIIIe tableau.

Protection. La première tâche devrait être le traitement des eaux retenues par les prés étroits qui s'étendent des deux côtés de la chaussée, avec de la poudre DDT. Ce traitement doit avoir lieu à la fin du mois de mars, et, si l'on en voit la nécessité, on le repète au début du mois de juin. En tout cas, la mise en marche de la pompe élévatrice du «Határ-árok» deviendra indispensable, surtout si la partie nord du «Berek» et les prairies qui s'allongent le long du «Határ-árok» se trouvent couvertes d'eau.

XIV.° tableau.

| Larves | 1950 | | | | | | | | 1951 | | | | | | | |

Fonyód, Bélatelep, Balatonfenyves

(Fig. 11.)

Moustiques piqueurs. L'année aride de 1950 n'a produit qu'un envahissement limité dans ces localités. La plus grande quantité de Moustiques se montrait à Bélatelep, Fonyód en présentait moins, et à Balatonfenyves nous n'avons pu capturer aucun Moustique piqueur. Ainsi on peut dire que Balatonfenyves est, après Balatonszabadi, la station balnéaire la moins envahie. Mais la quantité des Moustiques piqueurs n'a pas dépassé dans les deux autres localités non plus 20 piqûres par personne à l'heure. La situation y était bien plus grave en 1938—39, lorsque le nombre des piqûres variait autour

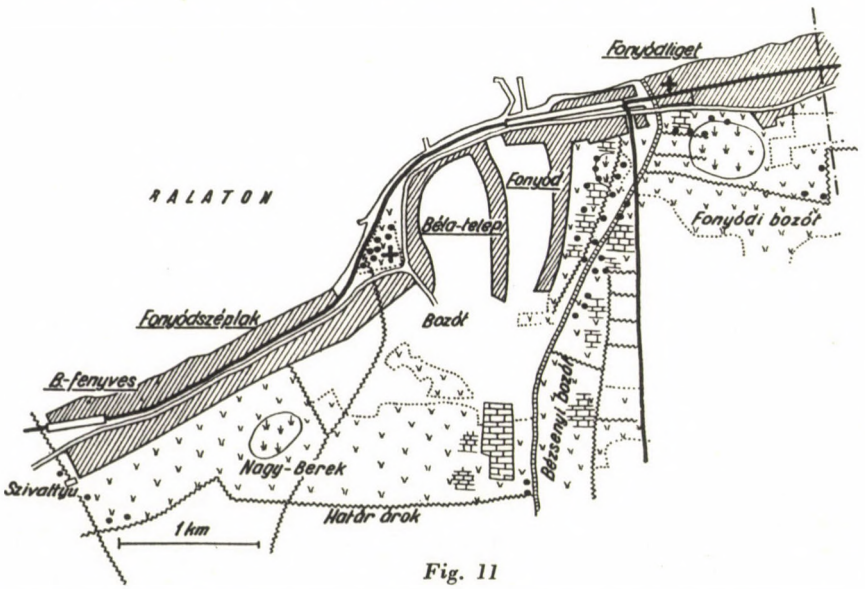


Fig. 11

de 80 à l'heure. En 1950, la seule espèce sanguinaire qui apparaissait en quantité massive, était l'*Aëdes vexans*. En 1938—39 l'*Aëdes vexans* et le ***Mansonia richiardii*** s'y rendaient insupportable en proportion égale.

Les Moustiques capturés en train de piquer :

XVe tableau

Moustiques piqueurs	1950			Total
	VII. 5.	VII. 13.	VII. 30.	
	Bord de la roselière		Bord du canal	
Aëdes caspius	—	3	—	3
Aëdes lateralis	—	2	—	2
Aëdes vexans	2	7	17	26
Culex modestus	1	—	—	1

Gîtes larvaires. Les Moustiques de Fonyód viennent des eaux génératrices du «Fonyódi-bozót» et du «Bézsenyi-bozót» (taillis de Fonyód et de Bézseny), tandis que ceux de Bélatelep essaiment en plus grande partie des eaux temporaires de la prairie bocagère — et en moindre partie du «Nagyberekibozót» (taillis de Nagyberek), qui s'étend du côté sud-ouest de la gare.

Les larves récoltées :

XVIe tableau

Larves	1950					1951			Total
	VI. 2.	VI. 29.	VI. 29.	VII. 5.	VII. 5.	III. 30.			
	Fosse tourbière	Fossé d'écoulement	Fossé de dérivation		Emprunt de terre	Pré, mares, flaques	Pré à bosquets	Roselière marécageuse	
Anopheles maculipennis ..	15	9	19	3	4	—	—	—	50
Theobaldia morsitans	—	—	—	—	—	—	—	18	18
Aëdes cantans	—	—	—	—	—	—	12	15	27
Aëdes cataphylla	—	—	—	—	—	—	1	1	2
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	3	4	7
Aëdes lateralis	—	—	—	—	—	—	2	—	2
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	2	—	2
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	42	—	—	42
Aëdes vexans	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Culex pipiens	—	—	—	—	24	—	—	—	24

Protection. Actuellement, pour des raisons techniques, le traitement du «Bozót» de Fonyód et celui de «Bézseny» n'est pas réalisable. Mais en tout cas, si les fosses, gagnées par les exploitations tourbières, étaient remblayées, on y diminuerait sensiblement la quantité de Moustiques actuelle. La situation de Bélatelep permet par contre une amélioration essentielle par un drainage de la prairie qui s'étend au sud-ouest de la gare. Mais tant que cela se fera, les collections d'eau y doivent être traitées deux fois par ans, avec de la poudre DDT. Pour le moment nous nous bornons à préconiser le traitement de l'intérieur des habitations, ainsi que celui des dépendances, avec une suspension au DDT.

Balatonmáriafürdő, Balatonkeresztur

(Fig. 12.)

Moustiques piqueurs. En 1950 nous n'y avons constaté des ennuis que dans une mesure limitée. Le nombre de piqûres qui tombait sur une personne n'était en général pas plus que 10 à l'heure. La plus sanguinaire des

espèces en ce lieu-ci fut l'*Aëdes vexans*. L'état antérieur, en 1938—1939 était bien plus grave, les piqûres variant entre 20—30 à l'heure. Alors c'était aussi l'*Aëdes vexans* qui dominait comme l'espèce la plus sanguinaire et la plus acharnée. En 1950, collectionnant sur deux points différents, nous avons capturé :

1 *Anopheles bifurcatus*
3 *Aëdes caspius*
1 *Aëdes variegatus*
3 *Aëdes vexans*
1 *Aëdes caspius*
1 *Aëdes excrucians*
1 *Aëdes vexans*

Gîtes larvaires. Une partie des gîtes fut produit par les fossés de dérivation qui descendent de Nagyberek et par les emprunts de terre,

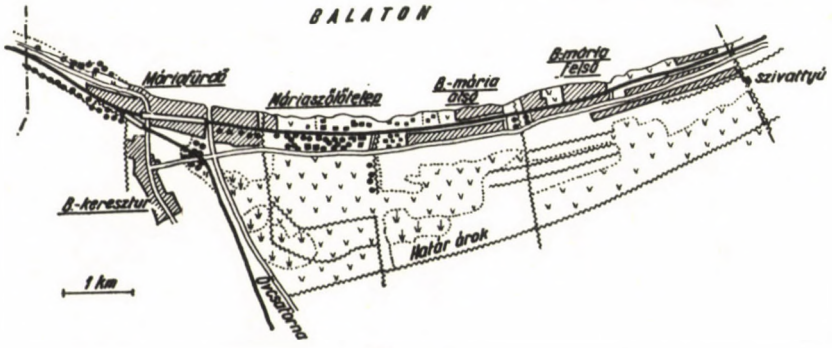


Fig. 12

l'autre partie par les collections d'eau des prés à niveau bas, et celles des prés qui s'allongent le long des pieds des hautes falaises.

Les larves récoltées :

XVIIe tableau

Larves	1950						Total
	VI. 2.	VII. 12.	X. 17.	X. 17.	X. 17.	X. 17.	
	Emprunt de terre			Fossé d'écoulement	Marécage	Pré inondé	
Anopheles maculipennis	2	6	—	4	7	2	21
Theobaldia annulata	—	—	—	5	—	—	5
Aëdes cataphylla	—	—	2	—	—	—	2
Culex apicalis	—	3	—	1	4	—	8
Culex pipiens	—	—	—	1	20	—	21

Protection. Un résultat appréciable ne pourra être obtenu que par de grandes mesures antilarvaires — mesures qui relèvent du domaine des ingénieurs. Tout d'abord: le dessèchement total de la prairie qui s'étend au nord de la gare du chemin de fer de Balatonkeresztur, et laquelle, étant assez fréquentée, représente un danger paludique. Les eaux du pré étroit, qui s'allonge sous la haute falaise, devraient également être dérivées en y construisant un ponceau qui conduit l'eau sous le talus du chemin de fer. Tout les fossés à dérivation devront être nettoyés et désherbés, approfondis et entretenus. Tant que ces travaux, qui seul apporteraient un assainissement total, ne pourront avoir lieu, nous ne pouvons préconiser que la pulvérisation au DDT (suspension) dans l'intérieur des habitations et de leurs dépendances.

Balatonberény

(Fig. 13.)

Moustiques piqueurs. Dans l'année 1950, extraordinairement aride, nous n'avons pas réussi à trouver ni de Moustiques piqueurs, ni de larves.

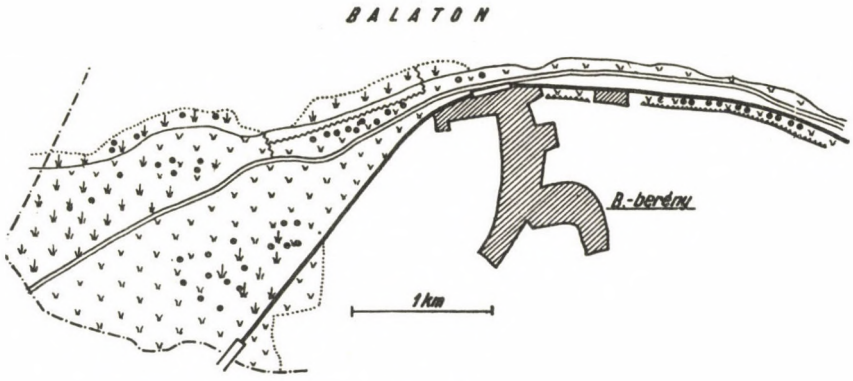


Fig. 13

Mais selon les déclarations des habitants, dans des années humides, on doit en trouver, et même en quantités considérables. Les larves doivent avoir des gîtes excellents dans les emprunts de terre, dans les collections d'eau lesquelles s'accumulent dans les parties basses des prairies qui s'étendent des deux côtés de la route, enfin dans les eaux retenues derrière la roselière bordant le lac.

Protection. Momentanément il n'y a rien d'autre à conseiller, que de traiter les maisons et leurs dépendances dans les années d'envahissement, en aspergeant une suspension au DDT contre les murs intérieurs.

Hévíz

(Fig. 14.)

Moustiques piqueurs. Cette station balnéaire, si importante est très mal située au point de vue de l'envaissement des Moustiques piqueurs. C'est pourquoi qu'elle sacrifie de grandes sommes par an et arrive à diminuer les essaims innombrables qui hantaient et harcelaient sans cesse les malades et



Fig. 14

les villégiateurs. Ces mesures municipales ont été prises surtout depuis les recherches qui ont eu lieu en 1938 (M i h á l y i, l. c.). Sans cela chaque personne devrait supporter plusieurs centaines de piqûres à l'heure. Par exemple, dans la partie non pulvérisée de la forêt, le 20 juillet de 1951, à 14^h, nous avons capturé sur une jambe et sur un bras seulement : 95 Moustiques piqueurs en une demi heure.

Les Moustiques capturés :

XVIIIe tableau

Moustiques piqueurs	1950		1951					Total
	VI. 2.	VI. 22.	V. 12.	VI. 22.	VII. 11.	VI. 22.	VII. 11.	
	Forêt		Forêt			Prairie		
Anopheles bifurcatus	—	—	—	—	1	1	—	2
Aëdes canians	2	—	—	4	—	1	1	8
Aëdes caspius	—	—	—	—	1	1	—	2
Aëdes cataphylla	—	—	2	—	—	—	—	2
Aëdes cinereus	—	—	1	3	7	28	1	40
Aëdes excrucians	—	—	—	2	2	—	1	5
Aëdes lateralis	1	—	1	19	49	4	7	81
Aëdes ornatus	—	—	—	2	—	—	—	2
Aëdes quartus	—	—	—	—	1	—	—	1
Aëdes variegatus	—	—	—	1	1	31	4	37
Aëdes vexans	55	4	—	82	143	24	5	313
Culex modestus	—	—	—	—	17	—	—	17
Culex pipiens	—	—	—	—	1	—	—	1

G î t e s l a r v a i r e s. Les plus importants des gîtes se rencontrent sur les prairies de grande étendue des alentours, ensuite les mares et les flaques plus ou moins grandes des forêts.

En 1938, des Gambusias ont été enfermés dans une cage spéciale, laquelle fut placée, pour l'hivernage de ces petites vivipares culiciphagues dans le canal de l'étang, nourri par de sources chaudes. Ces petits poissons, qui se faufilent partout, se sont évadés de leur gîte d'hivernage et, depuis, ils ont envahis toutes les eaux accessibles. C'est pourquoi que la pullulation de l'*Anopheles* a quasi totalement cessé dans les fosses d'écoulement et même dans les eaux stables, et avec cela cessa en même temps le paludisme aussi à Hévíz.

Les larves récoltées :

XIXe tableau

Larves	1951												Total
	III. 24.	V. 11.	VI. 23.	VII. 20.	IV. 20.	V. 12.	VI. 23.	VII. 11.	VII. 20.	VIII. 14.	IX. 18.	X. 25.	
	Prairie				Mares, flaques forestières								
Anopheles maculipennis ..	—	—	7	—	—	—	1	—	1	4	—	—	13
Anopheles bifurcatus.....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Theobaldia annulata	—	—	—	—	10	44	9	84	—	100	—	36	283
Theobaldia alascaënsis	—	—	—	—	—	135	2	—	—	—	—	—	137
Theobaldia morsitans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Aëdes cantans	—	—	—	—	99	5	—	—	—	—	—	—	104
Aëdes caspius	—	7	—	63	—	—	—	—	—	—	—	—	70
Aëdes cataphylla	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Aëdes cinereus	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Aëdes diversus	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
Aëdes quartus	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Aëdes variegatus	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	5
Aëdes vexans	—	29	—	372	—	—	—	—	1	—	—	—	402
Culex pipiens	—	—	—	—	—	—	—	11	—	16	1	—	28

P r o t e c t i o n. Les prairies et les forêts qui entourent Hévíz, se voient, de temps à autre, couvertes d'eau. La cause de ces inondations se trouve dans le cours d'eau trop lent des ruisseaux et des canaux venant de «Büki-Páhok» et de «Óberek», ainsi ces eaux, accumulées par de grandes pluies, ne peuvent y écouler que très lentement. Quelques-uns de ces canaux faisaient marcher des moulins à eau, et les dits canaux sont grossis artificiellement. Le Canal Hévíz passe un aqueduc de béton lequel conduit au-dessus du Canal-Óberek. En démolissant ces bâtiments, on pourrait considérablement accélerer le cours d'eau des canaux. Les travaux hydrauliques, pour la régularisation de toutes ces eaux, sont déjà en train (premièrement pour des raisons agricoles), ainsi il est à espérer que l'envahissement des Moustiques s'apaisera. Mais, tant que ces grandes mesures y seront accomplies et que le problème trouvera ainsi une solution radicale, on y emploie — d'année en année — des procédés à effet immédiat. Ces moyens : le remblayage des creux et des parties basses qui retiennent les eaux, le nettoyage et l'entretien des fossés, le pétrolage des collections d'eau, enfin le traitement de l'intérieur des habitations et le traitement de la végétation des jardins et des parcs, avec du DDT (suspension).

Keszthely

(Fig. 15.)

Moustiques piqueurs. Ici le nombre des Moustiques piqueurs est habituellement minime. Nous ne sommes pas arrivés à en prendre dans le parc, et c'était seulement en pénétrant dans la roselière proche que nous avons capturé en 1951, le 19 juillet :

1 *Aëdes vexans*
3 *Culex modestus*

en train de nous piquer.

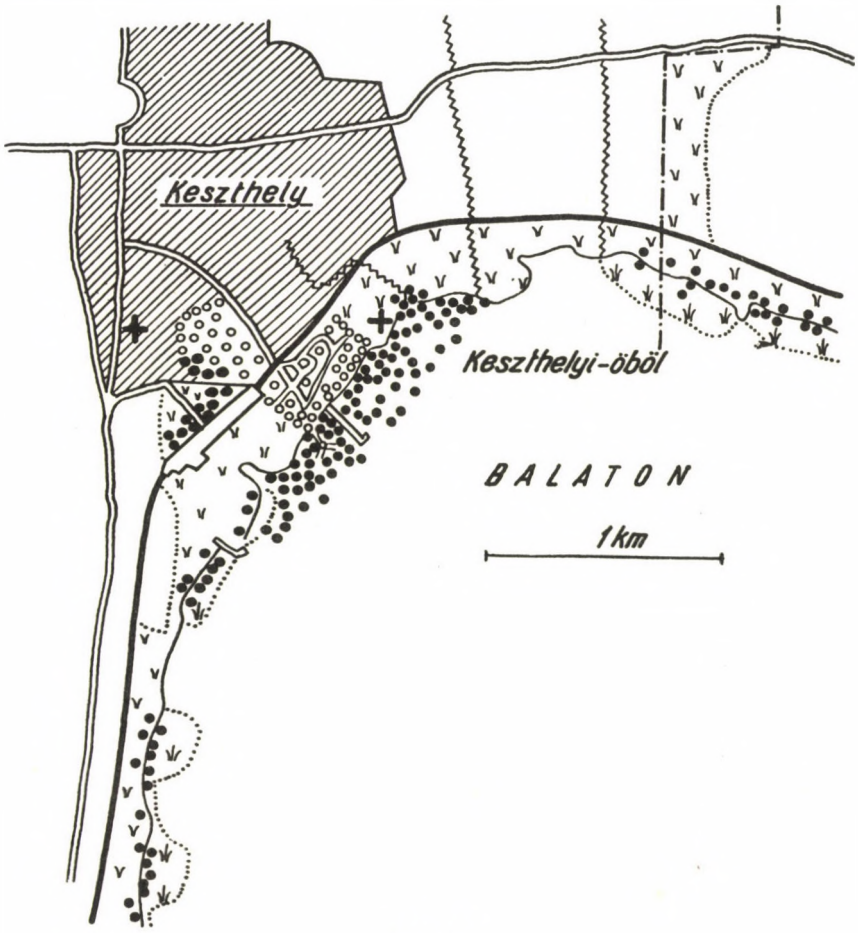


Fig. 15

Le *Culex modestus* ne s'aventure pas loin de sa roselière, ainsi il ne dérange pas trop les gens. Mais l'année 1951, était pluvieuse et ainsi bien plus envahi par les essaims de Moustiques qu'autrefois. Dans cette année humide nous

avons capturé le 22 juin, les imagos suivants, les prenant sur les murs des habitations :

1 *Aëdes caspius*
1 *Aëdes leucomelas ?*
3 *Aëdes variegatus*
1 *Aëdes vexans*
5 *Culex pipiens*

Également en 1951, le 24 octobre, le résultat de la récolte de Moustiques hivernants, dans le soussol du Musée de Keszthely était :

1 *Anopheles maculipennis*
19 *Culex pipiens*

Gîtes larvaires. Les plus importants :

1. Les roselières et les prés de *Carex* du rivage qui s'étendent du côté nord et sud de la petite ville.

2. La baie de Keszthely, touffue de végétation aquatique *(Potamogeton, Myriophyllum)*, et de châtaigne d'eau *(Trapa)*. Dans ce lieu nous avons estimé le nombre des larves anophéliennes : 100 par m². Il est à noter que cette baie de Keszthely renferme le seul endroit où les larves de moustiques se développent dans le Balaton même.

3. La prairie et une partie de la forêt qui se trouvent entre la gare et la ville, et lesquelles se voient recouvertes d'eau au printemps et après les pluies abondantes.

Protection. Il faut continuellement extirper les herbes aquatiques de la baie, c'est à dire, du port, pour pouvoir y empêcher la multiplication et le développement des *Anopheles*. Quant à la prairie qui s'étend dans le voisinage de la gare, il faut nettoyer sa conduite d'eau, ou enfoncer son tuyau plus profondément, afin que l'écoulement y devienne plus rapide.

Gyenesdiás

(Fig. 16.)

Nous n'avons collectionné ici ni moustiques, ni larves, quoique, selon les habitants, dans des années humides l'envahissement des moustiques est assez considérable. La prairie qui s'allonge le long du rivage, couverte de roseaux et de carex, semble être un lieu excellent pour le développement des larves, ainsi que la prairie située à l'est, arrosée par de sources abondantes. Les vastes mesures, qu'une immunisation totale exigerait, ne sont pas réalisables pour le moment.

Vonyarcvashegy

(Fig. 16.)

Moustiques piqueurs. Nous n'y en avons pas capturés.
Gîtes larvaires. On y a récolté des larves dans un seul cas, le

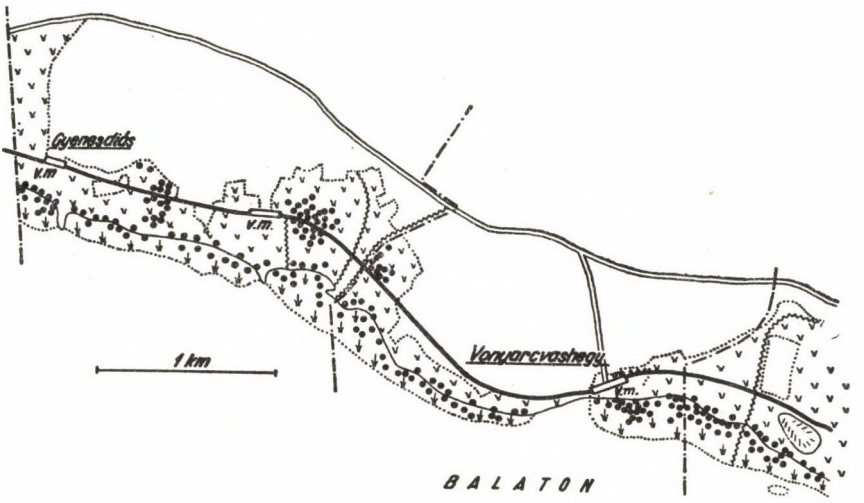


Fig. 16

24 mars de 1951, sur la prairie située du côté est de la gare, et dont la partie basse demeure couverte d'eau. La collection :

1 *Aëdes excrucians*
3 *Aëdes leucomelas*
4 *Aëdes variegatus*

Le pré de carex qui suit la roselière du Balaton, renferme — selon notre avis — les gîtes larvaires les plus importants. Le pré susmentionné, où nous avons fait notre récolte, est également suspect de fournir un gîte de développement bien favorable pour une multitude de Moustiques.

Protection. Pour le moment, également pour des causes techniques, de grandes mesures n'y sont pas réalisables, ainsi nous ne proposons que la pulvérisation au DDT (suspension) de l'intérieur des habitations et de leurs dépendances.

Balatongyörök

(Fig. 17.)

Moustiques piqueurs. Dans les années pluvieuses leur nombre est assez élevé. En 1950, au soir du 28 juillet, nous avons capturé, en train

de nous piquer :

2 *Anopheles bifurcatus*
1 *Aëdes caspius*
1 *Aëdes cinereus*
10 *Aëdes vexans.*

Gîtes larvaires. Le plus important des gîtes est représenté par la roselière du rivage et par les prés de *Carex* qui s'y attachent. En 1951, le 24 mars, nous y avons trouvé des larve toutes jeunes, qui n'étaient pas exactement déterminables. Elles semblaient être ; 2 *Aëdes excrucians*, 2 *Aëdes leucomelas*, 11 *Aëdes variegatus*. — L'autre gîte à remarquer : le marécage à roseaux et à *Carex*, située à l'ouest du village. Ici nous avons également récoltés — le même jour — des larves qu'on ne pouvait exactement déterminer,

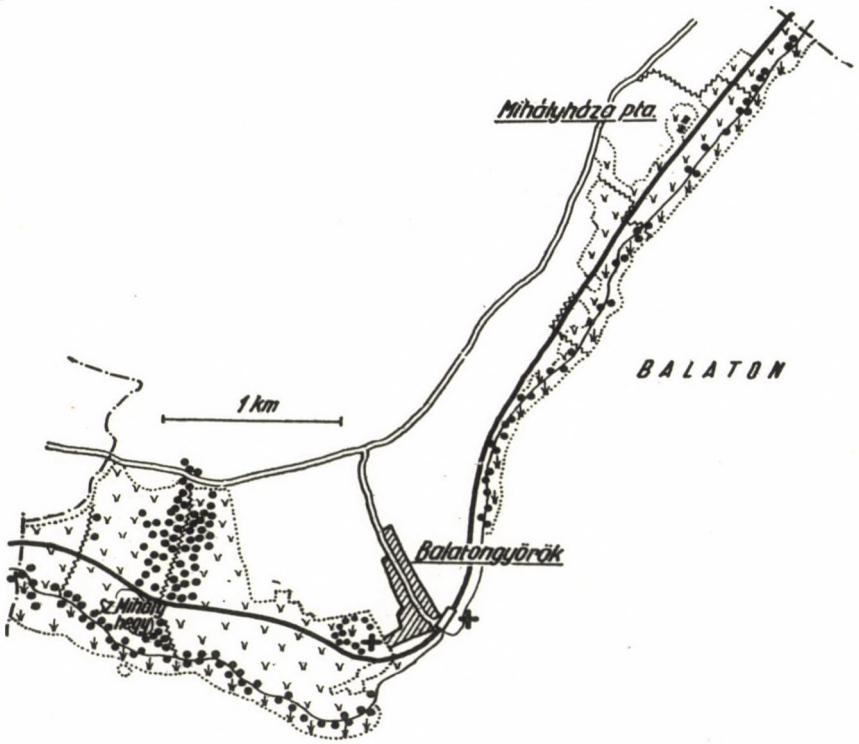


Fig. 17

étant trop jeunes. Selon notre estimation :

5 *Aëdes cantans* (?)
2 *Aëdes cataphylla*
29 *Aëdes leucomelas*
28 *Aëdes variegatus*

Protection. Vu la grande étendue des gîtes larvaires, la protection à grandes mesures n'y est guère réalisable, nous pouvons seulement préconiser une pulvérisation au DDT à l'intérieur des habitations et des dépendances.

Balatonederics

(Fig. 18.)

Nous n'y avons récolté ni moustiques piqueurs, ni larves. Nous sommes réduits aux suppositions suivantes :

1. La prairie qui s'étend du côté est de la localité et laquelle se trouve de temps en temps couverte d'eau, doit être un gîte favorable pour le développement des larves.

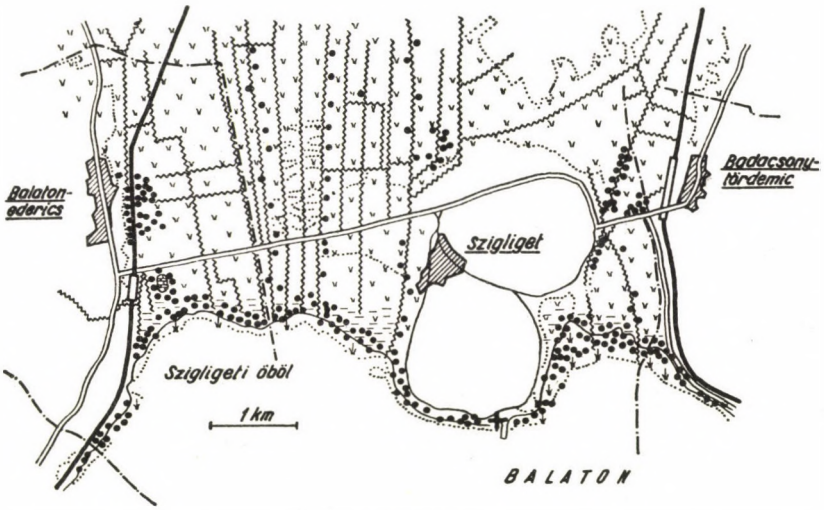


Fig. 18

2. Au moment des hautes eaux le Balaton déborde et submerge les prés du rivage. Dans ces périodes, selon toutes vraisemblances, ces eaux sont de parfaites génératrices pour une multitude de Moustiques.

3. La grande fosse tourbière, remplie d'eau stagnante est également apte à devenir le meilleur gîte permanent du *Mansonia richiardii*.

Szigliget

(Fig. 18.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Leur nombre est bien grand. La cause : les prairies de grande étendue qui entourent la localité, ensuite les vastes zones d'inondation du lac. En outre, on trouve dans les étables du village une grande quantité d'*Anopheles maculipennis*.

Les moustiques capturés :

XXe tableau

Moustiques	En train de piquer, à l'aide de tubes de verre	Recueilli par d'autres moyens		
	1951			
	VIII. 13.	V. 3.	VII. 17.	VI. 12.
	sur la rive	du mur d'une étable		Sur le pré, à l'aide d'un filet
Anopheles bifurcatus	—	—	1	—
Anopheles hyrcanus	1	—	—	—
Anopheles maculipennis	—	2	86	—
Mansonia richiardii	6	—	—	—
Aëdes cantans?	1	—	—	—
Aëdes caspius	—	—	1	par centaines
Aëdes cinereus	4	—	—	—
Aëdes vexans	21	—	3	par centaines
Culex modestus	2	—	—	—
Culex pipiens	—	3	—	—

Gîtes larvaires. On peut dire, que tout le rivage est un grand gîte : La roselière du Balaton, génératrice d'une multitude de Moustiques, ensuite la vaste zone d'inondation marécageuse qui s'y attache, toute couverte de *Carex*, dont la largeur atteint dans les baies plusieurs centaines de mètres, enfin les grandes prairies drainées, de temps à autre arrosées, et pour finir, on peut y ajouter tout le réseau de canalisation de cette contrée.

Les larves récoltées :

XXIe tableau

Larves	1950					1951
	VI. 3.	VII. 12.	VII. 7.	VII. 12.	VII. 12.	III. 24.
	Roselière du Balaton		Pré irrigué		Canal	Zone d'inondation du Balaton
Anopheles maculipennis	2	—	1	3	19	—
Aëdes caspius	—	—	25	100	—	—
Aëdes excrucians	—	—	—	—	—	1
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	4
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	42
Aëdes vexans	—	—	20	100	—	—
Culex pipiens	2	1	80	16	—	—
Culex modestus	—	—	1	—	1	—

Il est à voir que les *Anopheles* se développent en premier lieu sur le rivage du lac et dans les canaux, tandis que les *Aëdes* favorisent plutôt les prairies, inondées par nature, ou artificiellement.

P r o t e c t i o n. La vaste étendue des gîtes larvaires rend pour le moment irréalisable une grande mesure antilarvaire quelconque, mais une pulvérisation avec du DDT (suspension) dans les habitations et dans les étables (écuries, etc), réduirait le danger palustre.

Badacsonytördemic, Badacsonytomaj

(Fig. 19.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Dans les années pluvieuses leur nombre est remarquable : au temps de nos examens — dans l'année extraordinairement aride de 1950 — on n'en a trouvé qu'une petite quantité.

Les espèces capturées :

XXIIe tableau

Moustiques	En train de piquer, avec tubes	Par d'autres moyens			
	1950				
	VII. 12.	VI. 3.	VI. 22.	VII. 13.	X. 18.
	Parc ombragé	Pris sur le mur de la salle d'attente de la gare			Sur le mur d'une cave
Anopheles maculipennis	—	7	—	2	—
Theobaldia annulata	—	1	—	—	—
Mansonia richiardii	2	—	—	—	—
Aëdes caspius	—	—	—	3	—
Aëdes vexans	5	2	2	9	—
Culex hortensis	—	1	—	—	—
Culex pipiens	—	2	—	4	16

G î t e s l a r v a i r e s. C'est la roselière en bordure du Balaton, qui représente le gîte le plus étendu et le plus important. Cette vaste roselière se transforme sur le rivage en un grand pré couvert de *Carex*, (qui s'attache dans presque tous les cas aux roselières), quasi toujours on y trouve ou bien de l'eau superficielle, ou ils sont inondés. Petits gîtes : les fragments de prés, coupés de la zone d'inondation par le chemin de fer, les emprunts de terre qui se suivent le long de la voie ferrée et de la chaussée, enfin la marge des canaux de dérivation. En l'été de 1950, ces gîtes, sauf ceux qui se trouvaient dans la roselière du rivage, étaient tous desséchés.

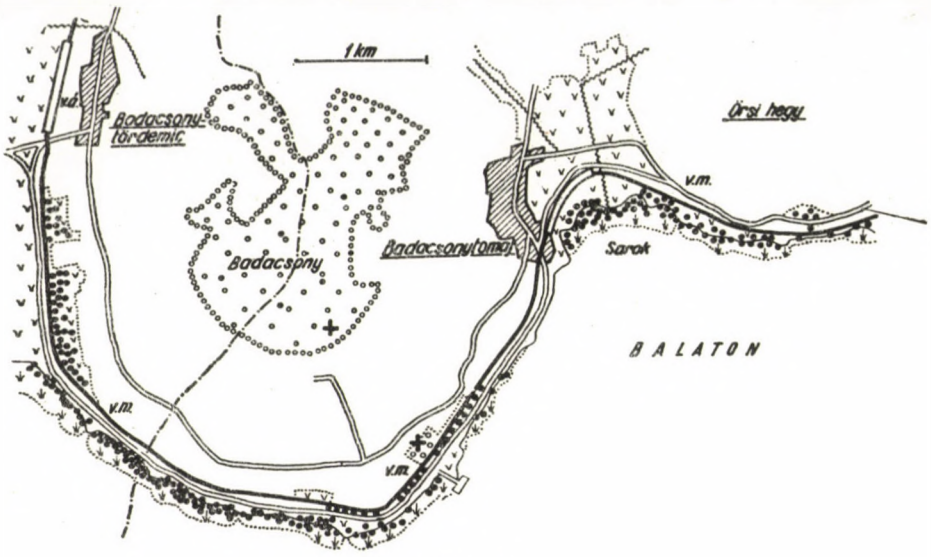


Fig. 19

Larves récoltées :

XXIIIe tableau

Larves	1950			1951	
	VII. 6.			III. 23—24.	
	Roselière du Balaton	Canal	Tonneau à captage d'eau	Zone d'inondation du Balaton	Emprunt de terre de la voie ferrée
Anopheles maculipennis	6	3	—	—	—
Aëdes diversus	—	—	—	8	3
Aëdes excrucians	—	—	—	1	—
Aëdes leucomelas	—	—	—	12	—
Aëdes variegatus	—	—	—	2	—
Culex modestus	12	—	—	—	—
Culex pipiens	—	4	11	—	—

P r o t e c t i o n. Le gros des espèces estivales provient des prés coupés par la voie ferrée et la chaussée, et des emprunts de terre qui se poursuivent le long de celles-ci. En drainant ou en pompant ces prés et en remblayant les emprunts de terre, ou, seulement en les traitant tous avec de la poudre DDT, le danger que signifient les eaux génératrices qu'ils contiennent, diminuerait considérablement. Au cas des hautes eaux, les habitants de cette localité doivent se défendre contre la multitude des *Anopheles* en pulvérisant l'intérieur de leur maison et des dépendances avec du DDT (suspension), pour réduire le danger palustre.

Ábrahámhegy

(Fig. 20.)

Moustiques piqueurs. La sécheresse prolongée a diminué leur nombre qui est bien considérable dans les années humides. En 1950, le 21 et le 27 juillet, nous avons capturé en train de piquer :

1 *Anopheles maculipennis*
1 *Aëdes cinereus*
13 *Aëdes vexans*

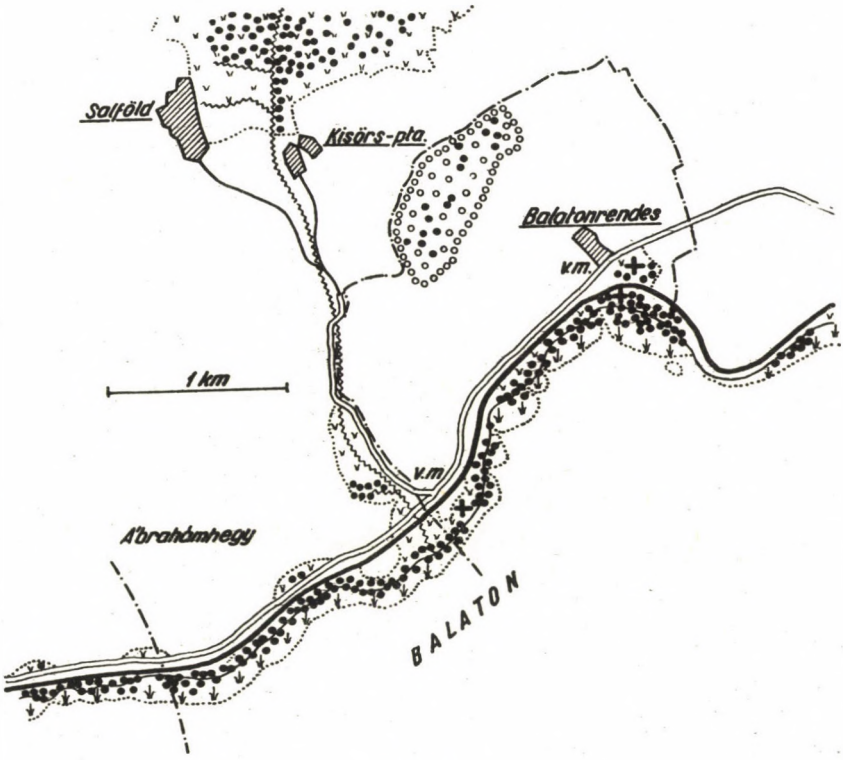


Fig. 20

Gîtes larvaires. La plupart des larves prospèrent dans la bordure à roseaux et à *Carex* du lac. Outre ce gîte de grande étendue, ce sont les fragments des prés, coupés par la voie ferrée de la zone d'inondation, qui sont suspects de fournir les gîtes les plus favorables aux *vexans*. En 1950, ce petit pré était parfaitement aride, mais en 1951, le 23 mars, nous y avons récolté les larves suivantes :

4 *Aëdes excrucians*
3 *Aëdes leucomelas*
38 *Aëdes variegatus*

Protection. Il est probable que le traitement à poudre DDT des petits fragments du pré diminuerait grandement le nombre des *vexans* — Moustiques piqueurs les plus désagréables et les plus acharnés. Les larves qui se développent au printemps dans la zone d'inondation, ne peuvent pas être traités avec du DDT, à cause de la pêcherie, puisque cette poudre est toxique pour les poissons, ce qui limite son emploi. (Par exemple : viviers!) Il ne reste, comme protection, vis-à-vis des Moustiques piqueurs, que la pulvérisation intérieure des habitations avec de la suspension au DDT.

Balatonrendes

(Fig. 20.)

Moustiques piqueurs. Leur nombre a été bien considérable, malgré l'été sec. Nous y étions à deux, à récolter des Moustiques piqueurs en train de nous attaquer le 18 juillet de 1950. Le résultat :

5 *Anopheles bifurcatus*
1 *Anopheles hyrcanus*
2 *Mansonia richiardii*
1 *Aëdes caspius*
22 *Aëdes vexans*
1 *Culex modestus*

Gîtes larvaires. Ils abondent dans la roselière qui borde le Balaton, ensuite sur la zone d'inondation couverte de *Carex*, sur le fragment de pré, intercalé entre la voie ferrée et la chaussée, enfin dans les fossés et les fosses contenant de l'eau.

Larves récoltées :

XXIVe tableau

Larves	1950			1951
	VII. 18.	X. 18.	VII. 18.	III. 23.
	Fossé d'écoulement		Roselière du Balaton	Fosse contenant de l'eau
Anopheles maculipennis	35	8	—	—
Anopheles bifurcatus	—	1	—	1
Theobaldia annulata	—	2	—	—
Aëdes diversus	—	—	—	38
Culex hortensis	1	1	—	—
Culex modestus	—	—	3	—
Culex pipiens	—	—	24	—

Protection. Vu que les gîtes sont démésurément étendus, on ne peut guère penser à leur assainissement. Mais il pourrait bien être question de munir le fil d'eau qui coule près de la gare, d'une conduite close, pour

empêcher la reproduction grouillante des *Anopheles*. Ensuite, le pré qui s'étend dans le voisinage du village, devrait être — à titre d'expérience — traité deux-fois par ans avec du DDT (poudre). Mais, détruire les petits gîtes, en gardant les grands, n'est pas un moyen défensif rationnel. Selon notre avis, la seule protection réalisable et efficace, reste la pulvérisation intérieure des habitations.

Révfülöp

(Fig. 21.)

Moustiques piqueurs. Selon les renseignements obtenus des habitants de cette localité, les Moustiques piqueurs sont bien nombreux, surtout au printemps et pendant les étés pluvieux. Durant notre séjour, nous

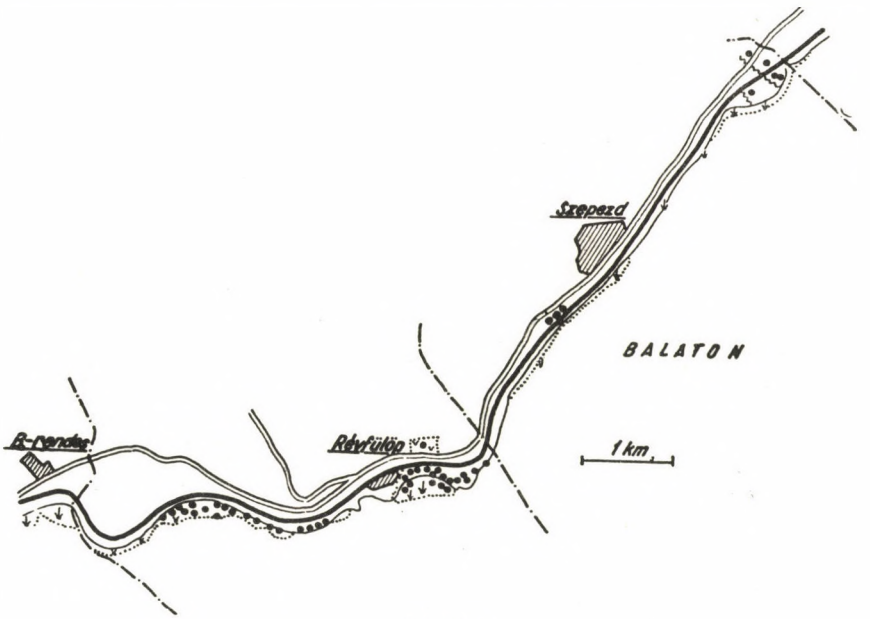


Fig. 21

n'avons pas réussi d'y récolter même un seul exemplaire, le temps étant mauvais. C'était seulement au mois d'octobre que nous sommes arrivés à capturer, sur le mur du couloir de l'hôtel, 5 femelles de *Culex pipiens*, qui venaient de s'y mettre à l'abri pour commencer leur hivernage.

Gîtes larvaires. Ici aussi c'est la roselière du Balaton et sa zone d'inondation, couverte de *Carex*, qui représentent les lieux les plus favorables pour les gîtes larvaires. Quoiqu'en visitant cet endroit en 1950, au mois de juillet, nous n'y avons trouvé aucune larve, à cause de la grande sécheresse, en 1951, le 25 mars, nous y avons récolté les larves suivantes :

Dans l'emprunt de terre qui longe la route

1 *Aëdes diversus*
1 *Aëdes leucomelas*

Sur le petit pré couvert d'eau auprès de la route

12 *Aëdes diversus*
1 *Aëdes leucomelas*

Sur le pré de *Carex* inondé

6 *Aëdes diversus*
5 *Aëdes leucomelas*
5 *Aëdes variegatus*

P r o t e c t i o n. Pour le moment il ne s'offre aucun moyen à supprimer ces gîtes larvaires de très grande étendue. C'est pourquoi qu'on doit réduire la protection à la pulvérisation intérieure des maisons avec une suspension de DDT, et à l'application des moustiquaires sur les fenêtres des chambres à coucher.

Balatonszepezd

(Fig. 21.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. C'est la station balnéaire la plus favorablement située au bord du Balaton, au point de vue de l'envahissement des Moustiques. Leur nombre y est infiniment petit.

G î t e s l a r v a i r e s. L'absence presque totale des Moustiques s'explique ici par la pente assez raide du rivage, à sol pierreux, ou ni roselière, ni pré de *Carex* ne peuvent exister. On trouve à leur place ci et là des touffes de joncs au bord du lac, agitées par la houle, et parfaîtement inaptes à devenir de gîtes larvaires quelconques. De même la pente de la montagne n'est non plus un endroit favorable pour le développement des Moustiques. Les larves collectionnées dans ce lieu-ci se trouvaient seulement dans les emprunts de terre, qui se prolongent entre la voie ferrée et l'autostrade, et dans les petits creux remplis d'eau.

Le matériel récolté :

XXVe tableau

Larves	1950			1951
	VII. 19.	VII. 27.	X. 19.	III. 23.
	Emprunts de terre de la voie ferrée			
Anopheles bifurcatus	—	—	—	14
Anopheles maculipennis	1	5	1	—
Aëdes caspius	1	—	—	—
Culex modestus	—	3	—	—
Culex pipiens	65	14	—	—

Protection. En utilisant 1—2 kg de substance pulvérulente de DDT, les gîtes des emprunts de terre deviendront parfaitement inaptes à toutes pullulations.

Zánka

(Fig. 22.)

Moustiques piqueurs. Selon les renseignements obtenus sur place, l'envahissement de moustiques piqueurs y est très abondant pendant les étés pluvieux et humides. Nous n'y avons rien collectionné.

Gîtes larvaires. Premièrement la bordure, à roseaux et à *Carex*, du lac qui entre en ligne de compte. En 1950, le 27 juillet, le niveau des eaux

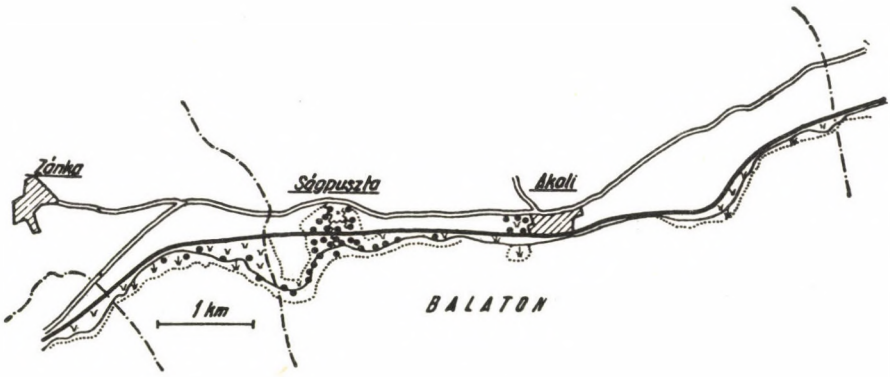


Fig. 22

étant bas, ces gîtes étaient desséchés et nous n'avons trouvé des larves que dans un fossé, notamment : 2 *Anopheles bifurcatus* et 8 *Anopheles maculipennis*.

Protection. Puisqu'il ne se trouve que quelques habitations sur le rivage du Balaton, une protection à grandes mesures n'y semble pas motivée. Nous proposons la pulvérisation au DDT (suspension) dans l'intérieur des habitations.

Akali

(Fig. 22.)

Moustiques piqueurs. Nous n'en avons pas collectionné.

Gîtes larvaires. Premièrement la bordure à roseaux et à *Carex* du Balaton qui entre en ligne de compte. Elle atteint sa largeur extrême près de «Ság-puszta». Ici nous avons trouvé le 23 mars de 1951 une larve d'*Ano-*

pheles bifurcatus. L'autre gîte important ; la prairie, riche en sources et en fils d'eau, qui s'étend entre la voie ferrée et la chaussée. En 1950, le 28 juillet nous avons récolté en ce lieu, dans le fossé : 3 larves d'*Anopheles bifurcatus*, le 19 octobre 11 larves d'*Anopheles bifurcatus* et 2 *Culex hortensis.* En 1951, le 23 mars, nous avons trouvé la plus grande partie de la prairie sous une nappe d'eau, d'où nous avons récolté les larves suivantes :

1 *Aëdes diversus*,
2 *Aëdes excrucians*
8 *Aëdes variegatus*
1 *Aëdes refiki*

P r o t e c t i o n. Puisque la roselière se trouve très éloignée de Akali, des grandes mesures y sont inutiles. Mais les habitants de «Ság-puszta», doivent en tout cas être protégés contre les *bifurcatus* qui se développent en grande quantité sur leur pré, et en même temps contre le danger palustre. L'intérieur des maisons et des dépendances devra être aspergés avec du DDT (suspension)

Balatonudvari

(Fig. 23.)

Aucun recueil n'y a eu lieu.

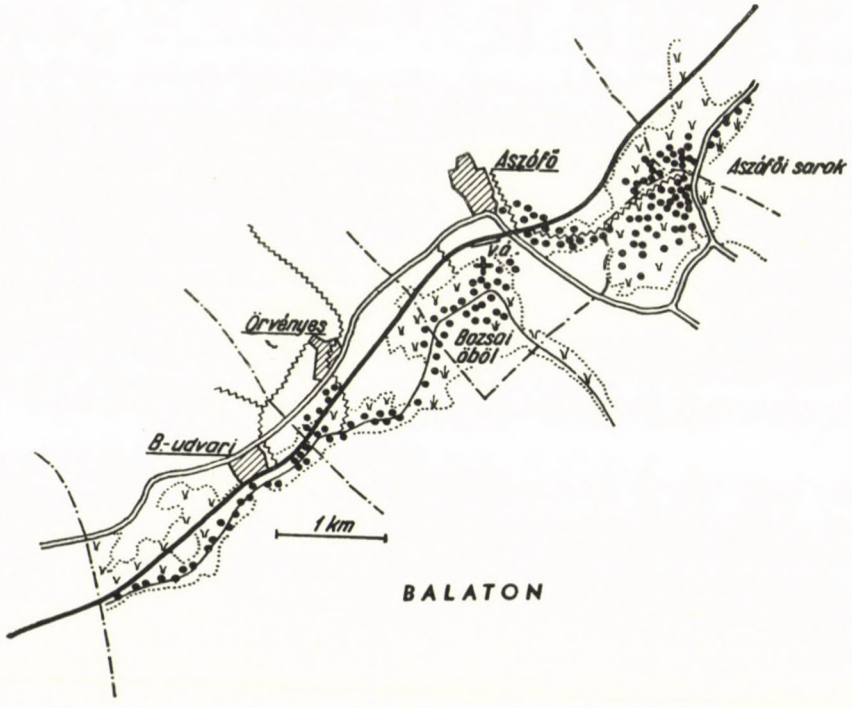


Fig. 23

Örvényes

(Fig. 23.)

Moustiques piqueurs. On n'y en a pas collectionné.

Gîtes larvaires. En premier lieu, le rivage, bordé de roseaux et de *Carex*, cette formation de végétation s'élargissant graduellement vers l'est : ensuite le petit pré couvert d'eau superficielle, qui s'étend entre le chemin de fer et la chaussée. Ici nous avons recueilli le 23 mars de 1951

14 larves d'*Aëdes diversus*
4 larves d'*Aëdes leucomelas*

La partie inférieure du ruisseau Pécsely est un lieu défavorable pour le développement des larves, à cause du fonctionnement périodique des moulins à eau.

Protection. Nous proposons tout d'abord la dérivation du pré inondé, mais jusque là le pré doit être traité avec du DDT (poudre). Hélas, le pré à roseaux et à *Carex* en bordure du Balaton, qui fournit cependant les gîtes principaux de cette région, ne peut être assaini pour le moment, mais pour éviter le danger du paludisme, il est prudent de pulvériser non seulement le pré submergé, mais aussi l'intérieur des habitations, avec une suspension au DDT.

Aszófő

(Fig. 23.)

Moustiques piqueurs. Ils prospèrent en nombre considérable, surtout le long de la rive. Nous avons capturé ici en 1951, le 4 juillet, en plein soleil, les imagos suivants ;

1 *Aëdes excrucians* (?)
23 *Aëdes variegatus*

Gîtes larvaires. Cette rive est également bordée de roselières et de prairies marécageuses, lesquelles s'élargissent ici considérablement, présentant de gîtes excellents pour le développement des larves, comme les essaims innombrables des *Aëdes variegatus* le prouvent. L'autre gîte favorable se trouve sur le pré qui s'étend vers le sud-est et lequel se voit souvent couvert d'eau surtout après des pluies abondantes. Deux petits fils d'eau — partant de deux sources — traversent ce pré, et coulent dans le Balaton. Dans l'un, nous avons récolté le 4 juillet de 1950, plusieurs larves anophéliennes.

Protection. Puisque les grandes mesures nécessaires ne sont momentanémant pas réalisables, nous préconisons seulement, comme procédé à effet immédiat, la pulvérisation au DDT (suspension) dans l'intérieur des habitations et de leurs dépendances.

Tihany

(Fig. 24.)

Moustiques piqueurs. Durant la journée, leur nombre est minime, mais à la tombée du soir il augmente considérablement, de sorte que l'envahissement devient même insupportable sur certains points de la péninsule. Nous y avons récolté :

XXVIe tableau

Moustiques	Capturé, en train de piquer, à l'aide de tubes de verre							À l'aide de filets		Totaux	
	1950						1951	1950	1951		
	VI. 16.	VI. 27.	VII. 1.	VII. 17.	VII. 4.	VII. 10.	VII. 20.	VI. 17.	VIII. 15.		
	Praire du «Külső-tó»	Dans une chambre	Rivage est		Prairie du «Aszófői sarok»	Coin méridional de la péninsule	Dans une chambre	Prairie du Külső-tó	Coin méridional de la péninsule	Capturé, en train de piquer, à l'aide de tubes de verre	Capturé à l'aide de filets
Anopheles bifurcatus	—	—	—	—	10	—	—	—	—	10	—
Anopheles maculipennis	—	—	—	5	—	2	—	—	—	3	—
Mansonia richiardii	—	1	1	1	5	6	—	—	—	14	—
Aëdes cantans?	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—
Aëdes caspius	—	—	—	1	1	4	—	—	23	6	23
Aëdes cinereus	19	—	—	—	15	—	—	—	1	34	1
Aëdes pulchritarsis	—	—	—	1	—	1	—	—	—	2	—
Aëdes variegatus	31	—	7	—	8	2	—	2	3	48	5
Aëdes vexans	7	—	—	5	15	2	—	—	10	29	10
Culex modestus	—	—	35	—	3	2	—	—	1	40	1
Culex pipiens	—	—	3	—	—	—	10	—	2	13	2

Gîtes larvaires. Les plus importants :

1. Le «Belső-tó» (Étang intérieur). Il y a dix ans, l'étang était couvert d'une roselière épaisse et présentait un gîte merveilleux pour les *Anopheles*. Depuis, la roselière a péri : on en ignore la cause. L'eau découverte d'aujourd'hui n'est plus favorable à la pullulation des Moustiques.

2. Le «Külső-tó» (Étang extérieur), déjà dérivé, sert à présent de prairie de fauche, tandis que ses parties externes sont labourés. Mais l'évacuation de l'eau n'a lieu que pendant les périodes où l'on fauche le foin, autrement «l'étang»

demeure couvert d'eau superficielle, pour obtenir une récolte de foin plus riche, mais, hélas, offrant en même temps de gîtes excellents pour la pullulation active des moustiques. Au printemps, c'est l'*Aëdes variegatus*, en été l'*Aëdes vexans* et les *caspius* qui y grouillent en état larvaire, et s'y développent favorablement.

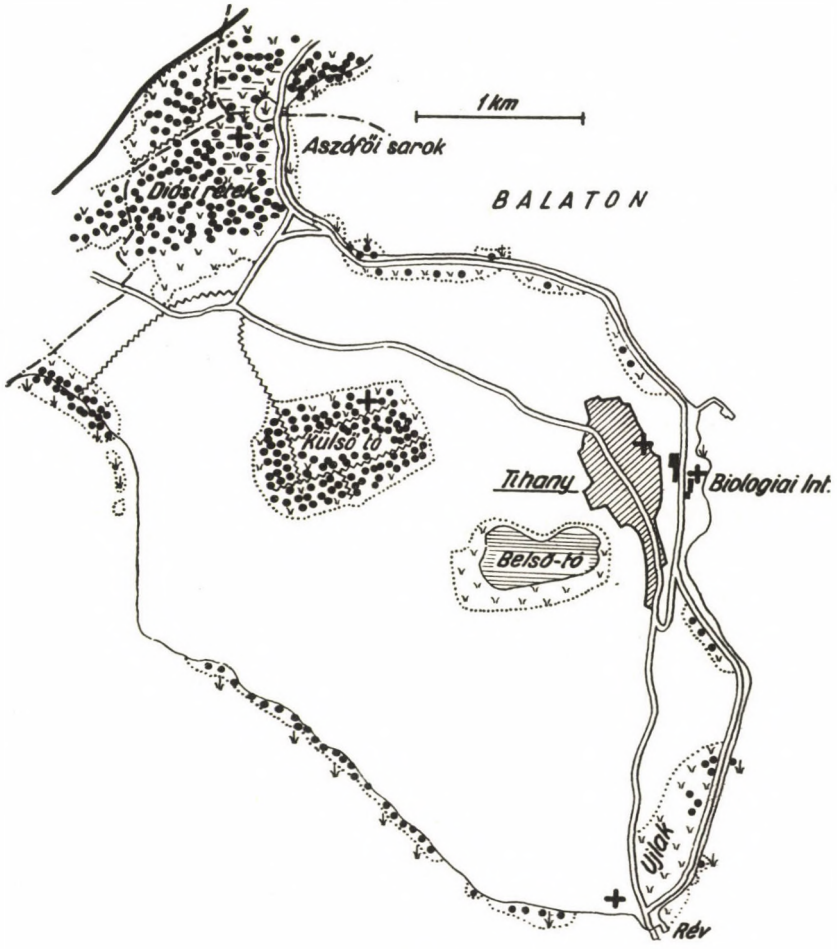


Fig. 24

3. Derrière l' «Aszófő-sarok» (la baie d'Aszófő) s'étendent les grandes prairies de «Diós», lesquelles produisent une quantité de moustiques quasi insupportable. On y trouve des parties constamment couvertes d'eau, renfermant sans doute les larves du *Mansonia richiardii*, lesquelles essaiment ici en multitudes.

4. La roselière se borne en ce lieu sur l'encolure de la péninsule, mais en touffes épaisses, magnifique abri pour toutes larves.

5. Les prés plus ou moins fragmentés par la chaussée (situés du côté est de la péninsule) sont aussi aptes au développement des Moustiques.

A cause du temps défavorable, extrêmement aride, nous n'y avons pu collectionner qu'une petite quantité de larves, notamment :

XXVIIe tableau

Larves	1950	1951				Total
	VI. 27.	III. 23.	VII. 23.	VII. 28.	VII. 27.	
	«Belső-tó» (Étang intérieur)	«Külső-tó» (Étang extérieur)		«Diósirét» (Pré de Diós)	«Újlakirét» (Pré de Ujlak)	
Anopheles bifurcatus . .	—	—	—	—	1	1
Anopheles maculipennis	2	—	7	8	—	17
Aëdes caspius	—	—	—	—	65	65
Aëdes variegatus	—	2	—	—	14	16
Aëdes vexans	—	—	—	—	2	2
Culex modestus	—	—	—	4	—	4
Culex pipiens	—	—	—	—	72	72

P r o t e c t i o n. L'irrigation du «Külső-tó» (étang extérieur) devrait être régularisée, de façon que les intérêts agronomiques y soient ménagés, en même temps que la pullulation des Moustiques y soit empêchée. Il faudrait construire un canal à écluse et à pompe élévatrice entre les prairies de «Diós» et le Balaton, ainsi, non seulement la vie larvaire y serait empêchée, mais on pourrait transformer en prairie de fauche, et en champ de labour, tous les territoires lesquels ne produisent à présent que du *Carex* sans valeur. En améliorant la dérivation des petits prés sur la rive d'est, ou seulement en les traitant avec de la poudre DDT, on pourrait rendre ces lieux inaptes au développement des larves de Moustiques.

Balatonfüred, Balatonarács

(Fig. 25.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Leur nombre était minime en 1950, en 1951, au contraire, très considérable. Cette abondance se montrait surtout sur les prairies dites : «Fenék-rét» et «Berek-rét», mais ces gîtes se trouvent à 1—3 kilomètres des territoires habités. Nous avons collectionné dans la localité même les Moustiques suivants :

XXVIIIe tableau

Moustiques	En train de piquer, à l'aide de tubes					Par d'autres moyens				Totaux	
	1950			1951		1950	1951				
	VI. 19.	VI. 19.	VII. 20.	VI. 21.	VIII. 16.	VI. 19.	V. 10.	VI. 22.	X. 23.	Capturé en train de piquer, à l'aide de tubes	Capturé par d'autres moyens
	Pré arrosé de sources	Plage I.	Plage II.	Quartier de villas		Prés arossés de sources		Chambre	Cave		
Anopheles bifurcatus	—	5	13	2	—	—	—	—	—	20	—
Anopheles maculipennis	—	—	—	—	—	—	3	3	25	—	31
Theobaldia annulata	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2
Mansonia richiardii	—	4	51	3	—	—	—	—	—	58	—
Aëdes cinereus	—	—	1	—	—	—	1	—	—	1	1
Aëdes ornatus	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Aëdes variegatus	6	2	—	2	—	13	5	—	—	10	18
Aëdes vexans	—	—	4	—	—	—	—	—	—	4	—
Culex modestus	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—
Culex pipiens	—	—	—	—	—	—	1	1	93	—	95

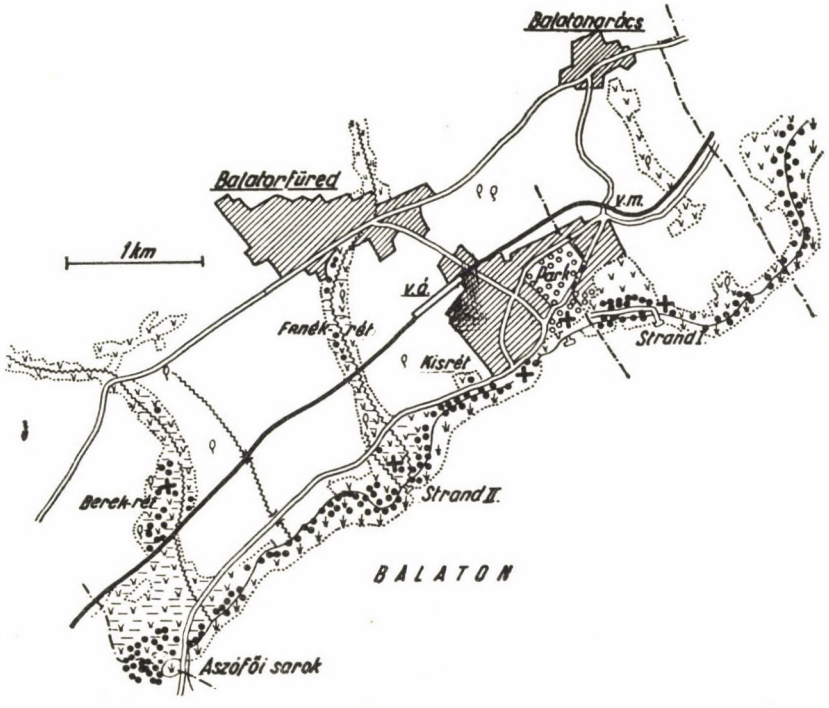


Fig 25

Gîtes larvaires. On tient compte de quatre principaux gîtes de développement à Balatonfüred. Ce sont : 1. Le bord du lac, couvert de roseaux, et de *Carex*, 2—3. Deux prairies ; l'un, nommé »Fenékr-ét», l'autre «Berek-rét», — toutes les deux riches en sources : 4. La partie du «Diósi-rét» qui appartient au territoire de Balatonfüred. Outre ces endroits-ci, on peut encore compter les emprunts de terre, et les petits prés, plus ou moins couverts d'eau, qui peuvent aussi grandement contribuer aux développement des essaims envahissants.

Les larves récoltées :

XXIXe tableau

Larves	1950		1951												Total
	VI. 19.	X. 19.	IV. 19.	V. 9.	VI. 22.	IX. 19.	VIII. 16.	IV. 19.	IV. 19.	V. 10.	VI. 22.	VII. 23.	V. 9.	VI. 22.	
	Pré arrosé de sources		Zone d'inondation du Balaton				Roselière	«Berek»	Pré inondé				Emprunt de terre		
Anopheles bifurcatus	4	7	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	21
Anopheles maculipennis .	1	1	—	35	38	11	1	—	—	11	—	8	3	21	130
Theobaldia annulata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Aëdes excrucians	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Aëdes variegatus	—	—	5	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	10
Culex apicalis ..	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Culex hortensis..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Culex modestus .	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	3
Culex pipiens ..	9	—	—	—	—	9	—	—	—	—	100	2	8	25	153

Protection. Puisque ces gîtes larvaires occupent un trop vaste territoire, la protection à grandes mesures n'y est guère réalisable. L'irrigation des prairies devrait quand-même être régularisée, de sorte que la pullulation des Moustiques y soit empêchée. La dérivation du pré, qui s'étend derrière l'église semble réalisable. Pour assurer le repos et le calme des malades et des villégiateurs, on devrait pulvériser la végétation des parcs et des jardins, ainsi que l'intérieur des bâtiments avec du DDT (suspension).

Csopak, Balatonkövesd

(Fig. 26.)

Moustiques piqueurs. Ils y abondent en grande quantité, surtout auprès de la rive. En 1950, le 20 juin, on a capturé dans la roselière du rivage, en train de piquer :

27 *Aëdes cinereus*
5 *Aëdes variegatus*
1 *Aëdes vexans*

Sur le sommet de la montagne (à peu près 280 m), on a à peine constaté de Moustiques ; le 28 juillet de 1950 nous n'avons réussi d'y capturer qu'un seul *Aëdes vexans*, en train de piquer. Non loin de ce lieu, nous avons pris, à l'aide d'un filet un *Culex pipiens*.

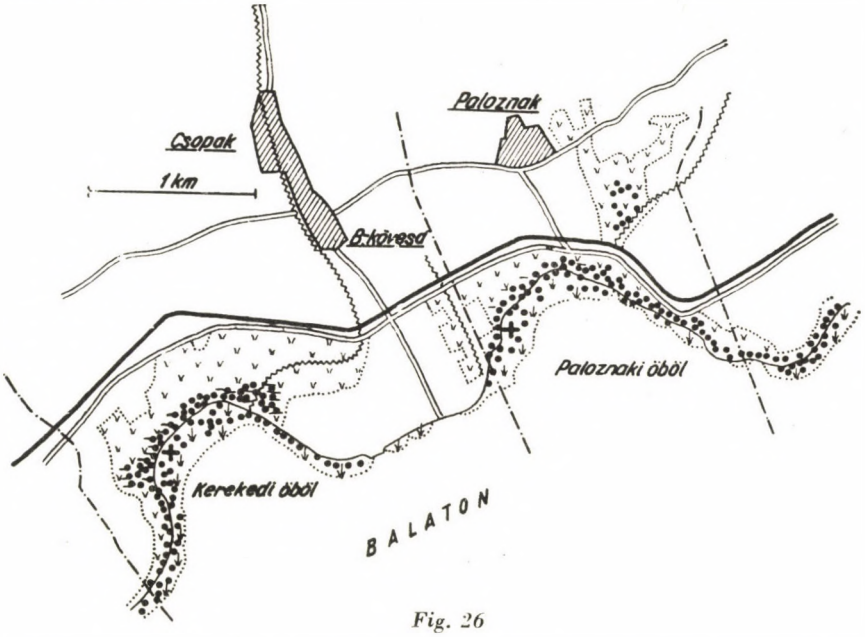


Fig. 26

G î t e s l a r v a i r e s. Le seul gîte qui peut entrer en ligne de compte, est la large roselière et la grande prairie qui s'y attache, couverte de roseaux et de *Carex*, du «Kerekedi-öböl» (baie de Kereked). En 1950, le 20 juin on a recueilli dans la roselière 3 *Anopheles maculipennis*, quoiqu'alors le niveau du Balaton était très bas.

P r o t e c t i o n. La vaste étendue de ces gîtes larvaires rend pour le moment l'assainissement impossible, ainsi faut-il se borner à la pulvérisation de DDT (suspension), en aspergeant l'intérieur des villas et la végétation des jardins pour se défendre contre les Moustiques piqueurs.

Paloznak

(Fig. 26.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Leur nombre est considérable dans la roselière du rivage. En 1950, le 20 juin, malgré la grande sécheresse, nous avons capturé les imagos suivants, en quelques minutes :

1 *Aëdes caspius*
8 *Aëdes cinereus.*

Gîtes larvaires. Le seul endroit qui compte à ce point de vue, est la large bordure de roseaux et de *Carex* du «Paloznaki-öböl» (baie de Paloznak), comme la grande quantité d'*Aëdes cinereus* le prouve.

Protection. N'étant ici aucune station balnéaire, et le village se trouvant éloigné de la rive, de grandes mesures antilarvaires y semblent inutiles.

Lovas

(Fig. 27.)

Moustiques piqueurs. Nous n'y en avons pas collectionné.

Gîtes larvaires. La bordure de roseaux et de *Carex* de la rive. Ici, en 1950, le 27 juin, nous avons trouvé, avec peine, 2 larves d'*Anopheles maculipennis.*

Protection. N'y semble pas être motivée.

Alsóörs

(Fig. 27.)

Moustiques piqueurs. L'envahissement s'y montre assez considérable. En 1950, le 23 juin, malgré la grande sécheresse, nous avons capturés plusieurs Moustiques en train de piquer. Notamment : dans la roselière de la rive 3 *Aëdes cinereus*, sur la prairie à roseaux qui s'étend entre la rive et le village 3 *Aëdes excrucians* et enfin ce même soir, sous les arbres de la plage :

4 *Mansonia richiardii*
1 *Aëdes ornatus*
1 *Aëdes variegatus*

Ensuite, sur la pente, dans l'extrémité est de la localité, nommé Káptalanfüred, en 1951, le 13 juillet, un de nous a capturé en 20 minutes

2 *Aëdes ornatus*
1 *Aëdes quartus*
1 *Aëdes excrucians*
3 *Aëdes vexans*
2 *Culex modestus*

sur soi-même, en train de piquer.

Gîtes larvaires. Les espèces de Moustiques, bien variées, indiquent des gîtes de développement de caractères différents.

1. Tout d'abord, la rive à roseaux et à *Carex* en bordure du Balaton. En 1950, le 23 juin, nous y avons recueilli 5 larves d'*Anopheles maculipennis*, et le 27 juin nous y en avons également collectionné.

2. Dans la vallée profonde, enclavée parmi les montagnes, on aperçoit un petit étang, pas plus grand que 100×200 mètres, nommé «Köcsi-tó». Il n'est

pas profond et se dessèche aux temps arides. Là, nous n'avons trouvé presque sans exception que des *Anopheles*, mais il est bien vraisemblable qu'après de grandes pluies, quand la nappe d'eau superficielle s'y élève brusquement, l'étang peut également devenir un excellent milieu de développement des espèces *Aëdes*.

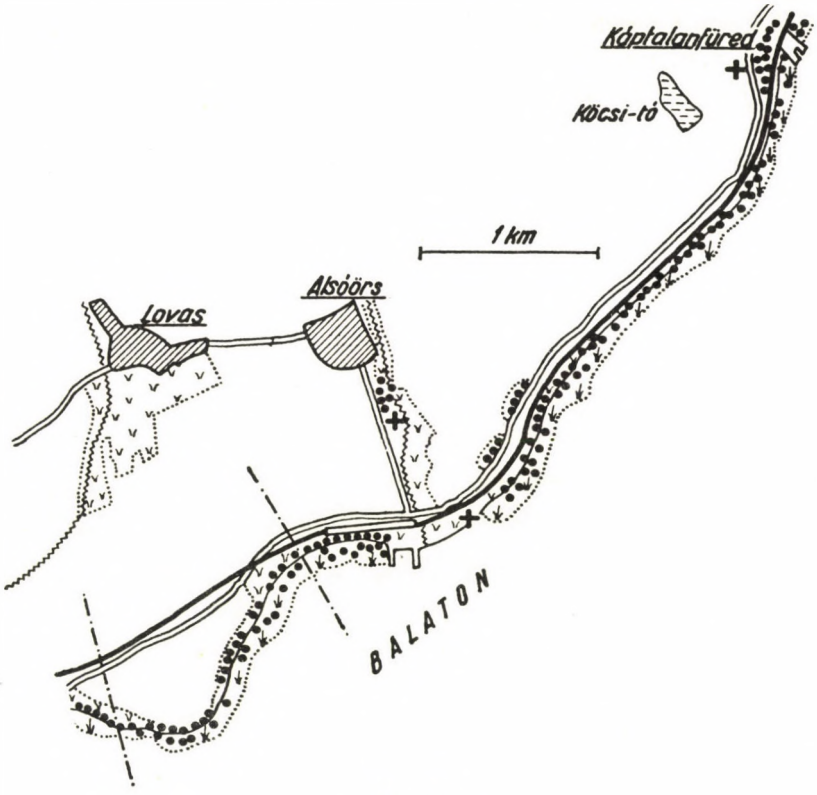


Fig. 27

Les larves récoltés dans ce lieu, sont les suivantes :

En 1951, le 8 mai	7	*Anopheles maculipennis*
En 1951, le 15 juillet	10	*Anopheles maculipennis*
En 1951, le 20 septembre	20	*Anopheles maculipennis*
	2	*Culex theileri.*

3. L'emprunt de terre profond, lequel se trouve entre le remblai du chemin de fer et la chaussée, tout près de l'arrêt de Káptalanfüred, et qui est rempli d'eau quasi pendant toute l'année. En 1951, le 22 mars, nous y avons récolté :

6 larves d'*Aëdes diversus*,
3 larves d'*Aëdes* sp. (*variegatus* ?)

et dans la même année, le 8 mai :

1 larve de *Theobaldia annulata*.

4. Il est encore possible que la prairie qui descend la pente de la montagne, arrosée par plusieures sources, peut également être un lieu favorable au développement des larves : en tous cas, les *Aëdes excrucians* collectionnés là-bas, en train de nous attaquer, semblent prouver cette supposition.

5. Le grand nombre de l'*Aëdes ornatus* indique des arbres creux dans la forêt, arbres dont les petites cavités sont remplies d'eau.

P r o t e c t i o n. Le plus important gîte larvaire se trouve dans la roselière du Balaton, de plus près, dans sa lisière, déjà moins touffue, aboutissant au pré de *Carex*. Ce lieu de gîte, étant trop étendu, n'est pas immunisable pour le présent. Ainsi, il ne reste que la défense individuelle, c'est à dire, la pulvérisation intérieure des habitations, avec du DDT (suspension).

Balatonalmádi

(Fig. 28.)

M o u s t i q u e s p i q u e u r s. Les essaims de Moustiques qui envahissent cette station balnéaire abondent en grande quantité, surtout au début de l'été.

Les Moustiques capturés sont indiquées sur le XXXe tableau.

G î t e s l a r v a i r e s. Le gros des Moustiques piqueurs se développe dans le parc marécageux, situé derrière la plage. Ici, où l'on rencontre des collections d'eau plus ou moins profondes, temporaires et stagnantes, ombragées et ensoleillées, se trouvent naturellement les larves de nombreuses espèces différentes. Le pré couvert de *Carex*, lequel s'étend derrière la roselière qui borde la rive, est également un excellent milieu de développement des Moustiques. Le fil d'eau de la fontaine du parc qui coule doucement vers le Balaton, est pareillement un gîte parfait pour une grande quantité d'*Anopheles bifurcatus*. En 1950, le 27 juin, nous avons récolté dans cet endroit en quelques minutes : 8, — le 19 octobre : 23 *Anopheles bifurcatus*.

Les larves récoltées en 1951 à Balatonalmádi, ont été groupées — suivant leurs gîtes larvaires — sur le tableau qui suit (XXXIe tableau) :

P r o t e c t i o n. La première et la plus importante tâche serait le remblayage des parties marécageuses du parc, mais en élevant le sol à un tel niveau, qu'elles ne puissent plus jamais retenir des eaux stagnantes. Heureusement, cette action est déjà mise en train, par moyen de la décharge des ordures, mais ce qui est malheureux, c'est que ce procédé avance trop lentement pour pouvoir garantir le calme et le repos des habitants et des villégiateurs dans les années prochaines. Entretemps, les mares doivent être traitées déjà

XXXe tableau

Moustiques	Capturé, en train de piquer, à l'aide de tubes de verre					Par d'autres moyens								Totaux	
	1950	1951				1951									
	VI. 28.	VI. 19.	IX. 20.	X. 22.	VII. 13.	IV. 18.	V. 7—8	IX. 21.	V. 8.	IX. 21.	VI. 19.	VII. 14.	X. 22.	Capturé, en train de piquer, à l'aide de tubes	Par d'autres moyens
	Rive de l'étang	Parc			Roselière de la rive du Balaton	Pré marécageux			Chambre		Quartier de villas		Cave		
Anopheles bifurcatus	1	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	—
Anopheles maculipennis .	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	50	—	52
Anopheles nigripes	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1
Uranotaenia unguiculata ..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2
Theobaldia alascaënsis ...	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Theobaldia annulata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Mansonia richiardii.....	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Aëdes cantans ..	20	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	20	2
Aëdes caspius ..	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—
Aëdes cinereus .	3	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	3	2
Aëdes diversus .	—	—	—	—	—	72	2	—	—	—	—	—	—	—	74
Aëdes excrucians	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Aëdes lateralis .	—	21	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	21	1
Aëdes quartus ..	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Aëdes variegatus	17	3	—	—	—	—	94	—	—	—	1	—	—	20	95
Aëdes vexans ...	6	23	1	1	—	—	—	—	—	—	4	—	—	31	4
Culex modestus .	3	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—
Culex pipiens ...	—	4	—	—	3	—	—	8	—	4	5	1	280	7	298

au mois de mars au DDT (poudre) pour qu'elles deviennent défavorables à la pullulation des Moustiques pendant tout l'été.

La tâche suivante serait l'extirpation d'une partie de la roselière, et notamment de la partie qui s'enclave entre la plage et la jetée. Dans des années où l'on est excessivement envahi par des essaims de Moustiques, il serait prudent de pulvériser le parc et les jardins ainsi que l'intérieur des habitations avec une suspension au DDT.

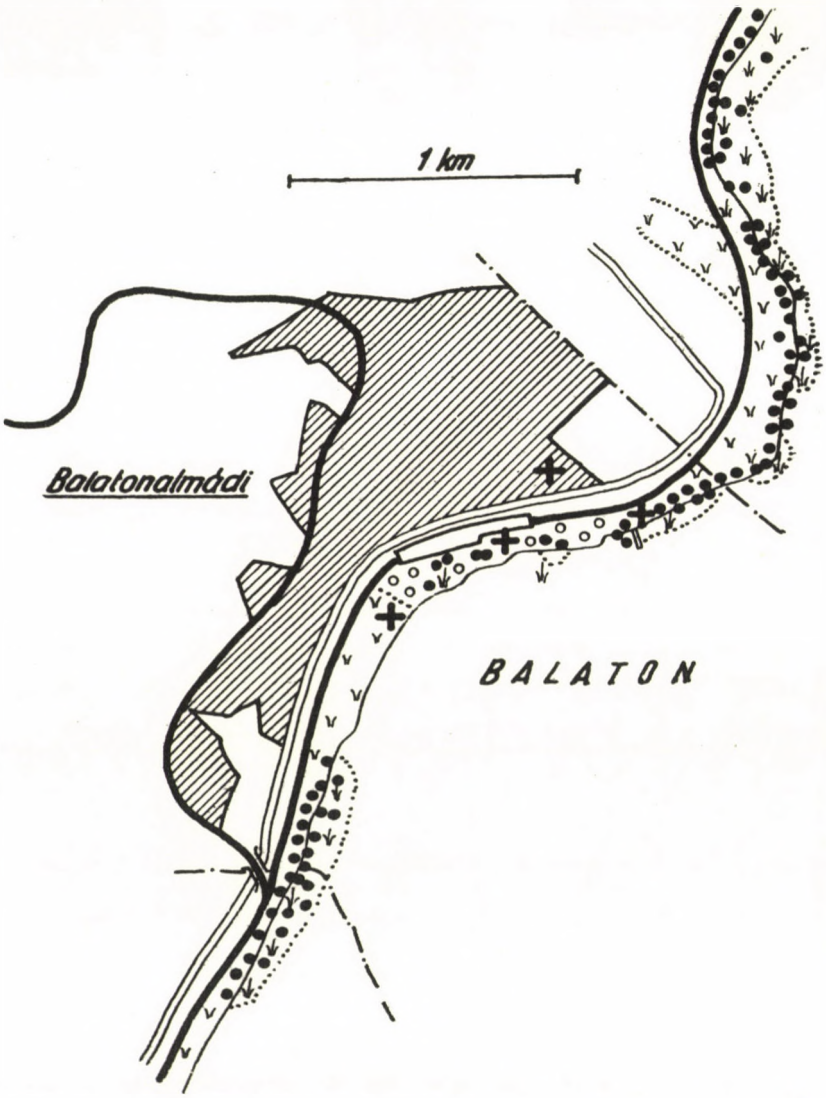


Fig. 28

XXXIe tableau

Larves	1951																					Total
	V. 7.	VIII. 18.	IX. 20.	IV. 18.	V. 7.	VI. 19.	VII. 13.	VIII. 18.	III. 22.	IV. 18.	V. 7.	VI. 19.	VII. 19.	VIII. 18.	IX. 20.	X. 22.	IV. 19.	VI. 19.	VII. 19.	VII. 13.	VI. 19.	
	Roselière du rivage du Balaton			Pré à Carex du rivage du Balaton					Collections d'eau des prés								Eaux ombragées			Source-ruisseau	Emprunt de terre	
Anopheles bifurcatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39	—	—	—	61	—	100
Anopheles maculipennis	8	3	25	—	8	14	59	3	—	—	21	52	31	30	24	—	—	—	16	—	—	294
Theobaldia annulata	—	—	—	—	—	15	1	—	—	1	164	16	—	4	—	22	—	73	31	—	1	328
Theobaldia alascaënsis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Theobaldia morsitans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	4
Aëdes cantans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Aëdes caspius	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	260	—	—	—	—	—	—	—	—	263
Aëdes cataphylla	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Aëdes cinereus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	9
Aëdes excrucians	—	—	—	2	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	—	37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37
Aëdes variegatus	—	—	—	14	—	—	—	—	8	109	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	131
Aëdes vexans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45	—	—	2	—	—	—	—	—	47
Culex hortensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Culex modestus	—	—	7	—	—	—	30	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	40
Culex pipiens	—	—	—	—	3	350	165	—	—	—	—	412	23	80	—	—	—	26	5	—	200	1264

Vörösberény, Balatonfűzfő

(Fig. 29.)

Moustiques piqueurs. Leur nombre est considérable, surtout vers la baie nommé «Fűzfői-sarok» (Coin de Fűzfő). Nous avons collectionné des imagos premièrement sur le pré de *Carex*, inondé à cause de l'engorgement du ponceau, ensuite sur la prairie voisine, recouverte d'herbe.

Les Moustiques capturés :

XXXIIe tableau

Moustiques	Capturé, en train de piquer, à l'aide de tubes de verre				Par d'autres moyens		Totaux	
	1950				1951			
	VII. 3.	VII. 14.	VII. 3.	VII. 14.	X. 23.	X. 23.	Capturé, en train de piquer, à l'aide de tubes de verre	Par d'autres moyens
	Pré de Carex inondé		Prairies		Cave	Étable		
Anopheles bifurcatus	2	—	1	2	—	51	5	51
Anopheles hyrcanus	—	1	—	—	—	—	1	—
Anopheles maculipennis	—	—	—	—	1	1	—	2
Uranotaenia unguiculata	—	—	—	—	6	1	—	7
Theobaldia annulata	1	—	6	—	—	—	7	—
Mansonia richiardii	—	—	12	1	—	—	13	—
Aëdes cantans	2	—	1	—	—	—	3	—
Aëdes caspius	—	4	2	1	—	—	7	—
Aëdes cinereus	1	—	1	—	—	—	2	—
Aëdes lateralis	—	—	—	—	—	1	—	1
Aëdes variegatus	7	—	11	11	—	—	29	—
Aëdes vexans	3	—	5	1	—	—	9	—
Culex modestus	122	86	5	6	—	—	219	—
Culex pipiens	—	8	—	—	—	100	8	100

Gîtes larvaires. Premièrement la roselière du Balaton qui entre en ligne de compte avant tous les autres gîtes, puis le pré de *Carex* qui s'y attache, couvert d'une nappe d'eau jusqu'au milieu de l'été, si l'année tombe dans une période des hautes eaux. Ensuite, le fragment de pré — coupé par le chemin de fer — et enfin la source, jaillissant dans la proximité de la rive ; voici les gîtes dont on doit tenir compte.

Les larves récoltées (XXXIIIe tableau) :

XXXIIIe tableau

Larves	1950									1951								Total
	IX. 12.	X. 19.	VI. 28.	VII. 25.	VII. 11.	VII. 14.	IX. 12.	IX. 12.	VI. 28.	III. 22.	IX. 21.	X. 23.	III. 22.	VI. 20.	IX. 21.	X. 23.	III. 22.	
	Roselière		Pré à Carex		Pré			Port	Source	Roselière			Pré à Carex				Pré	
Anopheles bifurcatus	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5	7	—	—	—	—	—	13
Anopheles maculipennis	—	—	20	42	5	—	—	7	—	—	—	—	—	15	2	—	—	91
Uranotaenia unguiculata	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Theobaldia annulata	117	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	1	—	154	—	381
Aëdes diversus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	9	10
Aëdes excrucians	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	—	1	—	—	—	—	13
Aëdes leucomelas	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—	20	28
Aëdes variegatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	19	—	—	—	3	23
Culex hortensis	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Culex modestus	—	—	34	51	15	1	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	201
Culex pipiens	1	18	—	44	120	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	189

Protection. Étant donné le développement rapide de Balatonfűzfő, le problème de Moustiques y devient de plus en plus pressant et important. Il serait bien nécessaire d'y trouver un moyen pour pouvoir surmonter — progressivement, mais radicalement — ce danger augmentant. La première tâche serait le remblayage successif du marécage qui s'étend dans le «Fűzfői-sarok»

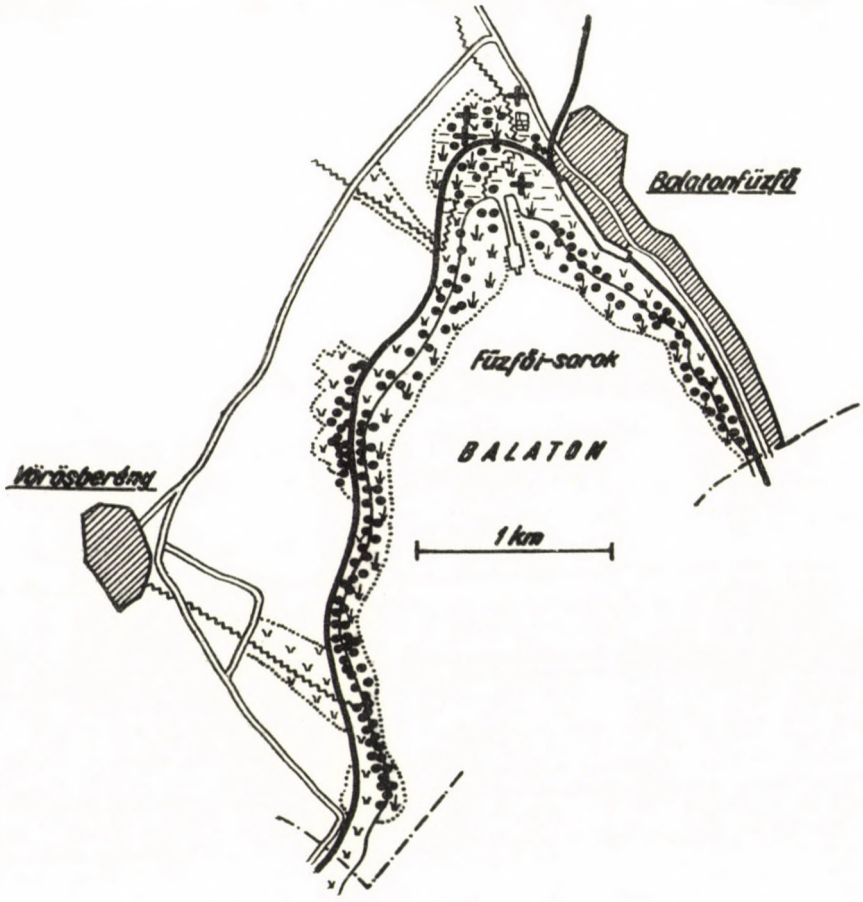


Fig. 29

(la baie). Ce remblayage pourrait se réaliser en y utilisant la vase et les résidus calcaires de la fabrique de papier. Déjà en 1938 nous avons présenté nos projets dans ce sens. Alors les travaux y ont été commencés, mais après quelques mois ils en sont restés là.

L'autre tâche serait le nettoyage plus fréquent du ponceau. Ensuite, il serait nécessaire de construire un canal à tuyau, lequel conduirait l'eau du fond du marécage dans le Balaton passant également sous le talus de la voie ferrée, accomplissant ainsi une dérivation permanente.

Dans la Ière partie de cet ouvrage nous avons déjà rendu compte de l'efficacité remarquable du DDT, que nous avons employé sur de territoires pas trop étendus, mais il est à remarquer que la pulvérisation de tout ce territoire, et surtout celui du marécage, n'est pas réalisable pour l'instant.

Balatonkenese, Balatonakarattya

(Fig. 30.)

Moustiques piqueurs. Leur nombre est assez grand, même dans les années sèches ; quant aux années humides, il y a des multitudes de

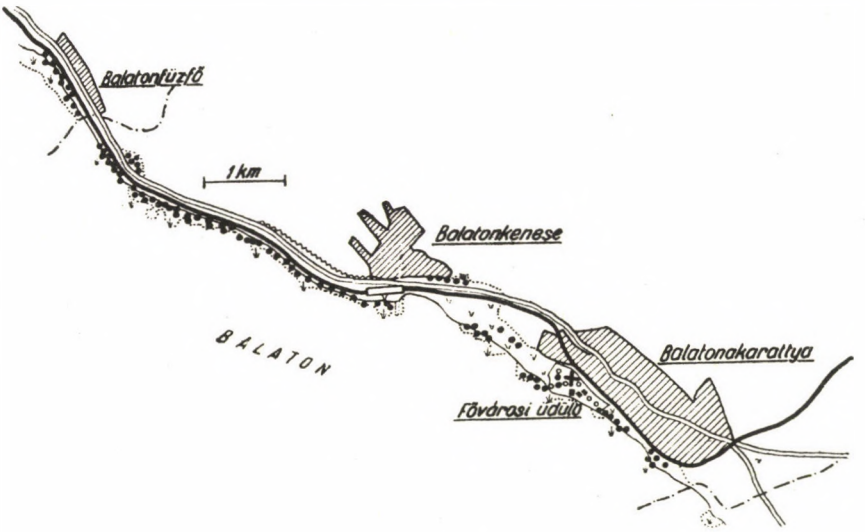


Fig. 30

Moustiques piqueurs qui s'acharnent sur l'homme. En 1950, le 30 juin à la tombée du jour, dans le «Fővárosi Üdülő» (Hôtel de la Capitale) les Moustiques suivantes ont été capturés en train de nous piquer :

6 *Aëdes cantans*	11 *Aëdes vexans*
1 *Aëdes cinereus*	5 *Culex pipiens.*

L'estomac des *Culex pipiens* étant vide, on peut supposer, que ce n'était pas pour leur nourriture qu'ils se sont posés sur nous.

Gîtes larvaires. Tout d'abord la bordure de roseaux et de *Carex* du Balaton. Nous avons collectionné ici, le 22 mars de 1951, 33 larves d'*Aëdes variegatus*. Les emprunts de terre, qui accompagnent la route, sont aussi de très bons gîtes de développement. Dans ceux-ci, nous avons récolté, le même

jour, les larves suivantes :

1 *Aëdes cataphylla* 2 *Aëdes leucomelas*
43 *Aëdes diversus* 14 *Aëdes variegatus*
15 *Aëdes excrucians*

Il est probable, que le parc de l'Hôtel retient aussi des collections d'eau — le nombre élevé des *Aëdes cantans* le prouve nettement.

P r o t e c t i o n. L'assainissement du parc de l'Hôtel n'est pas un problème difficile à résoudre. Au printemps et après les grandes pluies, les eaux retenues doivent être traitées au pétrole ou au DDT (poudre) pour y empêcher la reproduction. Mais les imagos mêmes pourront être exterminés en aspergeant au DDT (suspension) la végétation du parc. Ainsi l'envahissement serait dompté à Balatonakarattya aussi.

Balatonkenese — le village, comme la station balnéaire — pourrait rabaisser le nombre de ses Moustiques au minime, en traitant ses emprunts de terre, au pétrole, ou au DDT (poudre). Puisqu'ici la zone d'inondation du Balaton, couverte de *Carex*, est assez étroite, il serait éventuellement possible de la traiter également avec du DDT (poudre), ainsi on arriverait à assainir à peu près la région de Balatonkenese.

* * *

Le but final du précédent (l. c.) et du présent compte rendu détaillé fut d'accomplir les recherches préparatives d'une protection efficace contre les Moustiques piqueurs. En guise de conclusion nous esquissons en grandes lignes l'essentiel de cette protection, laquelle, sur la base de nos recherches, nous semblait la meilleure pour la solution du problème de Moustiques piqueurs dans les stations balnéaires du lac Balaton.

Tout d'abord, nous tenons à souligner que toutes mesures protectrices doivent aboutir au résultat final, notamment à la suppression complète des gîtes larvaires. A ce point de vue on n'a pas à faire une distinction entre Moustiques piqueurs vecteurs du paludisme (Anophelini) et Moustiques piqueurs communs (Culicini). Les solutions provisoires — si parfaite que soit leur efficacité (par exemple le DDT), — en étant employées à plusieurs reprises, deviennent définitivement plus coûteuses qu'une grande mesure radicale, sans compter que le problème y subsiste. Spécialement dans le cas du DDT il est à craindre qu'une résistence ne se développe ; dans ce cas cette arme, d'ailleurs excellente pourra faire faillite.

La question ne recevra une solution définitive que par la régularisation des eaux, ces travaux s'adaptant, autant que possible, aux données et aux circonstances locales. Ces mesures sont du domaine de l'ingénieur : soit donné une dérivation, un remblayage, ou une régularisation de rives, ainsi que la canalisation d'une zone d'inondation, etc., il est indispensable que l'ingénieur (hydraulicien) apporte son concours aux travaux afin que ces procédés, — ordinairement bien coûteux — apportent le résultat souhaité, pour parvenir ainsi au but désiré.

Après avoir traité les stations balnéaires par la suite, et en détails, il s'en est manifesté qu'il existent certains types de gîtes larvaires, réapparaissant comme un refrain dans la plupart des localités. Tels sont ;

1. La roselière, laquelle borde quasi continuellement la rive septentrionale et joue un rôle dans presque toutes ses localités, même dans plusieurs lieux de la rive méridionale. Selon nos observations, ces gîtes se bornent surtout à la partie de la roselière située vers le rivage : et principalement au printemps, quand le Balaton, débordant au delà de la roselière, submerge la lisière du pré de *Carex* aboutissant. Ce pré est d'ailleurs couvert d'une nappe d'eau superficielle et le *Carex* lequel y croît est peu dense et rabougri. C'est dans cette période-ci que l'*Aëdes variegatus*, et plus tard le *Culex modestus* pullulent et grouillent dans ces endroits. Selon nos observations, ces deux espèces sont peu migratrices, leur pouvoir de dispersion étant relativement faible. C'est pour cette raison qu'auprès des grandes stations balnéaires importantes nous ne proposons que l'extirpation de la roselière, mais dans le cas seulement, si elle se trouve à moins de 500 mètres des habitations. D'ailleurs, la suppression des roselières ne peut se faire dans une large mesure, à cause de raisons économiques. L'extirpation partielle doit naturellement marcher de pair avec la régularisation convenable du rivage, pour y empêcher le débordement du lac sur les prairies basses de la rive.

2. Les emprunts de terre des voies ferrées et des chaussées jouent un rôle récurrent comme gîtes larvaires : on les retrouve quasi dans toutes les stations balnéaires. Ceux-ci ne peuvent être supprimés que par la voie du remblayage. Mais dans le cas d'un tel remblayage, il faut bien prendre garde qu'on y emploie la terre d'un niveau assez haut, pour ne pas y gagner de nouvelles parties basses, ou même creusées, créant ainsi de nouveaux gîtes larvaires.

3. Prairies, prés. Telles sont premièrement les vallées du rivage méridional, qui se dirigent vers le Balaton, ensuite la dite «Hévízi-völgy»(Vallée de Hévíz). Ici demeurent les gîtes larvaires les plus importants. — Les baies remblayés dans la région de Fonyód et de Szigliget où se trouvent des prairies de grande étendue, jouent dans nos jours un bien plus petit rôle qu'autrefois. Mais les prairies descendant les pentes du rivage septentrional ont un rôle tout à fait particulier, vu leur richesse en sources et en fils d'eau. Dans l'eau froide de ces ruisselets (qu'on nomme ici «séd» ; se prononce : chéde) pendant toute l'année il se poursuit une pullulation vive et active de l'*Anopheles bifurcatus*. Ici il faudrait régulariser ces «séd»s et le lit des fossés de dérivation, ensuite un désherbage sérieux y serait nécessaire, et, pour finir, l'entretien continu de toutes ces eaux. D'autre part, il faut munir de saignées les prairies qui en sont dépourvues, afin que l'eau y puisse écouler sans aucun empêchement.

4. Les petites fosses et les petits fossés. On les creuse surtout dans les périodes sèches, comme captage d'eau, ou pour l'abreuvage du bétail, constituant en même temps des «petits gîtes larvaires». Et c'est justement dans les

saisons arides que ces fosses représentent de gîtes excellents, quand les moustiques ne trouvent guère d'eau favorable pour déposer leur ponte. La seule solution qui se présente pour ces gîtes-ci est de les supprimer et d'empêcher en même temps, une fois pour toute d'en creuser des nouveaux.

Nous avons classés les stations balnéaires et les localités en trois groupes, selon la sévérité de l'envahissement.

1. Les stations balnéaires, où, pour le moment, aucun procédé n'est nécessaire. Ce sont : Balatonszabadi, Balatonfenyves, Balatonszepezd.

2. Les stations balnéaires, où des petites mesures antilarvaires, à frais relativement bas, pourraient apporter une solution au problème : ainsi à Balatonaliga, Balatonvilágos, Siófok, Balatonszárszó, Balatonboglár, Bélatelep, Keszthely, Akali, Tihany, Balatonfüred, Balatonalmádi et Balatonkenese.

3. Les stations balnéaires, où seulement de grands travaux, de vraies grandes mesures pour régulariser les eaux, mesures qui regardent déjà l'ingénieur, sont capables d'assainir une contrée. Ce sont : Zamárdi, Szántód, Balatonföldvár, Balatonszemes, Balatonlelle, Fonyód, Balatonmáriafürdő, Balatonberény, Hévíz, Szigliget, Badacsonytomaj, Révfülöp, Csopak, Alsóörs, Balatonfűzfő et d'autres petites localités au bord septentrional, sans stations balnéaires — jusqu'ici non mentionnées.

Les stations balnéaires appartenant au 2e et surtout au 3e groupe, doivent, tant que les mesures souhaitées s'y effectueront, employer des procédés provisoires. Mais tout en choisissant un procédé quelconque, il faut faire distinction entre les espèces de Moustiques piqueurs communs et les Moustiques piqueurs transmetteurs du paludisme, car il faut agir autrement dans les deux cas.

On se défend contre les espèces anophéliennes non seulement à cause de leurs piqures douloureuses et désagréables, mais premièrement à cause de leur rôle à transmettre le paludisme. Il est heureux que le climat tempéré de la Hongrie, ensuite la zoolophilie de l'*Anopheles maculipennis* entravent grandement cette transmission. Pour pouvoir diminuer le paludisme à zéro, il ne'est pas absolument indispensable de diminuer en même temps la densité des larves à zéro. Il suffit de baisser cette densité de l'*Anopheles* au dessous du grade où elle serait en mesure de transmettre une endémie palustre, et cela par les moyens mentionnés plus haut. L'action de ces mesures s'ajoute aux obstacles entravants du climat et à la prédilection du *maculipennis* envers le sang du bétail de telle manière que la transmission du paludisme se réduirait sous un seuil où l'endémie palustre diminue graduellement jusqu'à ce qu'elle cesse totalement. D'après nos expériences, on obtient les résultats les plus favorables si l'on commence premièrement à réduire le nombre des imagos anophéliens, et parmi ceux, les plus redoutables dans leur qualité de transmetteurs, qui s'abritent dans les habitations. Pour les détruire, nous trouvons que l'aspersion au DDT des murs intérieurs des maisons et des dépendances (écuries, étables, porcheries, etc.) exécutée en même temps dans toute une

localité, est le moyen le plus efficace de nos temps. Les détails de ce procédé ont été discutés dans nos deux publications précédentes, concernant ce sujet. De cette façon nous n'empêchons pas seulement la propagation d'une fraîche importation palustre, et nous pouvons non seulement arrêter, mais supprimer la transmission éventuellement présente, en pulvérisant pendant 3—4 ans, successivement et continuellement.

Mais tout comptant, nous devons souligner de nouveau, que tout en luttant contre les *Anopheles*, on ne doit jamais perdre de vue la solution finale : la suppression totale des gîtes larvaires, car le danger d'une importation palustre peut toujours se présenter à nouveau, dès que la pulvérisation y est interrompu, si la pullulation n'y est pas absolument supprimée. Car alors la densité de l'*Anopheles* bondira d'un coup et préparera de nouvelles transmissions successives.

Malheureusement, parmi les travailleurs, envoyés par les syndicats, de tout les coins du pays, pour leur congé dans les maisons de repos de ces stations balnéaires, il est impossible de faire une sélection paludique. Il est également imposible de surveiller la foule considérable qui fréquente ces stations balnéaires en privé, et surtout les personnes qui n'y passent que les week-ends, qui sont inaccessibles à cet égard. Ces dernières méritent pourtant une appréciation sérieuse, si l'on y songe, qu'à peine à quelques kilomètres de la rive méridionale du Balaton, commence le plus ancien foyer palustre de la Hongrie.

Il est bien raisonnable d'appuyer le procédé de la destruction des imagos par l'empêchement de la reproduction. Les moyens les plus efficaces pour ces procédés sont d'abord le DDT, ensuite le vert de Paris, enfin le pétrole, avec lesquels on traite les gîtes. Ces métodes s'utilisent naturellement seulement dans les cas où les territoires à assainir ne sont pas trop étendus.

La défense des stations balnéaires doit s'étendre également sur les parasites mêmes. De ce côté-ci, il faut sélectionner les personnes, véhicules de parasites et les faire soigner, ainsi que les nouveaux malades. (Dans tous les cas, entre autres, aussi avec de la plasmochine.) En même temps il faut éclairer les habitants et les villégiateurs sur le maintien à suivre, vis-à-vis des Moustiques (emploi du moustiquaire, se garder de s'endormir au grand air ou dans les étables, etc.).

Le DDT, qui nous a presque toujours révélé un effet admirable, exerce également sur le Moustique commun son action efficace, comme moyen provisoire. Il est juste de l'appliquer premièrement pour l'empêchement de la pullulation, si les gîtes ne sont ni trop étendus, ni trop profonds. L'effet du DDT demeure pendant plusieurs mois, comme nos expériences nous l'ont prouvé et dont nous avons rendu compte plus haut. Pour empêcher la reproduction on se sert aussi très souvent du pétrole et de l'huile, mais leur action diminue très vite et cesse déjà après quelques jours. On peut encore compter à ces moyens défensifs les pompes portables, que plusieurs stations balnéaires ont habitude

d'employer, et lesquelles peuvent provoquer une immunité totale, mais provisoire. S'il ne peut être question d'un empêchement de reproduction, il faut recourir à la destruction des Moustiques adultes: l'intérieur des habitations, des dépendances doit être aspergés avec une suspension de DDT, tout comme les arbres, les buissons et les autres végétaux des parcs, des rues, des allées et des jardins du territoire à défendre.

Les moyens de la défense individuelle : le moustiquaire et le Dimethylphtalat.

Sur la base de nos recherches et de nos expériences, ainsi que de nos conseils donnés, ce problème de Moustiques autour du lac Balaton ne sera favorablement et rapidement résolu, que si un organe central (ou une commission établie particulièrement à cette fin) s'emparera de sa solution en se mettant en contact avec les ministères interessés et avec les autres autorités supérieures.

Cet organ engagerait les travaux de la protection contre les Moustiques et dirigerait les mesures antilarvaires sur la base de plans d'ensemble unifiés, collaborant avec les conseils interessés en les soutenant par des renseignements directives et en leur garantissant la subvention nécessaire.

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКАЯ ПОДГОТОВКА БОРЬБЫ С КРОВОСОСУЩИМ КОМАРОМ И МАЛЯРИЙНЫМ АНОФЕЛЕСОМ НА БЕРЕГУ ОЗЕРА БАЛАТОН

II. Проблема комаров в деревнях вдоль озера Балатон и практические меры борьбы с ними

Ф. Михальи, А. Шоош, М. Станкан-Гуйяш и Н. Золтаи

Резюме

В первой части настоящего труда (1), авторы дали обзор общих результатов, достигнутых ими в течение исследований, проведенных в 1950—51 годах на побережье озера Балатон. В данной статье они сообщают итоги подробных результатов своих исследований. Резюмируя точными численными данными результаты этих исследований, отдельно для каждого курорта, или деревни, они таким образом делают общедоступным необходимые основы целесообразных эффективных мер борьбы, предпринимаемых по всему побережью озера Балатон, или же в отдельных курортах. В целях этого они группировали собранный ими материал и дают соответствующее ознакомление каждого курорта в трех частях. Сперва они приводят обзор о положении кровососущих комаров и малярийных анофелесов, о степени безпокойств, вызыванных этими комарами и о положении различных видов комаров, причиняющих эти безпокойства. Во второй части они описывают места размножения комаров и живущих там личинок. Наконец, в третьей части они намечают возможности мер борьбы, учитывая при этом данные условия и технические методы. Для краткости — ведь речь идет о 40 деревнях — они приводят результаты сборов, резумируя их в численных таблицах. Для каждой деревни они дают картосхему с соответствующей отметкой на ней найденных и вероятных мест развития кровососущих комаров, а также и тех мест, на которых они собирались.

В заключение они отмечают те основные принципы мер борьбы, которые они на основе своей разведочной работы и результатов своих исследований считают необходмыми для решения проблемы комаров на курортах около озера Балатон.

В соответствии с местными условиями, они вкратце излагают окончательные меры борьбы, а в тех местностях, где проведение таких мер невозможно, они предлагают принятие временных мер. Окончательным решением по их мнению является любая подходяща для яотдельных мест самая форма регулирования водоемов, — мелиорация в

заболоченных местах, сооружение насыпей, регулирование берега и т. д. В этом отношении нет разницы в борьбе с видами маляриного комара (Anophelini) и с видами кровососущих комаров (Culicini). Временные решения, независимо от того, какие совершенные результаты они бы моментально ни показали (напр. ДДТ), необходимо применять многократно, и они в конечном итоге ни прекращают проблемы и являются более дорогими, чем однократное окончательное мероприятие. В частности, в случае применения ДДТ, существует опастность развития резистенции у комаров и таким образом это, впрочем прекрасное средство, может оказаться недействующим.

При выборе временных мер борьбы необходимо различать, идет ли речь о малярийном комаре, или же о видах кровососущего комара. В случае Anopheles maculipennis следует защищаться, в первую очередь, уничтожением имаго. Для этой цели весьма подходящей мерой борьбы является опыление дустом ДДТ внутренних стен и потолков человеческого жилья и принадлежащих к нему скотных дворов и других помещений для животных, причем эту меру борьбы следует проводить одновременно во всех помещениях внутри одного населенного пункта. Среди различних мер борьбы против кровососущих комаров, самой эффективной защитой является также применение ДДТ. В первую очередь следует стремиться к прекращению размножения комаров, если места их размножения не являются слишком обширными и глубокими. Согласно исследованиям авторов, ДДТ имеет действие в течение нескольких месяцев. Для прекращения размножения комаров можно применять также распыление нефти или керосина, однако, их действие прекращается в течение одного — двух дней. Сюда можно также отнести предложенное авторами применение подвижных насосов в некоторых деревнях, чем достигается временное полное прекращение размножения насекомых. Если этими методами нельзя разрешить прекращение размножения комаров, то и в данном случае можно принимать во внимание уничатожение имаго в защищаемой области путем опыления дустом ДДТ жилых домов, деревьев, кустов и остальных растений (за исключением цветов). — Меры индивидуальной борьбы : сетка против комаров и диметилфталат.

Соответственно величине и разрешимости проблемы, авторы распределили курорты, или же деревни, около озера Балатон на три группы : 1. Курорты, нуждающиеся в особых мероприятиях ; 2. курорты, в которых разрешение проблемы комаров возможно провести сравнительно небольшими расходами и небольшой затратой труда ; 3. курорты, где решение приведенной проблемы возможно лишь путем регулирования воды в большом масштабе.

DIE INNERVATION DER BLUTGEFÄSSE

A. ÁBRAHÁM

Zoologisch-Biologisches Institut der Universität Szeged

(Eingegangen am 28. Oktober 1952)

Einleitung

Genau 110 Jahre sind es her, dass S. Luca in seiner »Quaedam observationes anatomicae circa nervos arterias adeuntes et comitantes« betitelten, in Frankfurt a/Main erschienenen Arbeit Rechenschaft ablegte über die von anatomischem, physiologischem, pathologischem und pharmakologischem Gesichtspunkte aus gleich wichtige und hochbedeutende Feststellung, dass von den Nervenstämmen Äste zu den Arterien führen, die teils im periarteriellen Bindegewebe, teils in der Muskelschicht des Gefässes enden. Gleichzeitig stellte er aber auch fest, dass »je jünger die Menschen sind, desto häufiger sind die eigentümlichen Nerven der Arterien, die zu ihrer Muskelhaut gehen«; und »mit dem zunehmenden Alter werden sie weniger, so wie die Gefässe in ihnen weniger werden«.

Einige Jahre später erschien die Arbeit Goering's: »Dissertatio inauguralis anatomica-physiologica de nervis vasa precipue extremitatum adeuntibus«, in der er sich u. a. folgendermassen äussert: »Ego in hanc tunicam (i. e. tunica muscularis) nervulos sese immergere non vidi, sed tenuos nervulos arteriis se affigentes observavi, quorum cylindri primitivi *(Fontana)* radiatim tunicae muscularis adherentes in eius superficie terminantur ita, ut eorum actio in vasa non possit negari«.

Durch diese Feststellungen wurde die sowohl anatomisch wie auch physiologisch wichtige und grundlegende Tatsache bewiesen, dass in die Gefässwand Nerven eintreten und als direkte Folge davon die Leistung der Gefässe vom Nervensystem aufrechterhalten und gesteuert wird. Aber bereits in diesen zwei ersten Beschreibungen tritt der Widerspruch zutage, der auch später, nach jahrzehntelangen anatomischen und experimentell-physiologischen Bemühungen, nicht eliminiert werden konnte, so dass, wie wir in der 1948 erschienenen Arbeit von Millen lesen: »anatomical descriptions of the pattern of vascular innervation have been very conflicting«. Dies gilt auch für die Physiologie der Blutgefässe, ungeachtet dessen, dass die Forschungen von Langley (1921) und Bayliss (1923), sowie die von Leriche (1913)

bei der periarteriellen Neurektomie gemachten Erfahrungen die einschlägige Literatur mit zahlreichen wertvollen Angaben und Beobachtungen bereichert haben.

Die vielen Widersprüche und Mängel in den anatomischen Beschreibungen ergeben sich daraus, dass, wenn man bei der makroskopischen Zerlegung zu den feinen Verästelungen und dünnen Ästen kommt, man leicht Gefahr läuft, auch die Bindegewebsbündel und -fasern für Nerven zu halten. Dies ist der Grund dafür, dass die zahlreichen präparativen Arbeiten, die besonders seit den sympathektomischen Untersuchungen von Leriche und Brüning erschienen sind, so widersprechende Ergebnisse enthalten und zur Darstellung des wirklichen Sachverhaltes vollkommen ungeeignet sind.

Das Problem der Herkunft der vor allem in der Adventitia oft selbst mit freiem Auge sichtbaren Nervengeflechte haben Hirsch (1925), Berglas (1925), Braeucker (1927), Potts (1915), Kramer (1914), Laubman (1924), Hahn und Hunczek (1925) auf präparativem Wege zu lösen versucht, doch waren alle diese Untersuchungen gerade infolge der oben umrissenen Schwierigkeiten nicht ganz zuverlässig und zwar deshalb nicht, weil niemals eindeutig zu entscheiden war, wo der betreffende Nerv aufhört und das Bindegewebe beginnt. Von ausserordentlicher Bedeutung waren deshalb bei der Klärung dieser Frage die von Worobiev (1925) und Kondratjeff (1927) zur Färbung der makroskopischen Nervengeflechte angestellten Untersuchungen. Diese Forscher arbeiteten eine Methode aus, mit der die makroskopischen Nerven und deren Verzweigungen elektiv gefärbt werden können. Sie wurde zurst von Ljetnik (1925) angewandt, der damit alle bisherigen Feststellungen übertreffende Ergebnisse erhielt. Das Wesen der Methode ist, dass das Gefässsystem von Hunden oder Kinderleichen zuerst mit Methylenblau + Chlorophylleisen- oder mit Vanadium + Neutralroteisen-Lösung durchspült und dann für eine Zeit in derselben Flüssigkeit gelassen wird. (Näheres siehe bei Kondratjeff.)

Aus den Untersuchungen von Ljetnik und anderen in dieser Richtung arbeitenden Forschern ging hervor, dass ein Teil der in die Gefässwand eintretenden Nerven cranio-cerebralen und ein anderer cerebrospinalen Ursprungs ist, während der dritte Teil vom sympathischen Nervensystem geliefert wird. Ferner wurde einwandfrei festgestellt, dass einzelne Arterien die in ihre Wand eintretenden Nerven bzw. Fasern aus folgenden Quellen erhalten: *Arteria subclavia*: Plexus brachialis, Ganglion cervicale inferius, Truncus sympathicus; *Arteria carotis communis*: Vagus, Glossopharyngeus, Ramus descendens nervi hypoglossi, Sympathicus; *Arteria carotis interna*: feine Äste aus dem Ganglion Gasseri und Sympathicus; die *oberflächlichen Schädelarterien*: Trigeminus, Facialis, Occipitalis maior, Auricularis magnus, Sympathicus; *Arteria axillaris*: Ganglion cervicale inferius, Nervus ulnaris, Nervus medianus, Sympathicus; *Arteria brachialis*: die Äste des Nervus musculo-

cutaneus ; *Arteria radialis :* die Äste des Ramus superficialis, Nervus radialis ; *Arteria ulnaris :* die Äste des Nervus ulnaris ; *Aorta thoracica :* Vagus, Sympathicus truncus collateralis ; *Arteria iliaca :* aus dem periaortalen Geflecht, Nervus genitofemoralis, Plexus mesentericus superficialis, Plexus hypogastricus ; *Arteria femoralis :* Plexus mesentericus superior, Plexus hypogastricus, Nervus femoralis ; *Arteria poplitea :* die Äste des Nervus tibialis ; *Arteria tibialis posterior :* Nervus tibialis ; *Arteria tibialis anterior :* Nervus peronaeus profundus.

Jene Nerven, die die Gefässwand versorgen, ziehen entlang der Gefässe und geben auf ihrem Wege in etwa 2—3 cm Entfernung voneinander zahlreiche Äste in die Periadventitia ab, die dort ein unregelmässiges Geflecht bilden und mit den Nervengeflechten der Adventitia anastomisieren. Die Nerven senken sich vertikal in die Gefässwand und teilen die Gefässe in mehrere Segmente. Die in die einzelnen Segmente eintretenden Fasern bzw. Faserbündel treten in die Adventitia ein, nehmen dann Längsrichtung und verlaufen parallel mit der Gefässlängsachse.

Diese segmentale Innervation kann als die allgemeinere Form betrachtet werden, es bestehen aber auch nebenbei sympathische Längsbahnen. L e r i c h e, der Begründer der periarteriellen Neurektomie behauptet ausdrücklichst, dass die Gefässe ausser den segmental eintretenden Nerven auch lange sympathische efferente Bahnen enthalten, welch letzteres von den Klinikern und Physiologen, die der segmentalen Innervation die Hauptrolle zusprechen (R h e i n, R i e d e r, B u s c h, K a p p i s, S c h i e f, L a n g l e y, W i e d h o p f, M a c h u s und M e l i c h o w), verneint wird. Von den Chirurgen sind B r ü n i n g und S t a h l vorsichtig bei der Beurteilung dieser Frage, während G a s k und R o o s sich neutral verhalten. Meiner Ansicht und meinen Erfahrungen nach unterliegt es keinem Zweifel, dass *neben den segmentalen Faserbündeln auch Längsbahnen bestehen.* Solche Bahnen können gemischt sein. Möglicherweise kann der Sympathicus ganz bis zu den Kapillaren reichen, doch ist auch möglich, dass die Gefässe peripherisch nur von cerebrospinalen Fasern innerviert werden. Natürlich steht auch nicht fest, dass sämtliche in der Adventitia verlaufenden Fasern nur die Leistung der Gefässwand steuern, denn es kommt vor, dass stellenweise aus dem Geflecht der Gefässwand Nerven abzweigen und in die umliegenden Bindegewebe, Muskeln oder Drüsen eintreten. Diese Fasern verstecken sich nur hie und da in der Gefässwand, wie S t ö h r in seiner diesbezüglichen Arbeit schreibt. Hier kann nur eines mit Sicherheit festgestellt und verlautbart werden, nämlich dass *das Gefässnervensystem eine unlösbare Einheit mit dem peripherischen Nervensystem bildet.*

Ähnlich wie bei der makroskopischen Innervation gibt es auch bei der mikroskopischen noch viele Fragen zu lösen, was wiederum beim Verständnis und der Erklärung der Gefässfunktionen unzählige Schwierigkeiten macht. Besonders die Nervenanschlüsse der Tunica media harren noch einer Klärung, trotzdem fast gleichzeitig mit den Anatomen auch die Histologen diese Frage

in Angriff genommen und ihre Feststellungen fortlaufend publiziert haben, im Sinne derer die Gefässwände Nervenfasern enthalten. Schon Remák (1844) und Purkinje (1854) erwähnen Nervenfasern in den Gefässen, doch die endgültige Feststellung, dass tatsächlich Nervenfasern in die Gefässwand eindringen, verdanken wir Koelliker (1854). Später kamen auch andere Forscher (His, 1863, Lehman, 1864 und Beale, 1864) zu ähnlichen Ergebnissen. Beale schreibt in seiner um die Mitte des 19. Jahrhunderts erschienenen Abhandlung wie folgt: »Not only are nerve fibers distributed in considerable number upon the external surface of the artery ramifying in the connective tissue, but I have also followed the fibers among the circular fibers of the arterial coat. — These nerves invariably form networks with meshes«. Beale war es auch, der in seiner 1882 erschienenen Studie sich dahin äussert, dass »the nerves of the capillaries were probably the first »sentinels« of the organism in its contest with injuries«.

Arnold (1871) gibt schon eine eingehendere Beschreibung der mikroskopischen Innervation der Gefässwand und teilt sogar mit, dass die Nervenendästchen mit den Kernen der Muskelzellen in Berührung stehen. Selbstverständlich waren die alten mikrotechnischen Verfahren zur Entscheidung so wichtiger Fragen, wie die Verbindungsverhältnisse zwischen Nervensystem und Gewebe, nicht geeignet. Es ist nicht zu bezweifeln, dass der grösste Teil der alten Untersuchungsergebnisse den wirklichen Verhältnissen nicht entspricht und zwar um so weniger, als die damaligen neurohistologischen Methoden, wie Einweichen, Kochen, Sengen usw., in ihrer Primitivität für feine neurohistologische Untersuchungen vollkommen ungeeignet waren.

Wirklich erfolgreiche und reelle Forschungsarbeit wurde erst möglich, als das Goldchlorid, Methylenblau und vor allem das Silbernitrat in die neurohistologische Technik eingeführt worden waren, die in der Hand des geübten und geschickten Histologen bereits ein Mittel darstellten, mit dessen Hilfe auch die feinere Struktur des Nervensystems fast einwandfrei wiedergegeben werden kann. Doch ist hinzuzufügen, dass selbst im Besitze dieser Mittel die Imprägnierung des Nervensystems der Blutgefässe auch heute noch zu den schwierigsten Aufgaben der Histologie gehört.

Methoden

Die ersten bedeutenden Untersuchungen über die Gefässinnervation wurden mit Goldchlorid vorgenommen, später wurde die Golgi sche Chrom-Silber-Methode das Mittel der Wahl, gefolgt von der Vitalfärbungsmethode, welche sich besonders zur Färbung der Stämme und Geflechte geeignet erwies. Für die Klarstellung der feineren Verbindungen aber war es und blieb es bis auf den heutigen Tag ungeeignet, trotzdem — wie wir später sehen werden — die neueren englischen Forscher alle ihre Feststellungen in Bezug auf die Gefäss-

innervation auf dieses Verfahren basieren. Später wurden die verschiedenen Versilberungsmethoden angewandt, von denen insbesondere die Ramon y Cajalsche und die Bielschowskysche — besonders mit Nachvergoldung — ganz ausgezeichnete Bilder liefern.

Ich selbst habe mit allen obigen Mitteln und Methoden gearbeitet und benütze die meisten auch heute. Das Goldchloridverfahren Ranvier's und Stöhr's erachte ich für die Sichtbarmachung der motorischen Endapparate und intraepithelialen Fasern und Endigungen geeignet: sein Nachteil ist, dass eine ganz einwandfreie Imprägnierung immer nur im Innern des Materials und auch da nur an gewissen Stellen zu erhalten ist.

Die Golgische Chromsilbermethode pflegt auf allen Gebieten erfolgreich zu sein. Es ist ein ausgezeichnetes Verfahren. Besonders zweckentsprechend ist die rasche Methode. Die Lawrentjewsche Modifikation eignet sich auch für feinere Untersuchungen. Leider entstehen bei der Golgschen Methode viele Kunstprodukte, so dass zur Bewertung der Ergebnisse Kontrolluntersuchungen und langjährige Erfahrung nötig sind.

Das Methylenblau ist äusserst geeignet für Nervenuntersuchungen bei vitaler, supravitaler — eventuell gemeinsamer — Anwendung, besonders bei den *Metazoen* niederer Ordnung. Mit Methylenblau erhält man bei den Wirbeltieren — vor allem bei den *Amphibien* — schöne Nervenbilder. Selten schön sind die hiermit gefärbten Stämme, die motorischen Endigungen und die Geflechte. Auch von Menschen und Säugetieren lassen sich schöne Präparate mit Methylenblau herstellen und mittels Injizieren des Farbstoffes kann auch das Nervensystem der Blutgefässe sichtbar gemacht werden, allerdings sind meinen Erfahrungen nach in den letzteren die feinen Nervenverbindungen mit dieser Methode nicht deutlich genug feststellbar und somit können die jeweiligen Fragen nicht entscheidend geklärt werden.

Das Cajalsche Verfahren ist sowohl in seiner ursprünglichen, wie auch in seinen modifizierten Formen sehr gut brauchbar. Von den Modifikationen sind jene zu empfehlen, die sich an den Namen von de Castro knüpfen und zwar vor allem die, welche die Urethan- und Pyridinfixierung vorschreiben. Diese sind, wie wir aus den Studien von Nonidez, de Castro, Telo und anderen wissen, auch zur Untersuchung der Blutgefässinnervation gut geeignet. Ich selbst pflege als rapides und bewährtes Verfahren die Pyridinmethode unter Erwärmung an Gefrierschnitten zu benutzen. Diese Methode ist zuverlässig und allgemein verwendbar bei der Klarlegung zentraler und auch peripherischer neurohistologischer Probleme. Allerdings sind die erhaltenen Bilder nicht sehr fein und es kommen auch Kunstprodukte vor, aber dass sie einfach und schnell ist, bedeutet oft einen grossen Vorteil. Die Interpretation der Präparate erfordert grosse Praxis und strenge Kritik.

Als das geeigneteste aller heute gebräuchlichen Verfahren für feinere neurohistologische Untersuchungen erachte ich aber die Bielschowskysche

Methode, die ich in den meisten meiner Untersuchungen benützt habe und auch heute noch benütze. Ich besitze rund 4000 Nervenpräparate, die in der überwiegenden Mehrzahl mit dem Bielschowsky schen Verfahren hergestellt wurden. Sehr brauchbar ist das Totalverfahren nach Pyridinbehandlung in der Originalvorschrift, noch bessere Ergebnisse werden aber nach Anwendung desselben an Gefrierschnitten nach Formalinfixierung erzielt. Ferner hat es sich auch an Gefrierschnitten nach Urethan- bzw. Chloralhydratfixierung, insbesondere bei Herz- und Muskelpräparaten oder am sensiblen peripherischen Nervenendapparat gut bewährt und leistet auch beim Studium der Gefässinnervationsverhältnisse, besonders an Gefrierschnitten, vorzügliche Dienste. Meine eigenen Untersuchungen über die Gefässinnervation habe ich ebenfalls unter Anwendung der verschiedenen Modifikationen dieses Verfahrens ausgeführt.

Besonders bewährt hat sich für diese, aber auch für neurohistologische Untersuchungen anderer Art die von mir eingeführte, im folgenden beschriebene Modifikation :

1. Fixierung des Untersuchungsmaterials in 10%-igem Formalin. Es empfiehlt sich, säurefreies Formalin zu verwenden, doch haben langjährige Erfahrungen mich gelehrt, dass auch aus solchem Material, das monatelang in säurehaltigem Formalin fixiert war, ausgezeichnete Präparate hergestellt werden können. Zur Fixierung genügen 2—3 Wochen, doch werden stets bessere Ergebnisse erzielt, wenn das Material monatelang, bzw. ein Jahr lang in der Fixierflüssigkeit gehalten wird.

2. Waschen des formalinfixierten Materials in destilliertem Wasser 10—15 Minuten lang und Anfertigung von Schnitten am Gefriermikrotom. Richtung und Dicke der Schnitte werden von den jeweils zu lösenden Aufgaben der Untersuchung bestimmt. Handelt es sich um Blutgefässe, so kommen in erster Linie Tangentialschnitte in Betracht, und zwar solche, die die Adventitia, besser gesagt, den der Media zugekehrten Teil derselben, oder auch die Media selbst enthalten, doch jedenfalls ein möglichst grosses Gewebegebiet aus ein und derselben Schicht. 40 μ Schnittdicke erweist sich gewöhnlich als zweckentsprechend, doch können zur Entscheidung spezieller Fragen auch dünnere Schnitte benötigt werden. Für das Studium der feineren Innervationsverhältnisse in den Blutgefässen sind 20 μ dicke Schnitte am geeignetsten. Die Schnitte werden für 6—8 Stunden oder auch länger in destilliertes Wasser gegeben.

3. Stehenlassen der Gefrierschnitte für 60—75 Stunden in 10%-iger Silbernitratlösung bei Zimmertemperatur, im Dunkeln.

4. Herausnehmen der Schnitte aus der Silbernitratlösung mit einem spitz ausgezogenen Glasstab, schnelles Waschen in destilliertem Wasser und Übertragen in eine ammoniakalische Silberlösung.

5. Herstellung der ammoniakalischen Silberlösung: 3 Tropfen frisch zubereiteter 40%-iger Natronlauge werden 5 ccm 20%-iges Silbernitrat beigegeben. Zu dem hierbei entstehenden Niederschlag wird solange Ammoniak

geträufelt, bis die Flüssigkeit vollkommen klar wird. Unter Umständen kann eine gewisse Trübung bestehen bleiben, ohne aber die Imprägnation schädigend zu beeinflussen. Nun werden der erhaltenen Flüssigkeit 20 ccm destilliertes Wasser beigegeben. Wir legen die Schnitte in die so hergestellte ammoniakalische Silberlösung und lassen sie sölange darin, bis sie eine tabakbraune Farbe annehmen, wozu meinen Erfahrungen nach 3—4 Minuten genügen. Nun gelangen die Schnitte in das folgende Medium :

6. Fünfzig ccm dest. Wasser + 3 Tropfen Acidum aceticum glaciale. Hierin bleiben sie anderthalb Minuten oder etwas länger.

7. Reduktion in Formalin. Herstellung der Reduktionsflüssigkeit : Zu 85 ccm Leitungswasser werden 15 (evtl. 20) ccm neutrales Formalin gegeben. Hierin bleiben die Schnitte bis weisse Wolken emporsteigen. Erfahrungsgemäss ist die Reduktion binnen 20 Minuten beendet, doch kann manchmal auch eine Stunde vergehen. Neuerdings scheint mir die Imprägnation besser zu gelingen, wenn die Schnitte aus der schon stark wolkigen Formalinlösung in neues Formalin gebracht werden. Nach erfolgter Reduktion werden sie für mindestens eine Stunde in reichlich destilliertes Wasser gelegt. Die Reduktion kann sich zuweilen etwas verzögern, was aber unterm Mikroskop leicht zu kontrollieren ist.

8. Nachvergoldung der wenigstens eine Stunde lang in destilliertem Wasser gehaltenen Schnitte und Fixieren (eine halbe Minute lang) in 5%-igem Natriumthiosulfat, dann wiederum Waschen in destilliertem Wasser wenigstens eine Stunde lang. Nun folgt vollständige Entwässerung, Aufhellung in Xylol und Einschliessen in Kanadabalsam. Die auf diese Weise erhaltenen Schnitte sind selbst für die feinsten Untersuchungen ausgezeichnet geeignet.

Dieses Verfahren, das ich nach langwierigem Probieren und vieler Erfolglosigkeit zusammengestellt habe, ist — wenn es mit entsprechender Genauigkeit, Sauberkeit, Sorgfalt und Geschicklichkeit zur Anwendung gelangt — erfolgreich und zur Lösung neurohistologischer Probleme aller Art vorzüglich brauchbar. Mit ihm können Nervenzellen, Nervenfasern, sensible und motorische Endigungen schön und elektiv imprägniert werden und ich bin überzeugt, dass auch der Anfänger mit einiger Begabung damit schöne Ergebnisse erzielen wird.

Ich muss übrigens auch vom Gesichtspunkte des Gegenstandes meiner Arbeit aus, betonen, dass meinen Erfahrungen nach zur Sichtbarmachung der Nervenfasern und deren Endigungen in den Gefässen heute die Methoden von Cajal und Bielschowsky am besten geeignet sind und auch von diesen besonders die letztere, mit der bei entsprechender Fachkenntnis auch die feinsten Elemente der Nervenverbindungen sichtbar gemacht werden können. Allerdings ergeben sich auch hierbei unentschiedene bzw. bestreitbare Fragen, deren Ursache einerseits die ungenügende neurohistologische Technik und andererseits die übertriebene Deutung des Gesehenen ist. Die mit mangel-

hafter Technik hergestellten Bilder sind teils unvollkommen, teils Kunstprodukte, wie sie besonders bei der Cajalschen und Golgischen Methode vorkommen. Ähnliche Übelstände ergeben sich aber auch — wie u. a. in dem in 1948 erschienenen Artikel von Millen »Observations on the Innervation of Blood Vessels« zu lesen ist — durch Übertreibung der mit der Bielschowskyschen Methode erhaltenen Bilder. Auf diesem Gebiete gehen, laut Millen, Stöhr (1935) und Boeke (1940) voran, die ihre nach verschiedener Modifikation der Bielschowskyschen Methode erhaltenen Präparate bei riesiger Vergrösserung untersuchten. Dabei sahen sie so eigentümliche Nervenbilder, welche sie auch veröffentlichten, die die Bedenken von Millen — »some of the fibers described as nerves by many of those employing silver techniques are probably connective tissue« — berechtigt erscheinen lassen. Der gleichen Meinung war übrigens auch Nonidez (1936), der die Ergebnisse der Innervationsuntersuchungen Stöhr's einer Kritik unterzog und dabei mit einer besonderen Methode feststellte, dass jene feinen Fasern, mit denen sieh Stöhr in einer vom Gebiete der Nervenendigungen mitgeteilten Abhandlung befasste und die er als »Terminalretikulum« für die letzten Verbindungselemente des Nervensystems hielt, nicht Nervenfasern, sondern argyrophile Bindegewebefasern waren, wie sie auch aus der Mittelschicht der Gefässe in grosser Zahl imprägniert werden können, die aber natürlich keine Grundelemente des Nervensystems darstellen. Diese Stöhr- und Boekeschen Übertreibungen hatten zur Folge, dass die neueren englischen Forscher die vielumstrittene, schwer zugängliche und überaus wichtige Frage der Innervation der Blutgefässe nur mit Methylenblau in Angriff zu nehmen wagten. Diese Forscher äussern eine gewisse Befremdung jenen Ergebnissen gegenüber, die wir nach Anwendung der verschieden modifizierten Bielschowskyschen Methode auch heute veröffentlichen und — die Brauchbarkeit der mit Methylenblau erhaltenen Bilder überschätzend — sind sie nicht geneigt anzuerkennen, dass das Methylenblau zur Sichtbarmachung ganz feiner Nervenstrukturen absolut ungeeignet ist und hierfür nur die Bielschowskysche Methode und ihre Modifikationen in Frage kommen.

Es ist übrigens kein Wunder, wenn die englischen Forscher und Sachverständigen abgeneigt sind diese Ergebnisse anzuerkennen, weil der fachgeübte Forscher gerade mit der Bielschowskyschen Methode aus den Gefässwänden so wunderschöne und überaus feine Strukturen und Verbindungsformen hervorbringt, die der nur mit Methylenblau Arbeitende weder verstehen noch sich vorstellen kann.

Die Vital-Methylenblaumethode zur Untersuchung der Gefässnerven wurde übrigens bereits von den älteren Neurologen (Dogiel und Botezat, 1908) herangezogen, die in ihrer Epoche anerkannte Meister dieses Verfahrens waren, und die einschlägige Literatur besonders hinsichtlich der Beschreibung der sensiblen Nervenendigungen mit verdienstvollen Ergebnissen bereichert

haben. Wollard (1926) und Busch (1929), sowie der mehrmals erwähnte Millen (1948) haben die Gefässinnervation ebenfalls mit Methylenblau untersucht.

Die mikroskopischen Nervenelemente der Gefässwand können auf Grund der mir zur Verfügung stehenden Literaturangaben und vor allem eigener Untersuchungsergebnisse folgendermassen eingeteilt werden:

1. Efferente Fasern, 2. Nervenzellen, 3. afferente Fasern, 4. sensible Nervenendigungen: *a)* Pressorezeptoren, *b)* Chemorezeptoren.

Efferente Fasern

Sämtliche efferente Fasern der Blutgefässe stammen aus dem sympathischen System, da sie alle den glatten Muskelzellen der Tunica media zustreben, die bekanntlich in der gesamten Tierwelt überall der steuernden Wirkung des sympathischen Nervensystems unterstehen. Bei allen diesen Fasern handelt es sich um marklose und naturgemäss postganglionäre Fasern. Zwar wird heutzutage die Annahme, dass im sympathischen Nervensystem auch markhaltige Fasern vorkommen, als akzeptabel angesehen, doch ist dies nur eine Möglichkeit, sicher dagegen ist, dass in der Wand der Blutgefässe nie markscheidenhaltige, die glatte Muskulatur innervierende Fasern nachgewiesen werden konnten. Dies ist übrigens auch schon von vornherein unmöglich, da die efferenten markhaltigen Fasern cerebrospinalen Ursprungs stets in motorischen Endlamellen enden, was wiederum in den Geweben der glatten Muskulatur unbekannt ist. Es ist natürlich, dass die sympathischen efferenten Fasern zusammen mit den cerebrospinalen Fasern an den Blutgefässen entlanglaufen und in der äusseren histologischen Schicht, selbst in den dichteren Geflechten, stets gut erkennbar sind und aus der Bindegewebeschicht bis in die mittlere muskulöse Schicht zu verfolgen sind. Um Verlauf, Lokalisation und Verbindungsverhältnisse dieser Fasern leichter beschreiben zu können, sollen die Arterien, Venen und Kapillaren gesondert besprochen werden.

Arterien

Zu den Arterien führen aus dem periarteriellen Bindegewebe verschieden dicke und verschieden zusammengesetzte Nerven, die sich in der äusseren Schicht der Adventitia teilen, Längsrichtung nehmen und — durch mehr oder weniger Fasern miteinander verbunden — ein weitmaschiges lockeres Geflecht bilden. Dieses ist das äusserste Nervengeflecht der Arterien, das Wollard »Plexus adventitialis« nennt. Es besteht vorwiegend aus marklosen sympathischen Fasern, doch finden sich in einzelnen Arterien, bzw. Arterienabschnitten

auch mehr oder weniger grosse Stämme, die sämtlich aus dicken Markfasern bestehen. Ziemlich häufig begegnet man auch dicken markscheidenhaltigen Fasern, die allein oder zu zweit gesondert verlaufen, während andere in dicken sympathischen Stämmen an der Adventitia entlangziehen. Solche dicke markhaltige Fasern kommen sowohl beim Menschen als auch bei Tieren vor, und zwar im Sinus caroticus, in der Carotis communis, in der Carotis interna, im Arcus aortae, in der Arteria coronaria cordis, in der Arteria renalis und in der Arteria femoralis.

Einwärts vom Plexus adventitialis, zwischen Adventitia und Media, befindet sich ein zweites Geflecht, das Busch »interlamelläres« Geflecht nennt. Markscheidenhaltige Fasern sind auch hier vorhanden, doch ist ihre Zahl — abgesehen von einigen besonders empfindlichen Gefässabschnitten — gering und zwar um so mehr, als sie selbstverständlich als ausschliesslich sensible Elemente im äusseren Teil des Bindegewebes Platz nehmen.

Einwärts von dem interlamellären Geflecht befindet sich an der Tunica media ein drittes Geflecht, dessen Fasern — wie Millen schreibt — »are present between the smooth muscle cells«. Im allgemeinen ist dies der Fall sowohl bei den grossen und mittleren, wie auch bei den kleinen Arterien. Die Innervation der letzteren hat Millen neuerdings mit einer neuartigen Methylenblaumethode an den kleineren Arterien des Kaninchenohres und -darmkanales untersucht.

Die drei nervösen Schichten haben auch andere Forscher, unter ihnen Dogiel, der hervorragende russische Erforscher der peripherischen Nerven und auch der Bonner Anatom und Histologe Stöhr, beobachtet, welch letzterer sich in mehreren wertvollen Studien mit der Innervation der Blutgefässe beschäftigt hat. In seiner ersten diesbezüglichen Mitteilung, die in dem Handbuch von Möllendorf erschien, hat er das dritte Geflecht in Abrede gestellt und behauptet, dass, wenn in der Media ein Nervengeflecht enthalten wäre, so dort zahlreiche Fasern und Nervenendigungen anzutreffen sein müssten, die er jedoch vermisst. »In Hunderten von Präparaten habe ich nicht eine Spur von Nerven in der Muscularis bemerkt, ganz selten sah ich einmal ein vereinzeltes Fäserchen sich von dem tiefen Adventitiaplexus nach der Media hin abzweigen und selbst da war ich nicht ganz sicher, ob nicht ein Schrägschnitt die Ursache der Erscheinung war«, schreibt Stöhr in seiner diesbezüglichen Mitteilung. Diese Behauptung Stöhr's wird durch die Untersuchungen von Busch, Wollard und Millen eindeutig widerlegt. Zur Verteidigung Stöhr's sei aber erwähnt, dass es Fälle gibt, wo die Media tatsächlich nervenfrei erscheint, abgesehen von einzelnen äusserst feinen Fasern, die nur an der der Adventitiaoberfläche zugekehrten Seite sichtbar werden. Deshalb war auch ich ganz bis in die letzte Zeit der Ansicht, dass die Media nervenfrei sei und ihre tonische Funktion ausschliesslich mit den an der äusseren Oberfläche gelegenen Nervenverbindungen erklärt werden könne

und dürfe, wie das auch schon vor mehr als hundert Jahren Goering behauptete. Seit ich mich aber neuerdings sehr eingehend mit der mikroskopischen Innervation gewisser Arterienabschnitte von Menschen, verschiedenen Säugetieren und Vögeln beschäftige, bin ich zu der festen Überzeugung gelangt, dass es Arterien bzw. Arterienabschnitte gibt, in deren Media sich tatsächlich sehr reichen Geflechten entstammende Fasern zwischen den Muskelzellen ausbreiten. Solche sind in erster Linie die Arteria coronaria cordis, ferner die Aorta der Katze, des Hundes und des Dachses sowie die Arteria lienalis. Zweifellos gibt es aber auch Arterien- bzw. Aortenabschnitte, für die meinen bisherigen Erfahrungen nach die weiter oben erwähnten Feststellungen Stöhr's unter allen Umständen zutreffen.

Gibt es aber ein Nervengeflecht in der Media, so erhebt sich die Frage nach der Natur der zwischen dem Gewebe der glatten Muskulatur der Media und den Endfasern bestehenden Zusammenhänge. Dies ist eine schwierige und wichtige Frage, die bisher noch immer nicht befriedigend beantwortet werden konnte, was in Anbetracht dessen, dass es sich hier um eine sehr schwierige Technik und eine noch schwierigere objektive und stichhaltige Beurteilung der mikroskopischen Bilder handelt, auch nicht wunder nehmen kann. Erschwert wird sie noch dadurch, dass sie mit dem vielumstrittenen, verschieden ausgelegten, aber bis heute noch immer nicht befriedigend gelösten Problem der nervösen Versorgung der glatten Muskulatur zusammenfällt.

Um diesen Fragenkomplex entsprechend beleuchten zu können, müssen wir zurückgreifen auf jene alte, auf den Golgischen Präparaten begründete Auffassung, derzufolge die feinen sympathischen Fasern zwischen den Zellen der glatten Muskeln feine Geflechte bilden, aus denen ganz feine Fäserchen in die Muskelzellen eintreten und in Gestalt kleiner Kügelchen oder Knöpfchen hypolemmal enden. Einer anderen, schon weiter gehenden Ansicht nach enden die Köpfchen der feinen Endfasern intrazellulär, eventuell in der Nähe des Kernes. Einige Autoren gingen noch weiter und meinten, dass die intrazellulären Endigungen in äusserst feine Endfibrillen zerfallen, die allmählich in das Plasma der Muskelzelle übergehen und dann ohne eine wahrnehmbare Grenze zwischen Muskelplasma und Neuroplasma verschwinden. Heute müssen alle diese Erklärungen — neurohistologisch gesehen — als jeder Unterlage entbehrend abgetan werden, wenn auch aufrichtig zugegeben werden muss, dass selbst unsere neuesten und besten Präparate noch kaum eine genügend sichere Basis für eine endgültige Stellungnahme zu dieser Frage bieten. Deshalb wird dieses Problem auch gegenwärtig von den Histologen und Physiologen auf verschiedenen Wegen zu lösen versucht. Marchand hält die Nervenendigungen und die Muskelzelle für eine unzertrennliche Einheit und spricht direkt von einem *neuromuskulären* System, während Massov dieses System einen »*musculo-nervous complex*« nennt und Kroetz das vegetative Nervensystem und das Erfolgsorgan als eine funktionelle Einheit

ansieht und es einen *vegetativen Endapparat* nennt. Brodie und Dixon sprechen von einem »*neuromuskulären Verbindungsgewebe*« und auch Langley bedient sich verschiedener Ausdrücke bei der Benennung des obigen Begriffs, wie z. B. »*Endapparat*«, »*Nervenendigung*«, »*myoneuraler Verbindungsort*«, »*neurale Region*« und »*rezeptive Substanz*«. Alle diese Benennungen verraten die Unklarheit und Unsicherheit, die in der ganzen Frage herrscht, weshalb auch die meisten Forscher die Sache nicht beim Namen zu nennen wagen.

Eine Klärung in diese Frage zu bringen sind jene ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen berufen, die zahlreiche Forscher neuerdings über die Innervation der glatten Muskeln angestellt haben. Die Innervation der glatten Augenmuskeln wurde u. a. von Agababov, Boeke, Kolmer, Schimert, S. L. Clark, F. Rossi, Krümmel, Pines und Pinsky untersucht, die der Arrectores pilorum von Boeke, die der glatten Muskelelemente der Milz und der Gallenblase von Riegele und Harting, die der Bronchialmuskulatur von Hayasi, die der Tuben von Beaufays und die des Magen-Darmtraktes von van Esveld, Hill, Lawrentjew, Reiser, Sunder—Plassmann, Kolossov und Sabussow, Kolossov und Polykarpowa, Lawrentjew und Borowskaja, Iwanow und Radostina, Ábrahám, Schabadasch, Ottaviani, Boniventino und Stöhr.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen divergieren und sind auch in der Beurteilung der Struktur und des Verlaufes der Fasern unsicher und widersprechend, da die Endverbindungen selbst in den besten Präparaten und mit den vorzüglichsten Linsensystemen nicht genügend klar zutagetreten und der Einstellung des Untersuchers weiten Spielraum lassen. Daher kommt es, dass z. B. Stöhr, der sich — ebenso wie auch wir — um die Lösung des Problems viel bemüht hat, im Jahre 1932 eine Erklärung fand, an der er auch seither festhält und die er trotz aller unserer Einwände auch heute noch zu halten bestrebt ist. Er fand nämlich — gemeinsam mit Reiser — in der Muscularis des Processus vermiformis ein Material, mit dessen Hilfe ihres Erachtens die Frage gebührend beantwortet und das bis dahin hin und hergezerrte Problem als gelöst betrachtet werden kann.

Namentlich in der Tunica muscularis des Processus vermiformis gelang es ihnen, mit der Bielschowskyschen Methode — wie Stöhr sagt — »eine aus feinsten, teilweise noch mit Kernen versehenen Nervenfäserchen bestehende, überaus netzartige Formation zu beobachten«, die sie »nervöses Terminalreticulum« nannten. Dieses Terminalreticulum beschreiben Stöhr und seine Schüler auch aus der Media der Arterien, betonen aber, dass »die Media für den Nachweis nervöser Elemente vielleicht infolge des ausserordentlich festen Zusammenhanges der glatten Muskelfasern, vielleicht aus anderen nicht bekannten Gründen ein ungünstiges Objekt zu sein scheint«. Trotzdem ist es ihnen nach vielen Bemühungen und zahlreichen Versuchen

gelungen, Präparate zu imprägnieren, an denen folgendes festzustellen ist: »Eine dichte Fülle feinster, gerade noch mit Silber imprägnierbarer und nur bei stärkster Vergrösserung hervortretender Nervenfibrillen breitet sich auf der Muscularis aus und zwängt sich gelegentlich zwischen die glatten Muskelfasern hinein. Teilweise sind noch Schwannsche Kerne vorhanden, teilweise fehlen sie völlig«. Dieses eigentümliche, aus äusserst feinen Fäserchen bestehende, kleinmaschige Retikulum hält Stöhr ebenfalls für ein Terminalretikulum und äussert die bestimmte Meinung, dass in der Media und Intima der Gefässe andere Nervenendigungsformen als das Terminalretikulum kaum anzunehmen sind.

Dowgjallo hält das auf der Media ruhende, ziemlich grobe Nervengeflecht, das Arnoldsche Netz, für den reizübertragenden Apparat. Das gleiche behauptete auch Stöhr seinerzeit in seiner die Innervationsverhältnisse der Blutgefässe der Pia mater behandelnden Arbeit. Pines und Narowtschatowa fanden in der Media der Nebennierenarterien lamellenartige Endigungen, was Stöhr »wenig glaubhaft« scheint. Ähnlich spricht er — als von »sonderbaren Kunstprodukten«, — von den Gebilden, die »Dancz in der Media und Intima der Nabelschnurarterien als nervöse Endorgane aufgefasst haben will«.

Nach Stöhr kommt ein solches Terminalretikulum nicht nur in der Media und Intima vor, sondern »man gewahrt vielfach im adventitiellen Bindegewebe unter Anwendung stärkster Vergrösserung ein allerfeinstes Wabenwerk von zweifellos nervöser Herkunft«. Er meint, dass die Untersuchung der ganz feinen Fäserchen der Tunica adventitia »die Existenz eines Terminalretikulums auch im Bindegewebe sicher« hinstellt. Dieses Terminalretikulum steht mit den in der Adventitia der grossen Arterien befindlichen Vasa vasorum in engster Verbindung, ist natürlich efferenter Natur und demnach identisch mit jenem Terminalretikulum, welches den Erfolgsorganen angehört. Dieses umfangreiche Terminalretikulum — wie es ähnlich von Boeke, Seto, Hayasi und Sunder-Plassmann angegeben wird, steht nach Stöhr nicht nur mit den ähnlichen Gebilden des Erfolgsorgans in enger Beziehung, sondern — ebenso wie die Stämme und Bündel — auch mit den Nerven des perivasalen Bindegewebes. Demnach besteht zwischen den Nerven der Blutgefässe und denen der vegetativen Organe »ein untrennbarer Zusammenhang«, der sich nicht nur auf die grösseren Nervenstämme, -bündel und -fasern, sondern auch auf das Terminalretikulum erstreckt. Durch diese Einrichtung sind, wie Stöhr meint, »die kleinsten Arterien mit den übrigen vegetativ innervierten Zellen des jeweiligen Organes zu einer in nervöser Beziehung untrennbaren höheren funktionellen Einheit miteinander verknüpft«. Im Sinne all dieser Tatsachen und Überlegungen gibt Stöhr seiner festen Meinung dahin Ausdruck: »die vegetativen Nervenfasern enden nicht «frei» oder mit einer kleinen kopfförmigen Verdickung an den einzelnen Zellen des

Erfolgsorganes, «sondern» als periphere Endformation unseres vegetativen Nervensystems kommt — lediglich das nervöse, teilweise noch kernhaltige Terminalretikulum in Betracht, eine syncytial gebaute netzartige Konstruktion«.

Das Stöhr—Reisersche Terminalretikulum wurde in der Fachliteratur verschieden aufgenommen und bewertet, manche nahmen Stellung dafür, manche dagegen. Ich selbst war von Anfang an dagegen und habe mich auch im Jahre 1938 in einer Arbeit über die Innervation des Darmkanals der Vögel diesbezüglich folgendermassen geäussert: »... kann ich Stöhr nicht beistimmen, weil ich einerseits selbst an den besten Präparaten das Terminalretikulum nicht zu entdecken vermochte und andrerseits die feinen Fasern, die nach ihm die Verbindungsglieder der Nervenendigungen seien und von ihm syncytiales Wabenwerk genannt werden, meiner Meinung nach keine Nerven, sondern anderen Gewebsgruppen angehörende feine Faserngebilde sind«.

Stöhr wähnte meine Technik als ungenügend, mit der Begründung, dass in meinen Präparaten die feinsten Nervenfäserchen nicht imprägniert wurden und die Lehre vom Terminalretikulum verbreitete sich weiter. Stöhr selbst verbreitete sie und die aus seiner Schule hervorgegangenen Neurohistologen, die mit den gleichen Methoden arbeiteten und die gleichen Nervenformationen gefunden haben. Nach mir hat dann auch Nonidez das Terminalretikulum einer Kritik unterzogen und festgestellt, dass die aussergewöhnlich feinen Fäserchen, die Stöhr und seine Schüler als Terminalretikulum veröffentlichten, nichts anderes sind als feine argyrophile Bindegewebefasern, die absolut nichts mit Nervenfasern zu tun haben. Im Jahre 1938 schrieb ich in einer Abhandlung über die Innervation der Muskelschicht der Arterien folgendes: »Der Verlauf der Fasern ist an mancher Stelle so wellig, dass sich die Wellen manchmal dermassen nähern, dass ein an das Stöhr—Reisersche Terminalretikulum erinnerndes Bild zustande kommt. Das alles sehen wir auf der rechten Seite der Abbildung sehr deutlich, dass aber dieses ein wahrhaftes Terminalretikulum wäre, kann ich nicht bestimmt behaupten, schon deshalb nicht, weil solche Anastomosen, die das Hauptmerkmal des Retikulums bilden, hier nicht anzutreffen sind und an dem scheinbaren Netz gewahrt man, dass die Fasern ihre Selbständigkeit beibehalten«. Stöhr hat diese und die Nonidezsche Widerlegung mit folgendem Satz abgetan: »In Abbildung 5, die gleichfalls einen Ausschnitt aus der direkt auf der Media ruhenden, nervösen Fasermasse darstellt, verlaufen nur wenig mittelstarke Fasern im Gesichtsfeld: in ihrer Existenz bereits das Resultat einer vollkommenen Imprägnierung des Nervengewebes erblicken zu wollen, wie es etwa vor kurzem Nonidez und Ábrahám behauptet haben, scheint mir nicht angängig. Denn eine gute Imprägnierung lässt im Präparat weitere wesentlich zartere Nervenelemente hervortreten«. Hierauf habe ich aber lange Jahre hindurch, nach der Untersuchung mehrerer hundert Präparate leider vergebens gewartet. Ich bin auch heute der Ansicht, dass ein Terminalretikulum nicht existiert.

Gibt es aber wirklich kein Terminalretikulum, so stehen wir wiederum vor der Frage, welcher Art denn die Verbindung ist, die die in der Media ausgebreiteten Nervengeflechte und die Muskelzellen in eine funktionelle Einheit zusammenfasst.

Über das Nervengeflecht in der Tunica media schreibt Wollard (1926) nach Methylenblaufärbung folgendes: »This muscular plexus is composed of the finest nonmedullated nerves«. — »They ramify through all the layers of the muscular coat and in the aorta they form a deep and superficial plexus in the tunica media. This intramuscular plexus is a real net: that is to say the fibers divide and rejoin and divide again, so that the whole is continuous throughout the length of the vessels, thus offering the possibility of conduction in all directions. From the individual strand in the net tiny side branches are given off and these end in small swellings after an extremely short course«. Betreffs Gestalt und Ort der Endigungen nimmt er an, dass: »These terminals are always pericellular and not intracellular.« Diesbezüglich gehen übrigens die Meinungen auseinander, die Mehrzahl der Forscher ist der Ansicht, dass die Endigungen ausserhalb der Muskelzelle liegen. Arnold nimmt — wie bereits erwähnt — eine intraplasmatische Lokalisation der Endigungen an. Die Beobachtungen Wollards decken sich — seinen eigenen Angaben nach — mit denen von Lapinsky: »who said, that he never saw intraprotoplasmatic endings. In a previous paper on the heart I found intraprotoplasmatic endings in the ventricular muscle« schreibt Wollard weiter, »but was unable to find them in the Purkinje fibers. It is suggested that in this respect there is a fundamental difference between the various types of muscle fibre and their innervation. In striated muscle there is always a highly differentiated end-apparatus situated hypolemmally. In cardiac muscle there are simple loop endings in the muscle fibre with a large pericellular nerve net. In nonstriated only the third type, the pericellular nerve net is found«.

Bei der Erörterung der Nervenendigungen der glatten Muskulatur erinnert sich Wollard auch sogenannter »large branching« Zellen, die er sowohl in grossen als auch in kleinen Blutgefässen wahrnahm und die seines Erachtens mit gewissen Achsenfäden in Verbindung stehen, anderweitig aber auch ganz unabhängig von diesen vorkommen. Von diesen Zellen gehen seines Erachtens komplizierte Fortsätze aus, die mit den Achsenzylindern in Verbindung stehen, ja sogar »entwine with the axis cylinder«. Interessant ist dabei, dass »these structures persist after denervation by removal of the sympathetic trunk«. Auch Eugling hat diese Zellen aus den Blutgefässen des Kaninchenohres beschrieben und abgezeichnet und ebenfalls beobachtet, dass sie auch »persist, after denervation of the vessels. They do not resemble nerve cells morphologically and one cannot make out Nissl granules in them«. Es ist also anzunehmen, dass diese Zellen zwar ebenfalls unter nervösem Einfluss stehen, aber den-

noch keine Nervenzellen sind, weil sie mit den Nervenfasern nicht in Kontinuität stehen.

In ähnlichem Sinne äussert sich Busch (1929), der auf Grund seiner an verschiedenen Tieren vorgenommenen Untersuchungen mit Methylenblau behauptet, dass die Fasern des in der Media befindlichen Geflechtes, welches er »rete musculare« nennt, in Gestalt feiner Kügelchen und Knöpfchen — »free knob-like endings« — zwischen den Muskelzellen frei enden.

Millen spricht sich in seiner schon mehrfach erwähnten Arbeit von 1948 für die echten Endigungen aus, indem er sich über die in der Media der kleinen Arterien gelegenen, aus feinen Fäserchen bestehenden Geflechte äussert wie folgt: »Exceedingly fine branches of this plexus can be traced: some appear to end freely in the tunica media, while others show knob-like ending in close relation to the nuclei of the smooth muscle cells«. Er meint sogar, dass »a short segment of a very beaded fibre can be seen approaching the nucleus as a series of moniliform expansions almost at right angles to it and one knob lies just above the nucleus«.

Dies wäre ungefähr das kurze zusammenfassende Bild, das sich aus der heutigen Literatur über die Verbindungen zwischen den Nervenfasern der Media und den Elementen der glatten Muskeln skizzieren lässt. Der letzte Teil dieses Bildes und die Ergebnisse der neueren Untersuchungen sprechen dafür, dass in der Media interzelluläre und intrazelluläre Nervenendigungen enthalten sind. Was ist nun der wahre Sachverhalt? Terminalretikulum oder freie Nervenendigungen? Bezüglich des ersteren habe ich meine Ansicht schon geäussert. Nun bleibt nur noch zu entscheiden, *ob*, und im bejahenden Falle, *wo* solche freien Nervenendigungen bestehen und welche Beziehung sie zu den glatten Muskelzellen haben. Ich scheue nicht davor zurück auch hier zu betonen, dass ich zur Sichtbarmachung der Nervenendigungen der glatten Muskulatur die Methylenblaumethode für ungeeignet halte. Ich habe viel und auf zahlreichen Gebieten damit gearbeitet, unzählige Nervenzellen, -fasern, sensible und motorische Endigungen — fast aus dem ganzen Tierreich — mit Methylenblau gefärbt, aber bisher noch nie beobachtet, dass damit in glatten Muskeln die Endigungen hätten bestimmt und gut gefärbt werden können. Deshalb vertrete ich ausdrücklich den Standpunkt, dass das, was Busch, Wollard und Millen als freie Nervenendigungen schildern, keine freien Endigungen, ja nicht einmal Endigungen sind. Mit Methylenblau Nervenendigungen der glatten Muskulatur färben zu wollen, ist meinen Erfahrungen nach mit den heutigen Methoden unmöglich.

Ausserdem muss ich aufrichtig bekennen, dass ich an den Millenschen Mikrophotogrammen »knob-like« Endigungen nicht zu entdecken vermag (Plate 1, Fig. 5). Was Millen als solche knopfförmige Endigungen mitteilt, kann im besten Fall Varixe darstellen. Für die letztere Möglichkeit spricht auch, dass auf der nach 1000-facher Vergrösserung hergestellten Photographie die

Köpfchen sich im Verlaufe der Faser so häufig wiederholen, dass das letzte von ihnen nur mit besonderem Wohlwollen und mit in die Vollkommenheit der Färbung — ohne Begründung — gesetztem Vertrauen als Endigung betrachtet werden kann. Die Photographien Millens sind m. E. wenig geeignet, Klarheit in die komplizierte Frage der Gefässinnervation und der Endverbindungen zu bringen. Abgesehen von den Bildern über die allgemeine Innervation, enthalten die beiden Tafeln nicht ein einziges Bild, auf Grund dessen die Frage auch nur um einen Schritt weiter gebracht werden könnte. Alle Aufnahmen geben nur Oberflächenbilder und stehen den feinen Innervierungsverhältnissen und der Realität der Verbindungen noch ziemlich fern. Nur eines ist an diesen Bildern überzeugend, dass nämlich in der Wand der kleinen Arterien tatsächlich Nervengeflechte enthalten sind ; sie lassen nicht einmal entscheiden, in welcher Schicht diese Geflechte liegen. Im übrigen überzeugen sie jeden Fachmann davon, dass die Vital-Methylenblaumethode zur Klärung der feineren Nervenverbindungen völlig ungeeignet ist.

Meiner Meinung nach ist für die Klarstellung der feinen und innigen Verbindungen zwischen Nervensystem und Erfolgsorgan heute nur eine Methode von Wert, und das ist die Bielschowskysche. Auf Grund dieser konnte ich an viele Jahre zurückreichenden Untersuchungen bezüglich unseres Gegenstandes folgendes feststellen.

Die aus dem interlamellären Geflecht zur Media ziehenden Fasern bilden in den meisten Fällen an der Oberfläche der Media tatsächlich ein Geflecht, aus dem — wie bereits oben wiederholt erwähnt wurde — vereinzelt feine Fäserchen in die Media eindringen und dort ein äusserst feinfaseriges zweites Geflecht bilden. Dieses Geflecht wird nicht in allen Arterien bzw. Arterienabschnitten gleich gut sichtbar. Nach der Untersuchung von mehreren hundert Schnitten aus Aortenbögen stellte ich fest, dass im Bogen und im Abschnitt vor der ersten Abzweigung diese feinen Geflechte sehr gut sichtbar werden, dass es sich aber dabei tatsächlich — wie Wollard annimmt — um Netze handelt, darüber hege ich die grössten Zweifel. Ich habe nämlich immer gefunden und finde auch heute noch, dass es sich hier um ein Geflecht und nicht um ein Netz handelt, um ein Geflecht, dessen einzelne Fasern manchmal ganz genau verfolgt werden können und von denen auch ich der Meinung bin, dass sie tatsächlich enden. Es fällt mir schwer, das Wort »enden« niederzuschreiben, denn meistens findet sich an den Nervenenden nicht nur ein Knötchen, Kügelchen oder Knöpfchen, sondern gewöhnlich mehrere hintereinander und so ist man, trotzdem wahrscheinlich das letzte das Ende bedeutet, immer noch geneigt anzunehmen, dass das was man sah, vielleicht doch noch nicht das wirkliche Ende war. Allerdings haben wir, da es mit unserem Verfahren gelingt, alle Nervenendigungen anderer Art einwandfrei zu imprägnieren, keinen Grund, gerade hier den Gedanken bzw. die Tatsache einer Endigung aufzugeben. Und wenn dem so ist, so müssen wir uns als mit einer Tatsache damit abfinden,

dass die Fasern an den glatten Muskelzellen, bzw. zwischen diesen enden. Die Behauptung der mit Methylenblau arbeitenden englischen Autoren, dass die Nervenfasern im Plasma der glatten Muskelzellen enden, halte ich für unbegründet, da wie gesagt, m. E. das Methylenblau zur Aufstellung so wichtiger histologischer Behauptungen völlig ungeeignet ist. Ich erachte diese Feststellungen ebenso als einer Korrektur bedürftig, wie das Terminalretikulum S t ö h r's.



Abb. 1. *Canis familiaris :* Arcus aortae. Nervengeflecht: *a)* markhaltige Nervenfaser ; *b)* Nervenendigung ; *c)* glattes Muskelgewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 600 ×

Die Tunica media der Arterien zeigt, soweit ich bisher an sehr zahlreichen Schnitten aus verschiedenem menschlichen und tierischen Material feststellen konnte, folgendes neurohistologisches Bild. An der äusseren Oberfläche der Media, dort wo sie sich unmittelbar der Adventitia anschliesst, breitet sich im überwiegenden Teil der Fälle ein stark hervortretendes lockeres Nervengeflecht aus, dem sich an gewissen Gefässabschnitten, wo sich Rezeptorenfelder befinden, auch reichlich markhaltige Fasern mit dicken Achsenfäden anschliessen. Besonders deutlich tritt dies am Aortenbogen zutage, wo die gleichmässig glatten, oft haarlockenartig angeordneten sympathischen Fasern von dicken, stark welligen markhaltigen Fasern gut zu unterscheiden sind

Ausnehmend gut sichtbar werden diese Verhältnisse an der Aorta des Menschen, noch besser aber an der des Hundes, die sich auch sonst für das Studium der Gefässinnervationsverhältnisse als überaus geeignetes Material erweist (Abb. 1). Auf dieser, nach kleiner mikroskopischer Vergrösserung hergestellten Abbildung sind die ausserordentlich feinen, fast aus fibrillenähnlichen Fäserchen entstehenden Bündel, in denen auch dicke wellige Fasern in mehr oder weniger grosser Zahl verlaufen, gut sichtbar. Die dünnen Fasern sind gewöhnlich in



Abb. 2. *Canis familiaris:* Arcus aortae. Innervation: *a)* sympathischer Nerv; *b)* markhaltige Faser; *c)* gemischtes Geflecht; *d)* glattes Muskelgewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 600 ×

Gestalt von Bündeln sehr weit zu verfolgen, während die dicken — wie wir bei der Besprechung der afferenten Fasern und sensiblen Endigungen sehen werden — plötzlich reich verzweigen, um sich dann mit eigenartigen interessanten und feinen Endapparaten dem glatten Muskelgewebe, bzw. der Grenzschicht der Adventitia anzuschliessen. Diese Gemeinschaft, bzw. Gemischtheit ist, wie schon erwähnt, nur an den Pressorezeptorenfeldern und in deren Umgebung wahrzunehmen. An anderen Arterienabschnitten sind die Fasern des Geflechtes gleichförmig sympathischen Charakters und nur in grösseren Stämmen gibt es solche, die besonders dick und — ihrer charakteristischen Erscheinungsform

nach zu urteilen — zweifellos fremder Herkunft sind, wie dies besonders in der Wand der Arteria renalis des Ochsen schön zu sehen ist.

Die Tunica media selbst erscheint, wie schon gesagt, in vielen Arterien fast nervenfrei, nur hie und da finden sich in den mikroskopischen Bildern Fäserchen, die zu zweit oder allein, ganz selten auch zu Nervenstämmen geordnet, zwischen den Muskelzellen verlaufen. Es gibt aber auch Arterien — und hierher gehört in erster Linie die Aorta des Hundes, insbesondere aber die der Katze und des Fuchses, so wie auch die menschliche und tierische Coronaria cordis — in deren Media in der glatten Muskelschicht selbst zahlreiche Nervenfasern verlaufen (Abb. 2).



Abb. 3. *Canis familiaris :* Arcus aortae. Innervation des glatten Muskelgewebes : *a)* sympathischer Stamm ; *b)* Nervenfaser ; *c)* glattes Muskelgewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 200 ×

Diese Fasern sind oft, wie auch Abbildung 2 zeigt, in haarflechtenartige dicke Stämme geordnet, die sich mehrmals nacheinander teilen, aber immer so, dass ihre Zahl nach der Teilung abnimmt, da nicht die Fasern es sind, die sich teilen, sondern die den Hauptnerv bildenden Bündel in dünnere oder dickere Stränge zerfallen. Letztere teilen sich dann wiederholt solange, bis sie als ganz feine Ästchen oder geflechtartig zusammengehaltene Fäserchen sich den Muskelzellen des Erfolgsorgans nähern. Natürlich finden sich Faserverzweigungen auch in den dünneren Arterien, besonders in den Kranzgefässen, jedoch eher nur terminal und nicht in so grosser Fülle und Variation, wie am Ende der Rezeptoren beobachtet wurde (Abb. 3). Abbildung 3 zeigt eine solche eigenartige Verzweigungsform, die aus der mittleren Schicht des

Aortenbogens eines Hundes stammt. Hier finden wir, wie in der Abbildung ersichtlich, Bündel sehr feiner sympathischer Fasern so eng aneinandergeschmiegt, dass man stellenweise den Eindruck irgendeiner dicken sensiblen Faser gewinnt, während andere ausgesprochen den Charakter einheitlicher dicker Fasern zeigen. Auffallend an der Coronaria des Schweines und in der Coronarienwand im allgemeinen ist der ausserordentliche Nervenreichtum, der die aussergewöhnliche Empfindlichkeit und schnelle Funktionsbereitschaft der

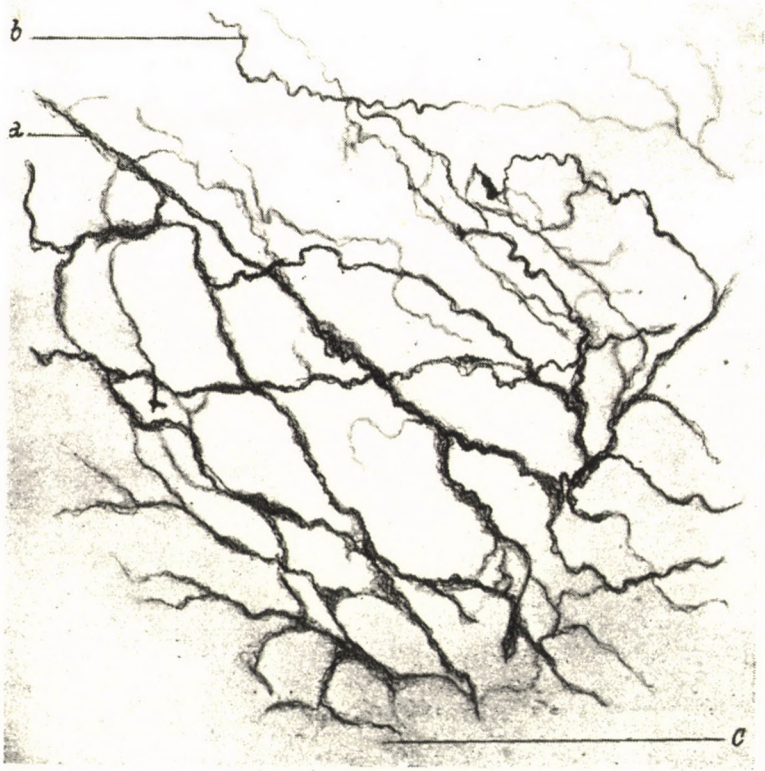


Abb. 4. *Sus scrofa domestica*: Arteria coronaria cordis. Nervengeflecht aus der Tunica media: *a)* Nervenstamm; *b)* Nervenfaser; *c)* Nervengeflecht. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 800 ×

Kranzgefässe verständlich macht. Besondere Aufmerksamkeit verdienen in diesen Gefässen die aussergewöhnlich feinen neurofibrillären Geflechte, die die innigen und reichen Verbindungen zwischen den glatten Muskelzellen und den Nervenfasern zur Genüge dartun.

Bisweilen finden sich — wie ich am Aortenbogen des Hundes, der Katze und des Dachses, insbesondere aber an den Kranzarterien des Schweines fand — in der Media selbst, ungefähr in der Mitte, zusammenhängende lockere Geflechte

(Abb. 4). Diese enthalten dünnere und dickere, aber sämtlich glatte Fasern, zumeist mit welligem Verlauf, an deren ganzen Bahn sich stark hervortretende massive längliche Kerne wiederholen, die Kerne der Schwannschen Membran. Einige dieser Fasern verjüngen sich allmählich stark und schmiegen sich den glatten Muskelzellen an, während andere, häufig terminal ausgefranst, sich zwischen den Muskelzellen verlieren.

Solche äusserst feine Geflechte treten besonders in der Media des Aortenbogens der Katze häufig zutage, wo Teile von ihnen auffallend an das »Terminalretikulum« erinnern (Abb. 5); sie umgeben stets Kapillaren und kleinere Arterien, ihre Struktur ist fast unentwirrbar und ihr Fasernbestand überaus



Abb. 5. *Felis domestica*: Arcus aortae: *a)* Nervenstamm; *b)* Neurofibrille; *c)* Nervengeflecht; *d)* Nervenendfaser. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 400 ×

reich. Die Geflechte enthalten dickere variköse, fein fibrillierte und auch ganz feine, an der Grenze der Sichtbarkeit gelegene, mit ganz winzigen Varixen beladene Fasern, die vorerst nebeneinander, dann aber über- und untereinander ziehen und schliesslich, allmählich verjüngt, zwischen den glatten Muskelzellen verschwinden, ohne irgendwelche terminale Endformationen zu bilden. Diese Geflechte sind vor allem längs der Vasa vasorum so eigentümlich und so ungewöhnlich reich, dass bei ihrem Anblick die Vermutung Stöhr's, dass jede einzelne Muskelzelle der Media dem Einflusse einer besonderen Nervenfaser — bzw. meiner Ansicht nach einer besonderen Nervenendigung — unterstehen dürfte, als ganz akzeptable Wirklichkeit erscheint. Die Natur dieser Endigungen festzustellen und die Art und Weise ihrer Verbindungen mit den glatten Muskelzellen zu entscheiden, erscheint aber fast unmöglich, wenn-

gleich die englischen Forscher — wie wir schon oben sahen — auf Grund ihrer neuesten, mit Methylenblau-Vitalfärbung erhaltenen Ergebnisse endgültig für die Endköpfchen, bzw. knopfartigen Endformationen Stellung zu nehmen scheinen. Gegenüber diesen Feststellungen (Wollard, 1926, Millen, 1948) möchte ich nochmals ausdrücklichst betonen, dass ich in vielen hundert intravital und supravital mit Methylenblau — sowohl in Szeged, wie auch in der Zoologischen Station zu Neapel — gefärbten Präparaten in der Gefässwand nicht ein einziges mal Endigungen sympathischer Fasern habe entdecken können. Ich habe sie auch weder in der Haut, noch in den an Gefässen und Nerwen so reichen Gaumenschleimhaut des Frosches auffinden können. Letztere sind von allen Untersuchungsobjekten für die Vitalfärbung von Nervenfasern mit Methylenblau am allerbesten geeignet und zwar deshalb, weil sie so fein und überaus leicht färbbar sind und nach Entfernung der dicken Epithelschicht fast in Schnittdicke auch mit der stärksten mikroskopischen Vergrösserung ausgezeichnet untersucht werden können. Endigungen in der Gefässwand habe ich selbst in solchem sorgfältigst vorbereiteten Material nicht gesehen. Ich habe deshalb meine bestgelungenen Präparate in Paraffin eingebettet, verschiedene Schnittserien daraus angefertigt, aber auch so keinen Erfolg erzielt, so dass ich allmählich zu der festen Überzeugung gelangte, dass die Lösung dieses Problems mit den uns heute zur Verfügung stehenden neurohistologischen Methoden vollkommen unmöglich ist. Später gelang es mir aber mit dem Bielschowskyschen Verfahren aus der Aorta der Katze, des Hundes und vor allem des Fuchses Schnitte zu imprägnieren, die es mir ermöglichten, zur Frage der Endigungen der Nervenfasern in der Media bzw. deren Verbindungsverhältnissen objektiv Stellung zu nehmen. In diesen Präparaten treten in prägnantester Form Fasernformationen zutage, von denen mit äusserster Objektivität festgestellt werden kann, dass sie wahrhaftig die Endigungen sympathischer Fasern sind (Abb. 6). Hier entstehen nach allmählicher Verdünnung und Zergliederung der feinen Fasern — wie in der Abbildung ersichtlich — kaum noch zusammenhängende tropfenartige Gebilde, die dann allmählich aufhören. Einige Fasern dieser Bilder weisen, trotzdem sie anderen Ursprungs sind, eine grosse Ähnlichkeit mit den der Endigung naheliegenden Abschnitten der intraepithelialen Fasern auf und machen entschieden den Eindruck von Endfasern, die an mehreren Punkten die Muskelzellen berühren und schliesslich frei enden. So scheint es mir mit der Bielschowskyschen Methode doch gelungen zu sein, die Nervenendigungen ausfindig zu machen und festzustellen, dass diese den intraepithelialen Nervenendigungen ähnelnde Gebilde darstellen, die in der Umgebung der reicheren Geflechte überall in grosser Zahl anzutreffen sind. — Wenn dem so ist, was ich jetzt nicht mehr recht bezweifle, so bleibt noch eine Frage zu klären, die mit der obigen in engem Zusammenhang steht, nämlich ob die Köpfchen epilemmal oder aber intraplasmatisch gelegen sind. Eine Entscheidung derselben ist selbst in Kenntnis

der Endigungen überaus schwer, da uns hier, wie ich schon in mehreren früheren Arbeiten betonte, nur ein Kriterium, die Mikrometerschraube, zur Verfügung steht. Werden die Endköpfchen und der Zellkern in der gleichen Ebene gesichtet, und zwar gleichzeitig bei der gleichen mikroskopischen Einstellung scharf gesichtet, so lässt sich sagen, dass die Nervenendigung nicht oberhalb des Sarkolemmas, sondern im Plasma der Zelle liegt. Dieses Kriterium erweist sich aber bei den glatten Muskelzellen, vor allem in der Gefässwand, als unzulänglich, da die Zellen äusserst dünn und spitz und besonders an Silberpräparaten die Kern-Plasmarelationen nicht einwandfrei bewertbar sind. Meiner Ansicht nach ist

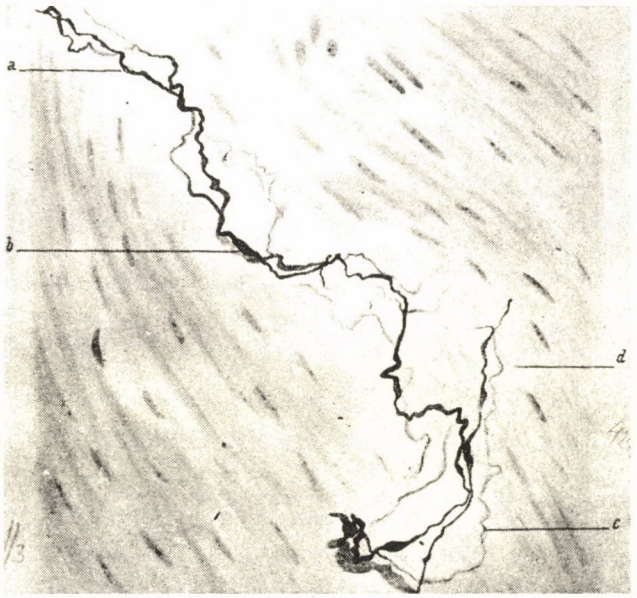


Abb. 6. *Canis vulpes:* Arcus aortae: *a)* Nervenfaser; *b)* Neurofibrille; *c)* Nervenendigung; *d)* glattes Muskelgewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 900 ×

aber diese Frage nicht allzu wichtig, wenn sie auch rein wissenschaftlich absolut nicht zu vernachlässigen ist: selbst physiologisch ist sie nicht brennend wichtig, da zur Übertragung nervöser Impulse sich auch die epilemmale Lage als ausreichend erweist. Im übrigen sehe ich auf Grund meiner bisherigen Untersuchungen jenen Standpunkt objektiv begründet, dass beide Endungsmöglichkeiten zugleich bestehen, was auch als tatsächlich bewiesen angesehen werden kann.

Bevor ich die Besprechung der Arterien beende, ist noch einiges über die Intima zu sagen. Ich selbst habe in der Intima niemals irgendwelche Nervenfasern gesehen und zwar weder beim Menschen, noch bei den Säugetieren oder Vögeln, obwohl ich letztere diesbezüglich neuerdings eingehend untersucht

habe. Hierüber finden sich auch in der Literatur keine Angaben, abgesehen von der zweiten — und in dieser Richtung letzten — Studie Stöhr's, in der er sich dahin äussert, dass das Terminalretikulum der Media auch in die Intima übergreift. Da ich ein Terminalretikulum in der Form, wie es Stöhr und seine Schüler beschreiben, in meinen Präparaten nicht finde, versteht sich von selbst, dass ich von dem Vorhandensein eines solchen auch in der Intima nicht sprechen kann. Demnach kann natürlich mein Standpunkt kein anderer sein, als dass ich, auf meine bisherigen Erfahrungen gestützt, die Intima als nicht innerviert betrachte.

Venen

Es ist nicht recht möglich, nach den obigen Feststellungen Neues über die Venen zu sagen. Von neurohistologischem Gesichtspunkte aus gilt für sie im grossen und ganzen das gleiche wie für die Arterien, und zwar insbesondere für die grösseren Venen, in deren Adventitia — ähnlich wie bei den Arterien — aus grösseren Bündeln bestehende Nervengeflechte verlaufen, deren Elemente sich einwärts natürlich verjüngen und verfeinern und allmählich wellig werden. Ähnliche Innervationsverhältnisse zeigen die kleineren Venen. In der dünnen Tunica muscularis finden sich ähnliche Struktur- und Verbindungsverhältnisse bei den sympathischen Elementen, wie in den Arterien. Stöhr sieht auch hier ein Terminalretikulum, das aber m. E. hier ebenso zweifelhaft und strittig ist wie in den Arterien. Da er das Terminalretikulum in den muskellosen Venen ebenso vorfand, wie in den mit einer Muskelschicht versehenen, nimmt er an, — was in diesem Falle auch ganz natürlich ist — dass »das nervöse Terminalretikulum nicht lediglich als ein nur für die Muskelfasern bestimmter motorischer Endapparat betrachtet werden« kann. »Der Gedanke, jenem Endnetz auch eine trophische Funktion zuzuteilen, liegt nahe, wenn er sich auch schwer beweisen lassen dürfte.« Stöhr gibt übrigens auch im Falle der Venen seiner schon hinsichtlich der Arterien betonten Ansicht Ausdruck, dass nämlich in der Gefässwand ein so grosser Nervenreichtum besteht, »dass wir für jede einzelne Zelle der Gefässwand die Möglichkeit einer Einwirkung des Nervensystems in Rechnung setzen dürfen«.

Hinsichtlich der postkapillaren Venen bestätigt Stöhr die Untersuchungsergebnisse von Reiser und Yoshitosi, nach denen das an der Gefässwand ausgebreitete Terminalretikulum mit dem die übrigen Zellen des Erfolgsorgans umgebenden Terminalretikulum in Kontinuität steht. Da er ähnliches auch bezüglich der Nervenverbindungen einer kleinen Vene mit den sie umgebenden Fettzellen beobachtete, scheint Stöhr auch die Richtigkeit der Feststellung Wassermanns zu bekräftigen, dass sowohl beim Erwachsenen, wie auch beim Embryo das Wachstum des Fettorgans mit dem Wachstum der Gefässe parallel läuft. Dass die Fettzelle

einer Nervenwirkung untersteht, hat schon D o g i e l und später auch B o e k e nachgewiesen. Auch S t ö h r fand, dass die Fettzelle mit Nerven versehen ist. Desgleichen haben K o s t o w i e c k i, W i l k i n s o n und B u r k i t t Beobachtungen in dieser Richtung mitgeteilt und neuerdings hat M i l l e n berichtet, dass das Fettgewebe nervös beeinflusst wird und sogar, wie das schon D o g i e l sah, auch sensible Nervenendorgane enthält.

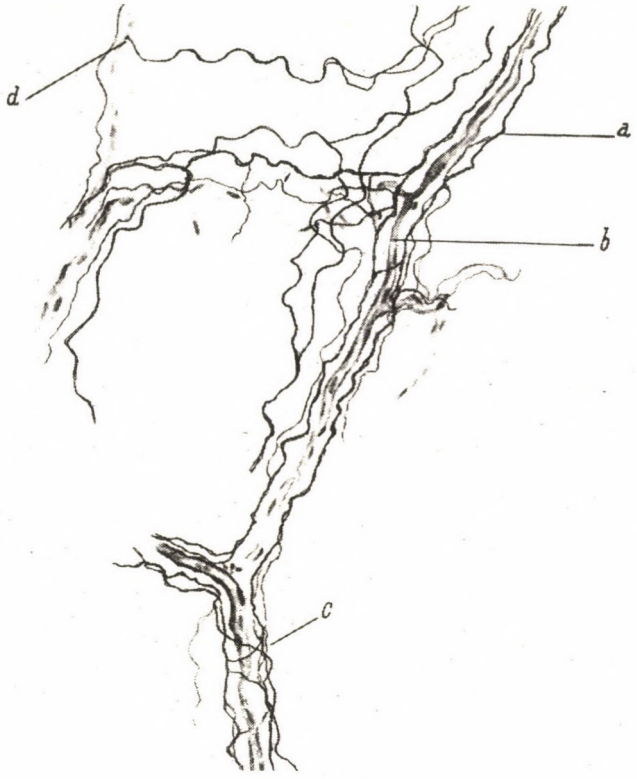


Abb. 7. *Homo:* Vena saphena magna: *a)* Nervenfaser; *b)* Blutkapillare; *c)* Nervengeflecht; *d)* Nervenendigung. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 1200 ×

Betreffs der Innervation der grösseren Venen (die beiden Venae cavae, Vena iliaca, Vena renalis und Vena portae) verfügen wir über mehrere interessante Befunde. M i c h e l a z z i fand im periadventitiellen Bindegewebe der Vena pulmonalis ein grösseres Ganglion. Aus Literaturangaben geht hervor, dass in der Venenwand auch sensible Endapparate vorzukommen pflegen. R a c h m a n o w sichtete bäumchenförmige Nervenverzweigungen in der Media der Vena cava des Meerschweinchens und fand in dem diese umgebenden Bindegewebe V a t e r—P a c i n ische Lamellenkörperchen, welch letztere E i c h auch in der Vena portae eines menschlichen Neugeborenen feststellte.

Nonidez traf an der Einmündungsstelle der beiden Venae cavae und der Vena pulmonalis ins Herz zweierlei afferente Nervenendapparate an, von denen der eine subendothelialen Typs und der andere eine perimuskuläre Abzweigung ist; beide Endkörper werden eingehend beschrieben.

Keiffer sah in der Intima der Uterusvenen stark argentophile bi- und tripolare Zellen, die seiner Auffassung nach »wirklich nervöser Natur sind«. Diese Möglichkeit stellt selbst Stöhr in Zweifel und auch ich bin der Ansicht, dass es sich bei den in Rede stehenden Zellen um Bindegewebs-



Abb. 8. *Homo:* Vena saphena magna: *a)* Nervenfaser; *b)* Nervenendfaser; *c)* glattes Muskelgewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 1200 ×

zellen handelt, die durch Verlängerung der Silbernitratwirkung im Herzen, im Endocardium und in den Blutgefässen sehr leicht zu imprägnieren sind. Diese Zellen dürften übrigens identisch sein mit den Wollardschen, stark verästelten Zellen, deren Bindegewebecharakter — wie wir bereits weiter oben sahen — durch neurektomische Versuche von zwei Seiten her bewiesen wurde.

Von den Venen habe ich bisher die Vena femoralis und Vena saphena des Menschen eingehender untersucht und dabei im grossen und ganzen das oben von den allgemeinen Innervationsverhältnissen Gesagte bestätigt gefunden. Nötig wurden diese Untersuchungen dadurch, dass ich gemeinsam mit Frau Mathilde Ambrus, Assistentin der Szegediner Chirurgischen Klinik, mich längere Zeit mit den Innervationsverhältnissen der Varixe beschäftigte und gleichzeitig auch die Innervation der normalen Saphena magna eingehend

studierte. Als Ergebnis konnte ich in der Adventitia einen aussergewöhnlichen Reichtum an Nervenfasern feststellen, wobei es sich durchwegs um marklose Fasern sympathischen Charakters handelt, die vorwiegend das Gebiet der Vasa vasorum in riesiger Menge bedecken (Abb. 7). Längs der Vasa vasorum und diese kreuz und quer umzingelnd, verlaufen so zahlreiche Fasern, wie ich sie bisher nicht einmal entlang der Arterien wahrgenommen habe. Die meisten von ihnen sind dünn und einzeln weit zu verfolgen, während andere dichotomisch verzweigen. Für ihre sympathische Natur spricht auch, dass manche von ihnen mit einem Endköpfchen auf einer Kapillare enden. In der Adventitia konnte ich bisher weder markhaltige Fasern, noch irgendwelche sensible Endformationen entdecken.

Die dicke Muskelschicht der Adventitia der menschlichen Saphena magna untersteht ebenfalls stark nervösem Einfluss. Die Muskelbündel enthalten reichlich dickere Nervengeflechte, deren dicke marklose Fasern sich dichotomisch teilen. Die entstehenden Äste sind weithin zu verfolgen; sie verjüngen sich allmählich und dann zerfallen die äusserst feinen Endästchen in ein aussergewöhnlich reiches Astsystem (Abb. 8). So feine und reiche Verästelungen habe ich bisher selbst in der Wand der Arterien nirgends beobachtet. Die aus der Verzweigung entstehenden sehr feinen Ästchen sind bei sehr starker Vergrösserung weit zu verfolgen und enden dann auf den Muskelzellen, die in der Wand der Saphena ausserordentlich gross und gegeneinander scharf abgegrenzt sind. Einige der ganz feinen terminalen Fasern formen ein ganz lockeres knäuelartiges Gebilde und enden dann frei. All dies ist besonders klar in Abbildung 8 ersichtlich. Es erübrigt sich zu erwähnen, dass ein Terminalretikulum auch hier nicht vorkommt, wenngleich das feine Endsystem der einen feinen Faser leicht als ein solches gedeutet werden könnte.

Arterio-venöse Anastomosen

Sowohl in der neueren ausländischen, wie auch in der heimischen Literatur war und ist von arteriovenösen Anastomosen des öfteren die Rede. Auch die Innervation dieser Gebilde wurde bereits von mehreren Forschern studiert (Masson, Clara, R. A. Pfeiffer, Havlicek und Clark). Clara und Mitarbeiter haben die anatomischen Verhältnisse geklärt. Spanner hat mit Injektionen nachgewiesen, dass solche Anastomosen im Darm, in der Glandula submandibularis, in der Niere und auch in einem lange bekannten und viel studierten Organ, dem Kaninchenohr, vorkommen.

Masson stellte in den arteriovenösen Anastomosen des menschlichen Fingers ausserordentlichen Nervenreichtum fest. E. Brown sah in den ähnlichen Gebilden der Hundezunge marklose Fasern in der Media und markhaltige in der Adventitia, welch letztere im Bindegewebe reich verzweigten.

Weitere Angaben berichten darüber, dass in der Nähe der Anastomosen Vater—Pacinischen Lamellenkörperchen gefunden wurden (Grosse, v. Schumacher, Clara). Ihre Funktion erblicken diese Forscher in der Wahrnehmung der Veränderungen des osmotischen Drucks.

Kapillaren

Die Verbindungen zwischen Kapillarwand und Nervensystem zu erforschen ist eine der schwierigsten Aufgaben der Neurohistologie. Dass die Kapillaren in den meisten Fällen von einzelnen feinen dünnen Nervenfasern gefolgt sind, die sie kreuz und quer durchstreifen, ist längst bekannt. Die ersten Forscher, die sich um die Klärung der Innervationsverhältnisse bemühten (His 1863, Cicaccio 1864, Beale, Tomsa, Darwin, Grünhagen, Klein, Gad, Sihler, Meyer, Joris, Michajlow, Glaser), hielten diese wellig verlaufenden, die Kapillaren einmal hier, einmal dort berührenden Fasern für die Nervenfasern der Kapillaren. Dies dürfte auch zum Teil der Wahrheit entsprechen, denn schliesslich könnte die so häufige und auf so langer Strecke wiederholte Berührung als ausreichend für das Übertragen eines Impulses angesehen werden. Es ist aber auch denkbar, dass diese segmentale Berührung eventuell doch nicht ausreicht, um so plötzliche und ausgedehnte Reize zu übermitteln, wie sie z. B. nötig sind, um unter Umständen augenblickliche Veränderungen des Kapillarlumens auf langer Strecke zu bewirken.

Deshalb wurden die Forschungen auch in dieser Richtung fortgesetzt und man gelangte allmählich zu der Ansicht, dass die weiter oben erwähnten Fasern nur Begleitfasern der Kapillaren sind und neben diesen auch noch ganz feine Fasern vorhanden sind, die mit der Gefässwand in viel engerer Beziehung stehen als die ersteren. Derartige Untersuchungsergebnisse erhielten Nesterowsky, Krimke, Allegra, Botezat und besonders Bremer, Ceccherelli und Crevatin.

In neuerer Zeit haben sich Barbsdale und Wollard mit dieser Frage beschäftigt, nach der Meinung Stöhr's aber nicht mit viel Erfolg. Bessere Resultate erzielten Ohno, Gerneck, Clark und Dow, F. de Castro, Schabadasch, Akckeringa, Wilkinson, Hinsey, Lawrentjew, Zwaifach und Sunder—Plassmann, die schon Bilder publizierten, in deren Kenntnis der schnelle und sich gleichzeitig auf grosse Gebiete erstreckende Erfolg der Nervenwirkungen leichter verständlich und erklärbar wird. Stöhr und seine Schüler halten neuerdings auch hier das Terminalretikulum für das Erfolgsorgan des vegetativen Nervensystems, meines Erachtens aber ohne akzeptierbare morphologische Grundlage. Ernste Untersuchungen beschäftigten sich mit der Frage, ob die Pericyten unter nervösem Einfluss stehen (Busch, Reiser, Riegele,

Sunder—Plassmann (1938) und Zwaifach). Boeke (1932—33) untersuchte die Innervation der Kapillaren der Parotis, der Chorioidea und der Schweissdrüsen an menschlichem Material und am Herzen des Igels und stellte fest, dass zwischen Kapillarwand und Nervensystem ein plasmatischer Zusammenhang besteht. Nach der Meinung Stöhr's stimmt dieser ganze Boekesche Apparat — wie die Bilder bezeugen — mit dem Terminalretikulum überein, trotzdem Boeke mit allen möglichen Einwendungen gegen die Benennung Terminalretikulum ankämpft.

Stöhr hält auch in den Kapillaren das Terminalretikulum für die Nervenendverbindungen und meint, dass »das gleiche nervöse Terminalretikulum, das glatte Muskelfasern, Drüsen- und Bindegewebszellen mit seinen zarten Waben umklammert, zieht auch die Kapillarwand in seinen Bereich«.

Auch hier kann ich Stöhr nicht beipflichten, und zwar einfach deshalb nicht, weil ich in den Kapillaren ein Terminalretikulum nie gesehen habe und auch heute nicht sehe. Auch Michelis und Nonidez haben ein solches nicht beobachtet und halten die feinen Fasern des Terminalretikulums für argentophile Fasern. Stöhr qualifiziert die diesbezügliche Feststellung von Noridez als auf »unter Verwendung einer ungenügenden histologischen Technik« hergestellten Präparaten beruhende und nicht bewiesene Behauptung. Busch, Wollard, Millen u. a. lehnen den Standpunkt Stöhr's ebenfalls ab. Ich würdige den Standpunkt Stöhr's und auch, dass er an seinen mikroskopischen Feststellungen festhält, muss aber leider auch hier gegen das Terminalretikulum Stellung nehmen, ebenso wie weiter oben bei dem glatten Muskelgewebe und dort, wo die neurohistologischen Verbindungen der glatten Muskulatur der Media auf dem Spiele stehen.

Bei der Untersuchung mehrerer hundert Präparate, die zumeist nach der Bielschowskyschen Methode hergestellt wurden, habe ich nie und nirgends ein Terminalretikulum und auch keinerlei plasmatische Zusammenhänge zwischen dem Nervensystem und den Endothelzellen der Kapillarwand gesehen. Ich habe aber auch nie kopf-, kugel- oder knopfförmige Nervenendigungen gesehen, von denen die neuere Literatur berichtet und die eine Zeit lang auch Stöhr für motorische Endigungen der Kapillarwand hielt.

Meine Auffassung ist nun, dass die Wand der Kapillaren unter starkem nervösem Einfluss steht, der einerseits von den Begleitfasern, andererseits von den lockeren Geflechten gesichert wird, die sich der Kapillarwand eng anschliessen. Freie Nervenendigungen, wie sie früher besonders auf Grund der Golgischen Methode beschrieben wurden und wie sie einige Forscher nach Methylenblau-Vitalfärbung gesehen haben wollen, sind mir nie zu Gesicht gekommen und ich glaube, dass solche in Wirklichkeit auch nicht existieren. Ich meinerseits halte die aus verschiedenen Richtungen kommende wiederholte Berührung für die Reizübertragung bzw. für die Möglichkeit einer Reizübernahme vollkommen ausreichend, um so mehr, als ich weder Endigungen



Abb. 9. *Felis domestica:* Arcus aortae: *a)* Nervenstamm; *b)* Nervenfaser; *c)* Vasa vasorum; *d)* Bindegewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 400 ×

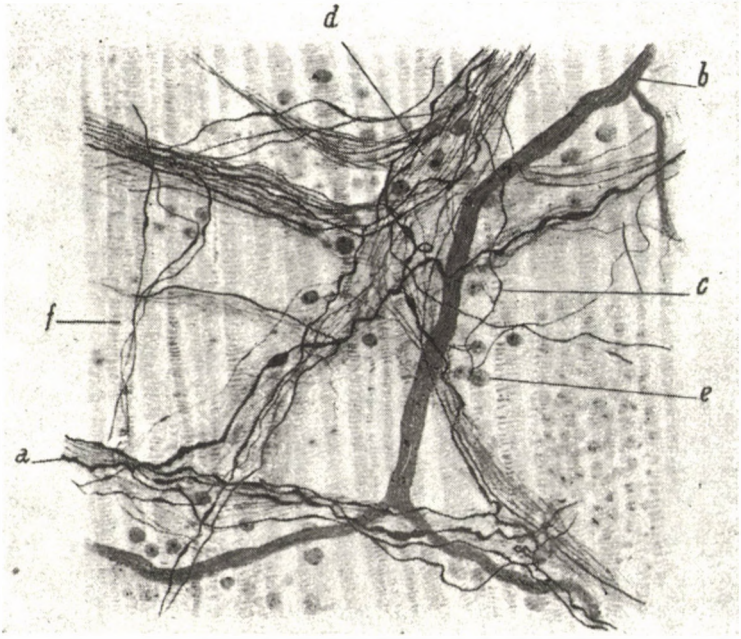


Abb. 10. *Tinca vulgaris:* Magen: *a)* Nervenfaser; *b)* Blutkapillare; *c)* Begleitfaser; *d)* Nervengeflecht; *e)* Nervenzelle; *f)* quergestreiftes Muskelgewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 585 ×

noch ein Terminalretikulum wahrgenommen habe, wenn auch anzunehmen ist, dass die Fasern an oder zwischen den Endothelzellen enden.

Übrigens sind die Kapillaren an einzelnen Gefässabschnitten, vor allem in der äusseren Schicht der Adventitia — wie die Präparate beweisen — von sympathischen Stämmchen begleitet, die auch Äste an das benachbarte Kapillarnetz und an die kleinen Arterien abgeben. Besonders reich, bzw. stark sind diese Nerven im Aortenbogen der Katze, der meinen allgemeinen Erfahrungen nach hinsichtlich der sympathischen Innervation am reichsten ausgestattet ist (Abb. 9). Häufig sind gewöhnlich auch die von Stöhr als Begleitfasern bezeichneten Fasern, die nicht immer den Kapillaren folgen, sondern diese stellenweise verlassen, um dann wieder zu ihnen zurückzukehren, sich über

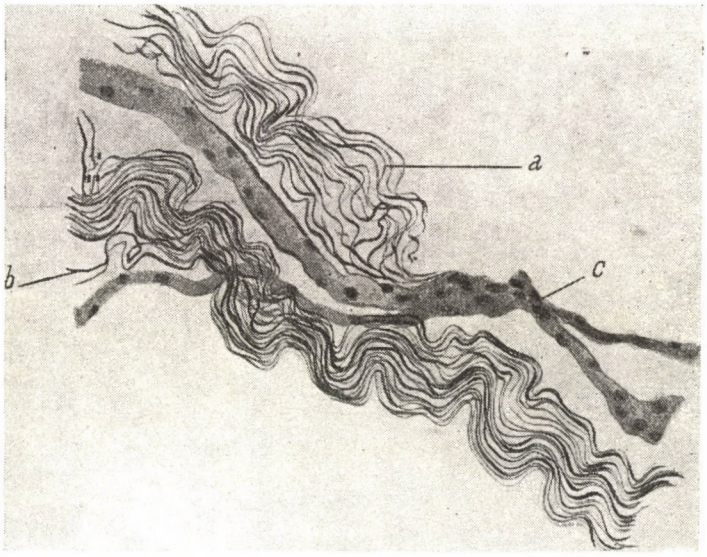


Abb. 11. *Bos taurus :* Arcus aortae: *a)* Begleitnervenstamm ; *b)* Nervenfaser ; *c)* Blutkapillare. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 400 ×

sie hinwegsetzen und auf mehr oder minder langer Strecke mit dem Endothel in Berührung stehen (Abb. 10). Diese verschieden dicken, und wahrscheinlich verschiedenen Stellen entspringenden Fasern sind besonders im Darm des Schleies gut sichtbar und bequem zu studieren. Äusserst geeignet für derartige Untersuchungen erwies sich die Submucosa des Magen-Darmtraktes des Schleies, doch sind auch im Aortenbogen und in den Kranzgefässen des Rindes sehr schöne Erscheinungsformen anzutreffen. Diese Bemerkung ist scheinbar überflüssig, aber nur scheinbar, da sich selbst in den Gefässen der verschiedenen Organe ein und desselben Tieres grosse histologische Unterschiede ergeben ; noch grössere Abweichungen aber bestehen in den Gefässen der verschiedenen Arten bzw. verschiedenen Gruppen der Systematik angehörenden Tiere, worin

sich einerseits die Lebensweise und andrerseits die Philogenese widerspiegelt. Es wäre an der Zeit, die Tiere auch von diesem Gesichtspunkt aus histologisch gründlich zu untersuchen, denn ich bin überzeugt, dass Unterschiede und Ähnlichkeiten, allmähliche Umwandlung und Entwicklung sich in der Gefässwand ebenso äussern und ebenso überzeugend in Erscheinung treten, wie z. B. in den Knochen oder in der Struktur bzw. Entwicklung des Zentralnervensystems.

In den Kranzgefässen und in der Aorta des Rindes sind die sympathischen Bündel aufgelockert, die einzelnen Fasern glatt, stark gewellt und verschiedenen Kalibers (Abb. 11). Diese aufgelockerten Bündel, deren Lockerheit und Gewellt-



Abb. 12. *Homo:* Arteria coronaria cordis, Blutkapillare: *a)* Endothel; *b)* Endothelzellkern; *c)* Nervenfaser; *d)* Begleitfaser; *e)* Knotenpunkt. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 900 ×

heit mit der Lumenveränderung der erwähnten Gefässabschnitte zusammenhängt, laufen, wie Abbildung 11 zeigt, unmittelbar neben bzw. auf den Kapillaren; selbstverständlich ist es möglich, dass wenigstens ein Teil derselben auch auf ihnen endet, wenn ich auch in meinen mikroskopischen Präparaten solchen Endigungen bisher nicht begegnet bin.

Doch finden wir neben den Begleitfasern vor allem in den Kranzgefässen eine grosse Anzahl von Fasern, die ausgesprochen der Innervation der Gefässwand dienen (Abb. 12), und die, wie Abbildung 12 zeigt, eigentlich zwei Systeme bilden. Während der eine Teil mit der Gefässwand parallel verläuft, und zwar von mehreren Seiten her, durchstreift der andere kreuz und quer die so leer gebliebenen Stellen. Die Fasern treten gut hervor, sind wellig und stellenweise fein fibrilliert und scheinen hie und da zu einem feinen fibrillären End-

netz bzw. Geflecht zu zerfallen. Endigungen in ganz bestimmter Form sind nicht recht zu entdecken, doch besteht kein Zweifel, dass einige von ihnen im Plasma der entsprechenden Zellen bzw. an der Zelle enden. Allgemein gilt auch hier, was ich schon an anderer Stelle wiederholt betonte, dass die Klärung solcher Grenzfragen mit den heutigen Untersuchungsmethoden ziemlich schwer ist. Soviel aber ist auch an der Abbildung festzustellen, dass die Kapillaren ebenfalls einer ausserordentlich intensiven Nervenwirkung unterstehen, worin u. a. die schnelle Lumenveränderung eine Erklärung findet, die in den Geweben sozusagen mit der Schnelligkeit eines Gedankens einen Blutreichtum oder aber fast völlige Blutleere nach sich zieht.

Hiermit wäre ich eigentlich am Ende der efferenten Innervation der Blutgefässe angelangt, doch soll um der Vollständigkeit willen auch noch einiges über die Beziehungen zwischen Retikuloendothel und Nervensystem gesagt werden und zwar um so mehr, als Untersuchungen in dieser Richtung bereits in der Literatur erschienen sind. Namentlich die neueren Untersuchungen R i e g e l e s an der Leber haben fast einwandfrei bewiesen, dass in den K u p f e rzellen der Leber, besser gesagt in das Protoplasma derselben, Nervenfasern eintreten, was zweifellos darauf schliessen lässt, dass die Funktion der sich auf dem Endothel der Leberkapillaren befindenden Sternzellen tatsächlich nervösem Einfluss untersteht. Wenn dem so ist, so besteht auch kein Zweifel darüber, dass die Funktionierung des gesamten retikuloendothelialen Systems vom Nervensystem gesteuert wird, woraus wiederum zwanglos folgt, dass die unter gewissen Umständen in Erscheinung tretenden Blockadeerscheinungen ebenfalls durch aus dem Nervensystem kommende Impulse gelenkt werden. Hier harren aber noch zahlreiche Probleme einer Lösung.

Nervenzellen

Schon die früheren Forscher hat die Frage stark beschäftigt, ob in der Wand der Blutgefässe Nervenzellen bzw. in den Verlauf der efferenten Fasern eingeschaltete Ganglien vorhanden sind. In der Literatur erschienen auch bereits Antworten auf diese Frage, die aber divergierend und allzu dehnbar waren, um die Tatsachen ernstlich und genau bewerten zu können. So kann also gesagt werden, dass den bisherigen Angaben nach echte Nervenzellen aus dem Verlauf der Blutgefässe kaum beschrieben worden sind. S t ö h r schreibt in einer diesbezüglichen Arbeit: »Im Laufe vieler Jahre habe ich nur ein einziges mal in der Adventitia einer Arterie aus dem Plexus chorioideus eine sehr kleine Ganglienzelle gesehen und abgebildet.« G l a s e r (1931) behauptet, dass Nervenzellen nur in den Arterien der grossen Körperhöhlen vorkommen wie z. B. in der Aorta, in der Arteria renalis, in der Carotis interna usw. S t ö h r meint, dass hier Nervenzellen tatsächlich vorkommen dürften,

aber nicht in der Adventitia, sondern im periadventitiellen Bindegewebe. Hierin dürfte Stöhr im grossen und ganzen Recht haben. In den grösseren Arterien, und besonders in dem die grossen Arterien umgrenzenden periadventitiellen Bindegewebe sind Nervenzellen und Ganglien verhältnismässig häufig, wie ich mich anlässlich der Untersuchung der Coronarieninnervation überzeugen konnte. Bei Menschen und Tieren sind vereinzelte Nervenzellen, aber auch Ganglien nicht nur im periarteriellen Bindegewebe, sondern auch in der Adventitia selbst nachweisbar, wie ich an der menschlichen und tierischen Aorta, besonders an der der Katze, feststellen konnte. Es sind dies typische

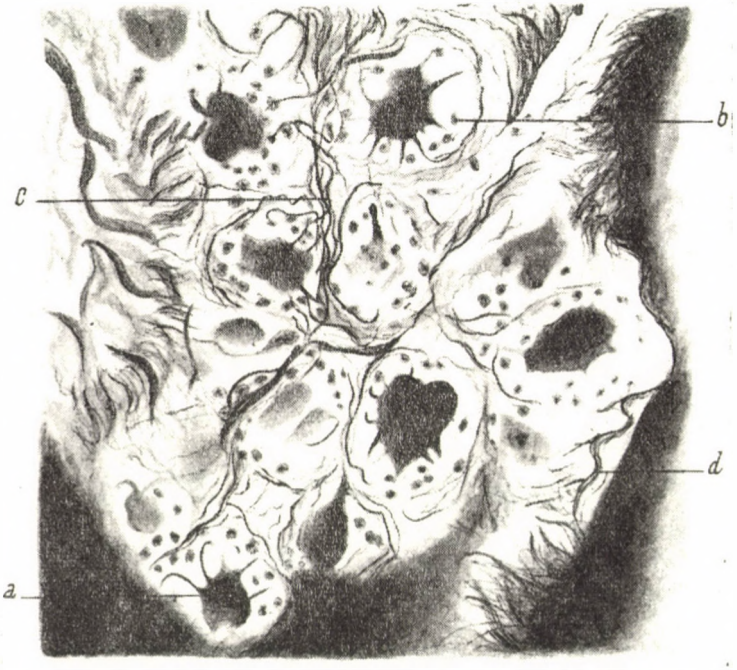


Abb. 13. *Homo:* Arteria coronaria cordis, Ganglion: *a)* Nervenzelle; *b)* Pericytenkern; *c)* Nervengeflecht; *d)* Nervenfaser. Bielschoswkysches Verfahren. Vergrösserung 500 ×

sympathische Elemente, die Literaturangaben nach in der Arterienwand der Körperhöhlen ziemlich häufig sind. Ich selbst habe aber bisher Nervenzellen ausschliesslich in der Wand der Aorta und der Coronarien gesehen, nie dagegen in den Carotiden oder in der Arteria renalis, die ich diesbezüglich mit der grössten Sorgfalt untersucht habe.

Wie schon erwähnt, sind die Ganglien am häufigsten in den Kranzgefässen anzutreffen, besonders beim Menschen, und zwar unmittelbar am Rande der Adventitia und im Aortenbogen. In der Wand der Kranzgefässe sind nicht nur die in den Verlauf der Nerven eingeschalteten Nervenzellen, sondern auch

mehr oder weniger grosse sympathische Ganglien ziemlich zahlreich. Schon Glaser beobachtete und publizierte Nervenzellen sympathischen Typs aus den Kranzgefässen des Schweines; ich selbst imprägnierte solche in grosser Zahl aus den ähnlichen Organen des Menschen. Diese Ganglien sind nicht selten, ja beim Menschen im periarteriellen Bindegewebe, aber auch in der Adventitia selbst ziemlich häufig, wie ich sie auch selbst in grosser Zahl gesehen und mitgeteilt habe; hier sei eines wiedergegeben, das Zellen und Fasern in überaus reicher Menge enthält (Abb. 13).

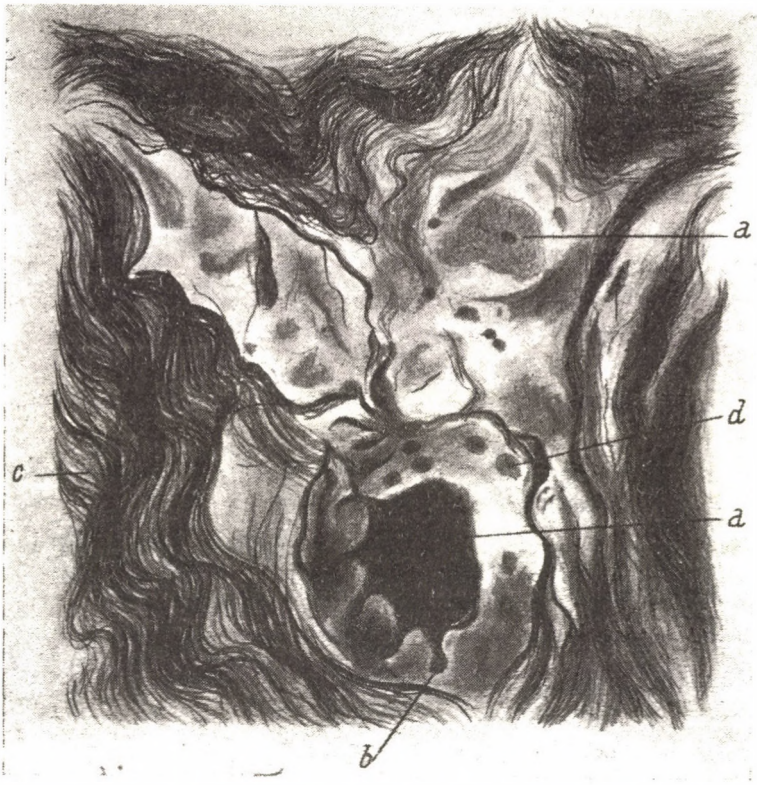


Abb. 14. *Homo:* Arteria coronaria cordis, Ganglion: *a)* Nervenzelle; *b)* Dendritlamelle; *c)* Nervengeflecht; *d)* Pericytenkern. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 1000 ×

Diese Ganglien sind, ihrer Struktur nach zu urteilen, sämtlich sympathischer Natur: alle ihre Zellen haben mehrere Fortsätze und gehören grösstenteils dem Dogiel I-Typ an, da von den vielen Ausläufern nur einer weiterstrebt und zum Achsenfaden einer selbständigen Nervenfaser wird, während die übrigen in unmittelbarer Nähe der Zelle verbleiben. Von den weiterziehenden Fasern ist nichts besonderes zu sagen. Sie sind, wie gewöhnlich alle sympathischen Fasern, marklos, glatt, gut umgrenzt, zumeist varixenfrei, sie über-

schreiten das Ganglion und sind als selbständige Fasern der postganglionären Bündel in der Regel auf längerer Strecke zu verfolgen. Die übrigen Fortsätze, die im Sinne der neuronalen Nomenklatur hier leicht Dendriten zu nennen sind, bleiben in nächster Nähe der Zelle, wo sie frei zwischen den Pericyten enden. Die Endigungen können meistens nicht genau verfolgt werden, doch habe ich Präparate, die deutlich erkennen lassen, dass es sich um typische Lawrentjewsche Dendritlamellen handelt, deren sensible Natur in diesem Falle ausser Zweifel steht (Abb. 14). Unter den die Ganglien aufbauenden Zellen befinden sich auch solche, deren Fortsätze zwei verschiedenen Wurzeln entspringen, sich nach ganz kurzer Strecke vereinen und so einen Hohlraum umschliessen (Abb. 15). Zellen dieses Typs nannte Levi, der als erster solcher ansichtig wurde, Fensterzellen. Struktur und Eigentümlichkeit dieser Zellen

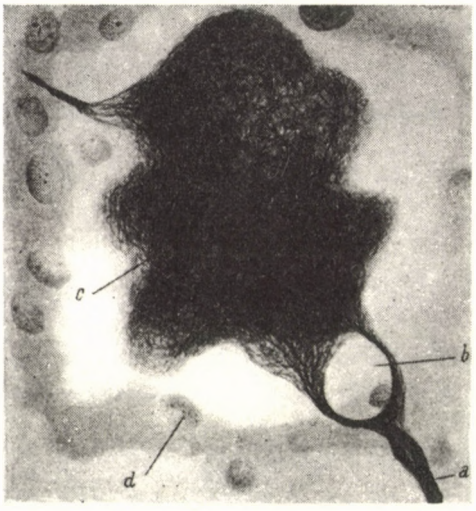


Abb. 15. *Homo:* Arteria coronaria cordis: Gefensterte Nervenzelle: *a)* Fortsatz; *b)* Fenster; *c)* Neurofibrille; *d)* Perieytenkern. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 1800 ×

sind längst bekannt, ihre physiologische Rolle dagegen ist noch ungeklärt. Es könnte u. a. daran gedacht werden, dass dieses nicht allzu seltene morphologische Gebilde eine Entwicklungsanomalie darstelle, dagegen spricht aber die Erfahrung, dass es auch nicht-sympathische Ganglien gibt, bei denen diese Erscheinungsform ganz allgemein ist.

Ausser in den Kranzgefässen kommen Ganglienzellen bzw. Ganglien meinen Erfahrungen nach auch in der Aorta vor. Diesbezüglich möchte ich in erster Linie den menschlichen Aortenbogen erörtern, in dem ich an der Austrittstelle der Arteria coronaria cordis, und zwar ganz deutlich in der Adventitia selbst, ein wohlentwickeltes und gut umschriebenes Ganglion fand (Abb. 16). Seine Zellen sind ebenfalls sympathische Zellen vom Dogiel I-Typ, von

deren vielen Ausläufern nur einer zum Achsenfaden einer selbständigen Nervenfaser wird, die weit fortzieht und sich dann den übrigen Nervenfasern anschliesst. Die Zellen sind, wie die Abbildung zeigt, von Pericyten kapselartig umgeben und die kurzen Fortsätze enden noch innerhalb der Kapsel. Das Ganglion selbst

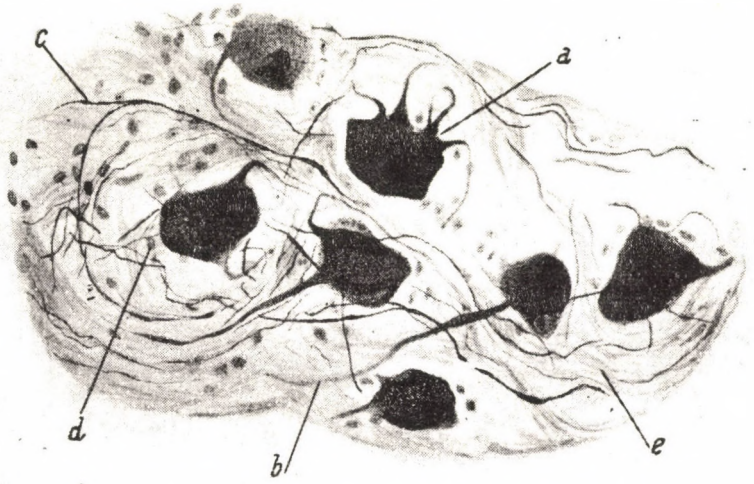


Abb. 16. *Homo :* Ganglion aus der Aortenwurzel : *a)* Nervenzelle ; *b)* Fortsatz ; *c)* Nervenfaser; *d)* Pericytenkern ; *e)* Bindegewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 600 ×

ist nicht fasernreich, aber dennoch ein typisches Ganglion, was auf Grund der Zeichnung verständlich und sowohl morphologisch wie auch physiologisch leicht erklärbar wird.

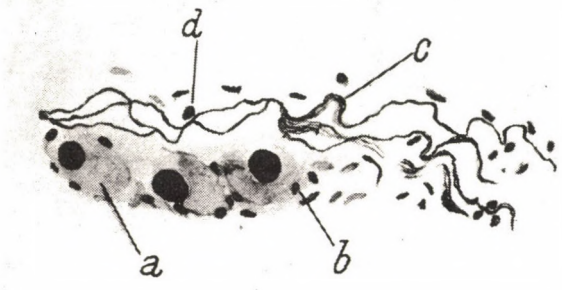


Abb. 17. *Felis domestica :* Ganglion aus dem Aortenbogen : *a)* Nervenzelle ; *b)* Pericytenkern ; *c)* Nervenfaser ; *d)* Bindegewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 300 ×

Ganglienzellen fand ich auch im Aortenbogen der Katze, und zwar nicht im periarteriellen Bindegewebe, sondern ausgesprochen an der Aussenschicht der Adventitia (Abb. 17). Die Zellen sind typische, mit einem exzentrischen

Kern versehene Nervenzellen, deren Fortsätze sich nicht imprägnieren liessen, doch sprechen ihre Lage und ihre Anschlussverhältnisse zum Nervensystem bzw. zu den sympathischen Fasern unbedingt für ihre Zugehörigkeit zum sympathischen Nervensystem.

Nervenzellen aus der Wand der Blutgefässe wurden von B e t h e beschrieben, der als vielseitiger Forscher und Vertreter der Kontinuitätslehre sich mit der Untersuchung des Nervensystems der verschiedensten Vielzeller mit dem E h r l i c hschen Methylenblau-Vitalverfahren beschäftigte und überall Anhaltspunkte dafür fand, dass die morphologischen Elemente

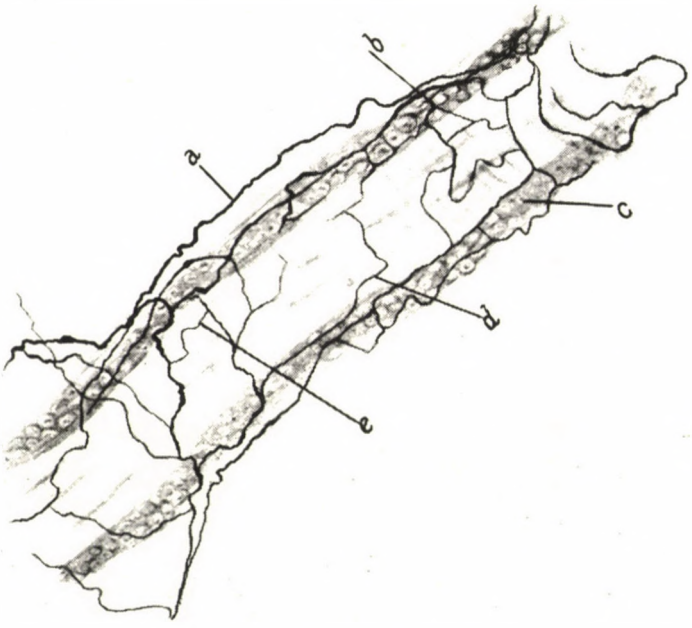


Abb. 18. *Bufo viridis:* Gaumenschleimhaut. Innervation einer Arterie: *a)* Begleitfaser; *b)* Knotenpunkt; *c)* glatte Muskelzelle; *d)* Nervenfaser; *e)* Nervengeflecht. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 800 ×.

des Nervensystems per continuitatem miteinander verbunden sind. So gelangte er zu der Gaumenschleimhaut des Frosches, wo er ausser anderem in der Wand der Arterien multipolare Nervenzellen feststellte, die am ganzen Gebiete der Adventitia, und besonders an deren äusserem Rande sich einander per continuitatem anschliessen, d. h. die Fortsätze der einen Nervenzelle mit denen der benachbarten anastomisieren. B e t h e sah in dieser Feststellung — und auf seine in anderer Richtung angestellten Untersuchungen an Wirbellosen gestützt — eine Grundlage für die Aufstellung des sogenannten diffusen

Nervensystems, welches dann als morphologische Tatsache in die Lehr- und Handbücher überging und auf dem die Physiologen ihre neurophysiologischen Erklärungen begründeten.

Diesbezüglich habe ich schon vor Jahren mitgeteilt (Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie, Bd. 27, Heft 5, 1938), dass die B e t h eschen »nervösen Zellen«, die er später in seiner Monographie »Ganglienzellen« nannte, und die angeblich mit den benachbarten Zellen anastomisieren, nicht existieren. Meine später an anderen Tieren und am Menschen vorgenommenen Untersuchungen haben bewiesen, dass weder in der Wand der Blutgefässe, noch wo anders, Nervenzellen vorkommen, deren Ausläufer miteinander anastomisieren und dass somit auch ein diffuses Nervensystem, von dem die Anhänger der Kontinuitätslehre auch heute noch reden und auf den die Physiologen ihre Erklärungen aufbauen, nicht existiert! Es gibt in der Wand der Blutgefässe Nervenzellen, diese anastomisieren jedoch niemals und stellen somit einfache sympathische Zellen dar, die für die Annahme eines diffusen Nervensystems nicht die geringste morphologische Unterlage bieten. Dass übrigens in der Gaumenschleimhaut des Frosches in der Wand der Arterien keinerlei Nervenzellen vorhanden sind, geht aus Abbildung 18 einwandfrei hervor. Diese Zeichnung, die ein aus der Gaumenschleimhaut eines Frosches hergestelltes Präparat darstellt, lässt an der Wand der mittleren Arterien ein ausserordentlich reiches Geflecht sympathischer Fasern erkennen. Die im Geflecht eingelagerten dreieckigen Knotenpunkte sind keine Nervenzellen, sondern unbedeutende Formationen, die mit der Morphologie oder Physiologie des Nervensystems nichts besonderes zu tun haben. Im Knotenpunkt des Fasernursprunges bzw. der Bifurkationen finden sich derartige dreieckige Gebilde überall, vorwiegend aber an der Muskelschicht des Darmkanals der höheren Wirbellosen.

Afferente Fasern

Die neueren neurohistologischen Untersuchungen, die auf Grund der von der experimentellen Physiologie gemachten Feststellungen eingeleitet wurden, haben mehrfach bewiesen, dass in der Wand der Blutgefässe ausser Effektoren auch Rezeptoren enthalten sind. Als solche Rezeptoren sind alle jene verschieden dicken und verschieden geordneten Nervenfasern anzusprechen, die in der Gefässadventitia verlaufen und besonders in einigen empfindlicheren Arterienabschnitten oft reiche Geflechte bilden. Besonders reich sind diese Geflechte im Aortenbogen, wo auch dicke markhaltige Fasern der speziellen Rezeptoren an ihrem Aufbau beteiligt sind. Reich sind sie auch in den Kranzarterien, wo sie sozusagen den ganzen mittleren Teil der Adventitia bedecken (Abb. 19). Sie enthalten ganz dünne, fast neurofibrillenartige, aber auch zahl-

reiche stark wellige, dicke Fasern, in denen an einigen Segmenten auch die Fibrillen deutlich sichtbar werden. Ein Teil der Fasern verzweigt sich und tritt in enge Verbindung mit den Bindegewebezellen. Ihrem Gefüge und ihren Verbindungsformen nach dürfte es sich bei einem ansehnlichen Teil der Geflechtsfasern um typische sensible Elemente handeln, die — da sie keinerlei spezifische Verbindungsverhältnisse aufweisen und sich auch der Media nicht anschliessen — nur schmerzempfindende Fasern sein können oder möglicherweise auch die Veränderungen des Gefässlumens wahrnehmen und so

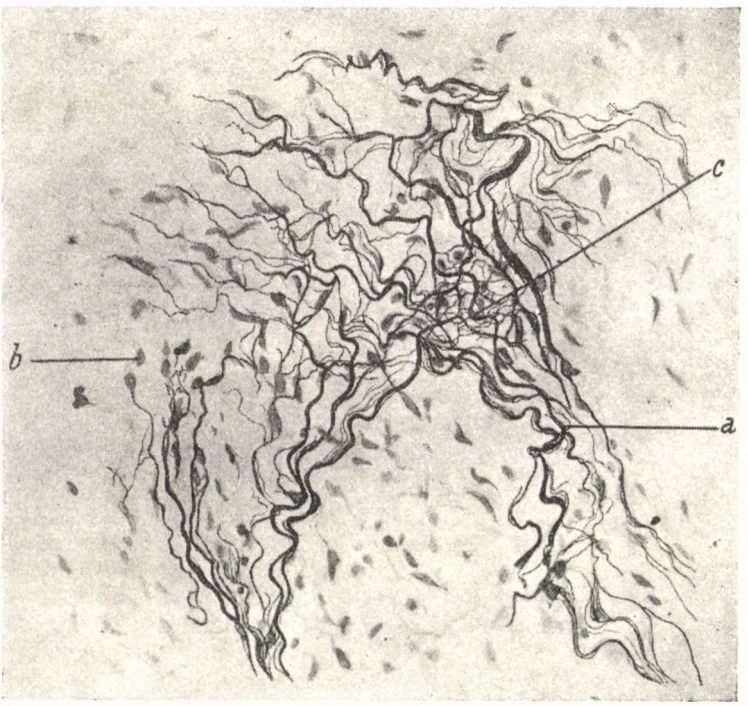


Abb. 19. *Bos taurus :* Arteria coronaria cordis. Nervengeflecht aus der Adventitia : *a)* Nervenfaser ; *b)* Bindegewebe ; *c)* Nervengeflecht. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 500 ×

als Rezeptoren an der Lumenregulierung teilnehmen. Ausserordentlich reiche Geflechte dieser Art weisen die Kranzarterien des Ochsen auf. Es steht ausser Zweifel, dass die Zahl und die physiologische Rolle dieser Fasern mit der Leistungsfähigkeit des Herzens und auch mit der Lebensweise des Tieres eng zusammenhängen.

Reich an afferenten Fasern ist auch die Adventitia der Kranzarterien des Menschen (Abb. 20), allerdings sind hier die Geflechte nicht so dicht, aber dafür viel feiner. Besonders einige Abschnitte der Adventitia sind mit auffallend feinen und relativ reichen Geflechten versehen, die den Eindruck irgendeines

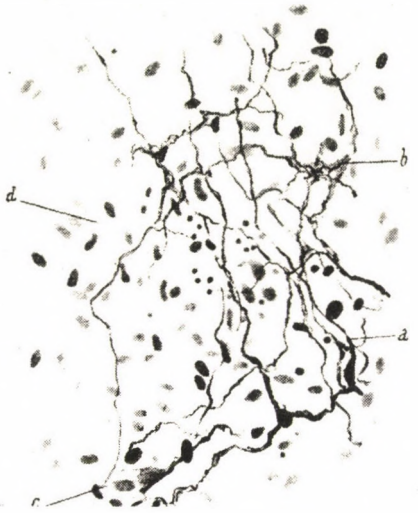


Abb. 20. *Homo*: Arteria coronaria cordis. Nervengeflecht aus der Adventitia: *a)* Nervenfaser; *b)* Neurofibrille; *c)* Nervenendnetz; *d)* Bindegewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 800 ×



Abb. 21. *Homo*: Arteria renalis. Dendritische Verzweigung aus der Adventitia. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 400 ×

spezifischen Endorgans erwecken. Hierauf deuten die feine Fibrillierung der dünnen Fasern und die Anwesenheit der ungewöhnlich grossen und feinen neurofibrillären Netze, mit denen die Fasern sich an einigen Abschnitten ihrer Bahn und auch terminal den Bindegewebselementen anschliessen.

Die Arteria renalis enthält ebenfalls zahlreiche afferente Fasern. Gewöhnlich verlaufen sie in geringer Zahl in dicken sympathischen Stämmen, oder einzeln inmitten einer Markscheide oder ohne eine solche, aber immer in der für die cerebrospinalen Fasern charakteristischen Form und Gruppierung. In besonders auffallender Form treten sie in der menschlichen Arteria renalis in Erscheinung (Abb. 21). Charakteristisch für diese Fasern sind die reiche Verästelung und die überaus feinen Endästchen; die gewöhnlich zu zweit oder zu dritt nebeneinander herziehenden Fasern sind — wie Abb. 21 zeigt — mit grossen Varixen beladen. Präterminal beginnen sie sich zu verästeln, aber in einer Art, die in den Gefässwänden nur ganz selten vorkommt. Die feinen Ästchen treten fast monopodial aus einem Ast heraus, lassen ähnliche oder noch feinere, sich bis fast zur Unsichtbarkeit verjüngende Ästchen entspringen und verschwinden dann ohne jegliche Terminalformation zwischen den Bindegewebefasern. Das Gefüge des Hauptastes, Verlauf, Verzweigung und scheinbare Endigung der Nebenzweige lassen vermuten, dass hier irgendwo auch eine neurofibrilläre, retikuläre Endformation vorhanden sein muss, die zu imprägnieren mir aber bisher leider nicht gelungen ist. Die ganze beschriebene Verzweigungs- und Endigungsform ist nicht häufig, da sie aber sowohl hinsichtlich ihrer Struktur wie auch in ihrer ganzen Erscheinungsform zweifellos den Stempel zentralen Ursprungs an sich trägt, dürfte sie eine sensible, und als solche eine schmerzempfindende Faser oder aber ein wesentlicher Teil der später zu erörternden reflexogenen Zone sein.

Pressorezeptoren

Ausser den afferenten Fasern, die für alle Gefässwände charakteristisch sind und die allgemeinen sensiblen Elemente der Blutgefässe darstellen, finden sich auch besonders konstruierte und der Erfüllung spezieller Aufgaben dienende Rezeptoren, die in gewissen Schlagadergebieten überaus empfindliche reflexogene Zonen bilden.

Bisher sind uns drei solche reflexogene Zonen bekannt, dies sind der Arcus aortae, der Sinus caroticus und die Arteria renalis. Die beiden ersten sind sowohl in anatomischer wie auch in histologischer Hinsicht längst bekannt, die dritte habe ich im Laufe eigener Untersuchungen in der Arteria renalis entdeckt.

Der Aortenbogen ist das am längsten bekannte Rezeptorenfeld des Blutgefässsystems. Eine ganze Reihe von Versuchen und Durchschneidungen hat

bewiesen, dass durch dieses die Erhöhung des Blutdruckes und der Herzschläge reflektorisch gehemmt wird. Da meines Wissens die Rezeptoren selbst und auch ihre Verbindungsverhältnisse bisher unbekannt sind, habe ich zur Klärung dieser Frage Untersuchungen am Aortenbogen des Menschen, des Rindes, des Schweines und des Pferdes angestellt, über deren Ergebnisse ich im folgenden kurz berichten will.

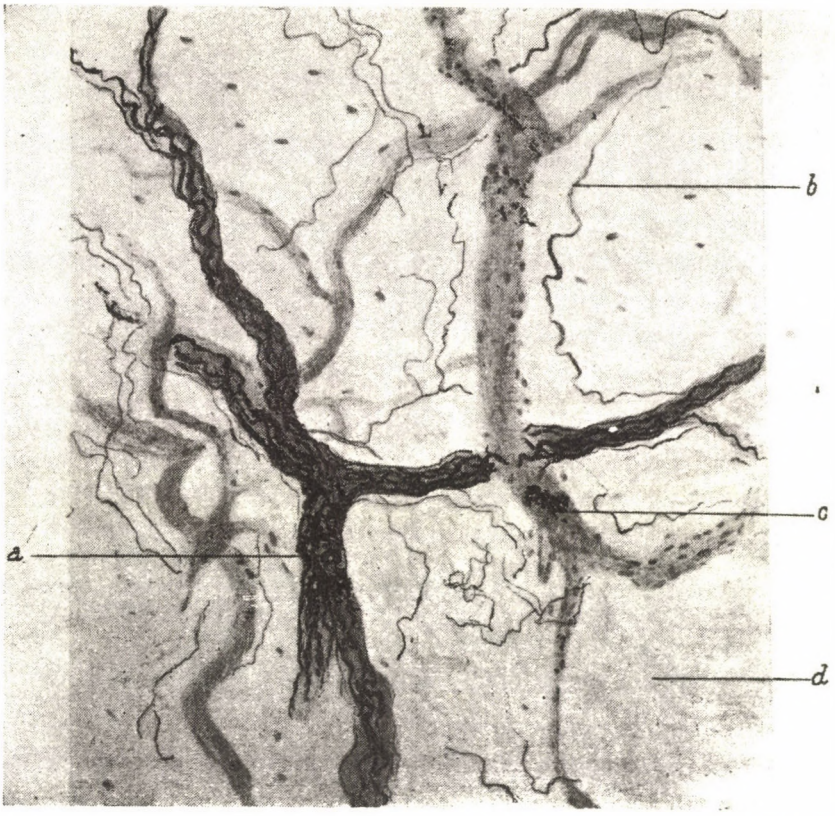


Abb. 22. *Homo*: Arcus aortae: *a)* Nervenstamm; *b)* Nervenfaser; *c)* Blutgefäss; *d)* Bindegewebe. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 800 ×.

In jenem Abschnitt des menschlichen Aortenbogens, wo die Arteria brachiocephalica entspringt, befindet sich ein neurologisch relativ scharf umrissener Adventitiateil, der ein so reiches System sensibler Nervenendigungen zeigt, wie es ausser in der Adventitia des Sinus caroticus kaum irgendwo zu beobachten ist. In diesem Abschnitt treffen über die Arteria brachiocephalica grössere, aus markhaltigen Fasern bestehende Stämme ein, die an Gefrierschnitten nach B i e l s c h o w s k y wunderschön imprägniert und mitsamt ihrem ganzen Endsystem ausgezeichnet studiert werden können (Abb. 22). Diese Fasern sind durch eine überaus reiche, oft ganz planlose Verzweigung gekennzeichnet

und dadurch, dass ihre äusserst feinen Endfäserchen sich zu neurofibrillären Lamellen verbreitern, die uns das Ende des Nervensystems und seine Beziehungen zu dem Endorgan deutlicher als alles bisher Gesehene vor Augen führen. An gut gelungenen Präparaten werden unzählige feine Nervenendigungen sichtbar, die durch die erwähnten dicken Fasern diesen Teil der Aorta zu einem wahren neurofibrillären Lamellensystem gestalten (Abb. 23). Obwohl das allgemeine Nervenbild auf dem ganzen sensiblen Gebiet nahezu gleich ist, bietet es doch so zahlreiche Variationen, dass ich nicht umhin kann, einige besonders interessante Endformationen näher zu beschreiben.



Abb. 23. *Homo :* Arcus aortae: *a)* Nervenfaser ; *b)* Varix ; *c)* Neurofibrille ; *d)* Nervenendigung. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 800 ×

Gewöhnlich ziehen die in die Adventitia eintretenden starken, mit dicken Markscheiden versehenen Fasern in grosser Zahl nebeneinander her, zerfallen dann in Zweier- und Dreiergruppen, um danach so oder auch einzeln lange Strecken zurückzulegen, ohne Seitenäste abzugeben. Es ist aber auch keine Seltenheit, dass die Fasern des aus vielen Faserelementen bestehenden Nerven plötzlich divergieren, sich überaus stark verjüngen und dann nicht weit vom Stamm selbst in das System der Endapparate übergehen. Es gibt auch Fälle wo die Fasern sich voneinander entfernen, stark wellig werden und ein grossmaschiges sensibles Geflecht bilden (Abb. 24). In solchen Geflechten erscheinen, wie aus der Abbildung ersichtlich, manchmal grosse nervenzellenartige Gebilde. Dies sind aber keine Zellen, sondern grosse Varixe, an deren Entstehung auch

pathologische Ursachen teilgehabt haben können. Derartige Nervenformationen sind in der Aorta selten und zumeist auf den inneren Teil der Adventitia beschränkt, stellen aber ausgesprochen spezifische Gebilde dar, die in anderen Organen nirgends vorkommen.

Häufiger sind die dendritischen Verzweigungen und die sich diesen anschliessenden Endorgane, die am inneren Teil der Adventitia dort vorkommen, wo diese sich der Media auflegt. Hier sind die Endapparate so zahlreich und so fein, aber dabei so übersichtlich, dass sie einem fast Bewunderung abzwingen.



Abb. 24. *Homo*: Arcus aortae: *a)* Nervenfaser; *b)* Varix; *c)* Myelinscheide; *d)* Neurilemmakern; *e)* Neurofibrille; *f)* Nervengeflecht. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 800 ×.

Ein solches aussergewöhnlich schönes, überaus reiches Fasersystem wird durch die folgende Zeichnung (Abb. 25) veranschaulicht. Aus der dicken markhaltigen Faser zweigt — wie auf der Abbildung ersichtlich — ein stark und deutlich fibrillierter Seitenast ab, der nach relativ kurzer Strecke in zwei Äste zerfällt. Die an Umfang stark zunehmenden Äste werden stellenweise lamellenförmig fibrilliert und beginnen dann allmählich ihre Verästelung, die schliesslich so starke Ausmasse annimmt, dass sie in der Verzweigung der peripheren Fasern einzig dasteht. Die Ästchen sind stellenweise stark verjüngt, dann plötzlich wieder verdickt und bilden auch in ihrem Verlauf mehr oder weniger grosse neurofibrilläre Lamellen. Die Zahl dieser zwischengeschalteten neurofibrillären Plättchen ist so gross, dass sie sozusagen jede kleinste Partie der

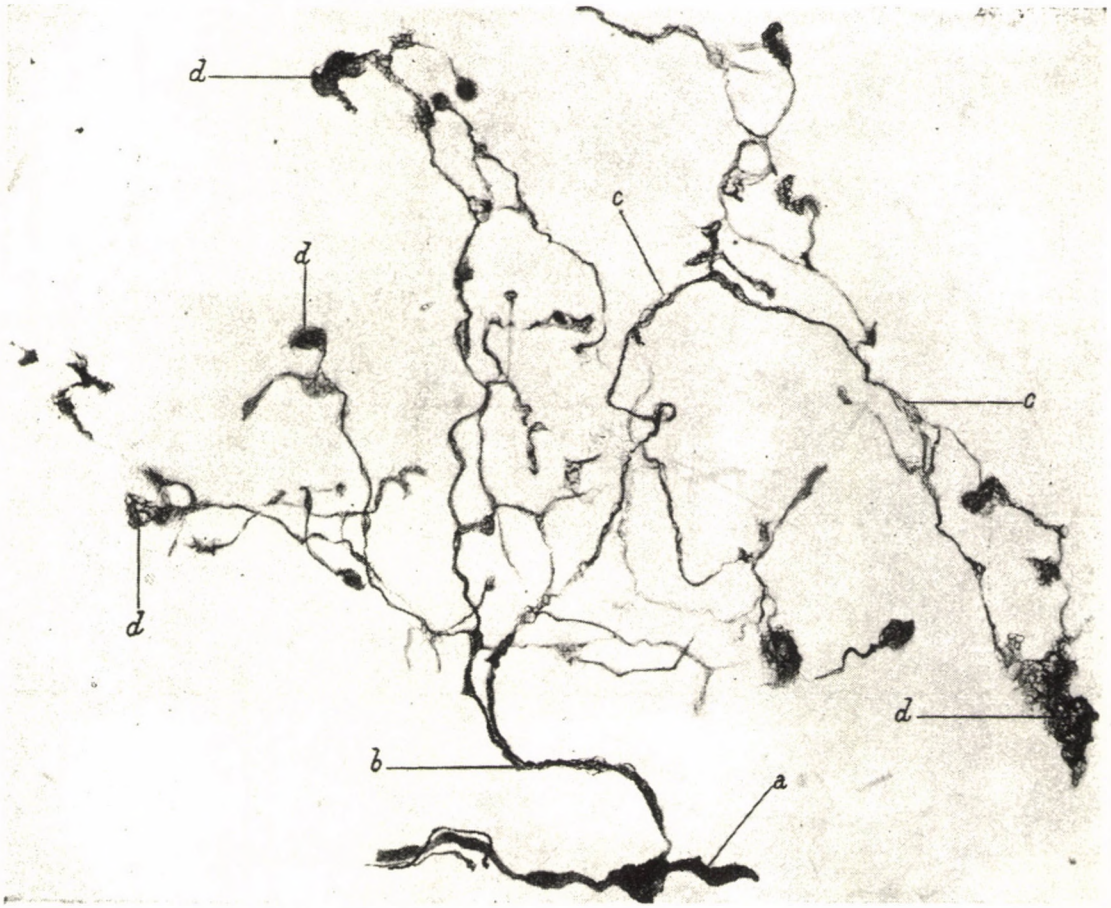


Abb. 25. *Homo :* Arcus aortae : *a)* Hauptfaser ; *b)* Nebenzweig; *c)* Neurofibrille ; *d)* neurofibrilläre Endlamelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 900 ×

Bindegewebeschicht mit Nervenverbindungen versorgen. Die ganz feinen Endfäserchen gehen in gewaltig ausgebreitete Lamellen über, die sich in Form eines fast unvorstellbar feinen neurofibrillären Geflechtes der innersten Schicht der Adventitia anschliessen und zwar dort, wo diese unmittelbar mit der Media in Berührung steht. Das Bild ist so klar und in jedem Detail so präzis, dass sich jegliche weitere Beschreibung erübrigt. Die reichen Ästesysteme und die

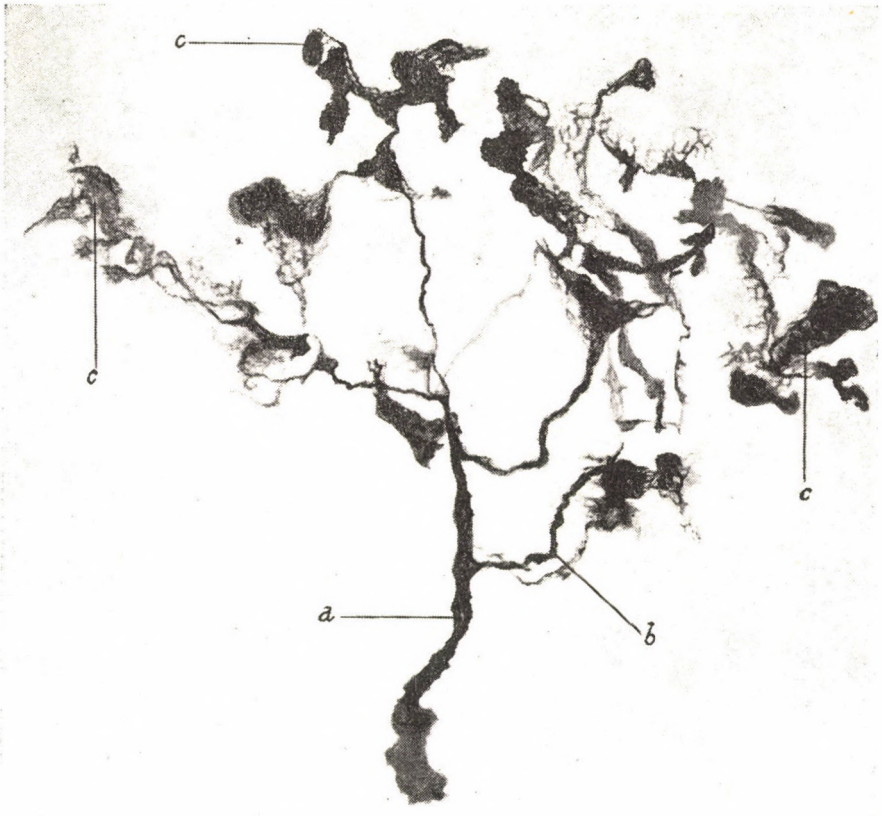


Abb. 26. *Homo:* Arcus aortae: *a)* Hauptfaser; *b)* Nebenast; *c)* neurofibrilläre Endlamelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 1000 ×.

im Verlauf und an den Enden der Äste ausgebreiteten feinen neurofibrillären Lamellen stellen die aussergewöhnlich grosse Empfindlichkeit, die diese speziellen Abschnitte der Gefässwand charakterisiert und ihre eigentümliche physiologische Rolle beleuchtet, ausser Zweifel.

Das obige Nervenbild und so vieles ähnliche, mit dem der menschliche Aortenbogen versehen ist, auf dessen Beschreibung ich hier nicht eingehen will, beweisen einwandfrei die reichhaltigen nervösen Verbindungen zwischen der

inneren Oberfläche der Adventitia des Aortenbogens und dem Nervensystem, dennoch möchte ich als ganz besondere Rarität die komplizierten Verbindungen erörtern, die die folgende Abbildung veranschaulicht. Hier sehen wir eine dicke marklose Faser, die uns mit ihrem reichen Endästchen- und Endlamellensystem dem Verständnis der Struktur und Funktion des Nervensystems näher bringt (Abb. 26). Diese Faser, die an dieser Stelle der Aorta als allgemeiner Faserntyp zu bezeichnen ist, zerfällt in zwei Äste, von denen der linke unverhältnismässig dicker ist als der rechte. Der rechte geht nach kurzem welligen Verlauf in ein langes retikuläres Endorgan über. Dem dickeren entspringt gleich nach der Verzweigung eine ganz feine Faser, die ähnlich wie die vorher beschriebene, in einem komplizierten Endlamellengeflecht untergeht. Der Hauptast zieht ein gutes Stück weiter, gibt dann einen verhältnismässig starken Seitenast ab, in dessen Verlauf zahlreiche neurofibrilläre Lamellen eingeschaltet sind und der dann in den Endlamellensystemen endet. Der bestehenbleibende Ast teilt sich nach kurzem Verlauf in zwei Äste, die sich dann zu einem fast unübersehbaren Neurofibrillenendgeflecht ausbreiten.

Aus der an Abbildung 26 wiedergegebenen präzisen Zeichnung und besonders aus dem bei entsprechender Beleuchtung mit guten optischen Systemen untersuchten mikroskopischen Präparat geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass hier und überhaupt an diesem Gebiet der Aorta ein so grosser Reichtum und eine so eigenartige Form von Nervenverbindungen zutage treten, wie sie ausser im Sinus caroticus im menschlichen und tierischen Organismus kaum irgendwo vorgefunden werden. Man dürfte sogar bei der Annahme kaum fehlgehen, dass dieser Teil der Aortenwand noch reicher innerviert ist als der Sinus caroticus. Dieser Reichtum gilt sowohl für die verschiedenen Nervenstämme wie auch für deren reiche Verästelung und besonders für die fast unübersehbare Menge neurofibrillärer Endlamellen, die — wie an Abbildung 26 deutlich zu erkennen ist — einander so nahe kommen, dass sie den Eindruck einer vollkommen zusammenhängenden, einheitlichen neurofibrillären Endlamelle machen, die sich schleierartig an der Berührungszone zwischen Adventitia und Media ausbreitet. Hierdurch werden die urplötzlichen Reflexe verständlich, durch welche sich das Lumen der Aorta, und damit des ganzen arteriellen Systems verändert, was wiederum eine Veränderung der Blutverteilung und gleichzeitig des physiologischen und psychischen Zustandes des ganzen Organismus zur Folge hat.

Um das mit der heutigen mikroskopischen Technik noch annähernd genau erkennbare Gefüge der Endnetze erforschen zu können, haben wir einen Teil des an Abbildung 26 dargestellten Nervenbildes bei 2700-facher Vergrösserung untersucht, wobei das mächtige System der kleeblattähnlichen Endlamellen besonders scharf sichtbar wurde. Die Neurofibrillen, die innerhalb der Endlamellen ein echtes Gitter bzw. Geflecht bilden, welches sich auf grosser Fläche mit allen Partien des Bindegewebes innigst verbindet, traten

deutlich zutage. Bei der Untersuchung dieser Lamellen mit kleiner Vergrösserung hat man den Eindruck, als ob ihr neurofibrilläres Gitterwerk sukzessive in das Bindegewebe überginge, die starke Vergrösserung des mikrosko-



Abb. 27. *Bos taurus :* Arcus aortae : *a)* Hauptfaser ; *b)* Nebenast ; *c)* Endast ; *d)* Endlamelle ; *e)* neurofibrilläre Endlamelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 900 ×

pischen Bildes überzeugt aber davon, dass die Lamellen tatsächlich geschlossen sind. Dass ich dennoch von einem neurofibrillären Schleier sprach, liegt darin begründet, dass die Zahl der Endlamellen nicht nur am Ende der Fasern, sondern auch entlang ihrer Bahn so gross ist und die einzelnen Lamellen so

nahe beieinander liegen, dass sie einander nahezu berühren und so in der Tat fast einen weitausgebreiteten Schleier bilden, der vorzüglich geeignet ist, auch den geringsten auf die Wand einwirkenden Druck aufzunehmen und über die die Muskulatur der Media versorgenden sympathischen Fasern die jeweils benötigte Lumenveränderung herbeizuführen.

An der Aorta des Rindes habe ich nahe der Basis des Truncus brachiocephalicus ebenfalls ein etwa 1 cm^2 grosses Gebiet gefunden, an dem sich nicht nur ein besonderer Nervenreichtum, sondern auch mehrere, verschiedenen Typen angehörende sensible Nervenendkörper fanden, die nicht nur für die Aorta, sondern auch für die Wissenschaft neu sind. Der eine davon ist ganz besonders eigenartig, obwohl er eigentlich aus der Verzweigung einer einzigen markhaltigen Faser und der knäuelartigen Anordnung ihrer Ästchen hervorgeht. Die Faser selbst ist ziemlich dick und zeigt einen so charakteristischen Verlauf, wie ich ihn bisher nirgends beobachtet habe. An einer Strecke ist sie harmonikaähnlich gefältelt und an den Knickungen stark verdickt, später glättet und verzweigt sie sich. Die entstehenden zwei Äste ziehen weiter, um dann in mehrere Ästchen zu zerfallen, die in ihrem Verlauf mehrere auffallende dreieckige Verdickungen zeigen. Die feinen Ästchen teilen sich weiter, bis schliesslich das ganze Ästesystem eine knäuelartige Formation zeigt. Die Knäuelfasern enden aber nicht alle in dem Körper selbst, sondern einige werden glattrandig und ziehen verjüngt als ultraterminale Fasern weiter, um sich bisweilen einem weit ausgebreiteten lockeren Knäuel anzuschliessen, das auch mit anderen Endkörpern in Verbindung stehen kann.

Ich fand im Aortenbogen des Rindes auch lockere grössere Knäuel, die in der Adventitia in grosser Menge vorkommen. Sie werden in der Regel von mehreren feinen Fasern gebildet, deren Ästchen gewöhnlich aus dem Knäuel heraustreten und als ultraterminale Fäserchen weiterziehen. Ausser diesen lockeren Knäueln finden sich häufig auch Geflechte aus markhaltigen und marklosen Fasern, die an einigen Stellen das an der Grenze zwischen Media und Adventitia befindliche Bindegewebe so stark durchweben, dass das Grundgewebe kaum mehr sichtbar wird.

Alle diese Nervenendorgane sind in neurohistologischer Beziehung lehrreich und hinsichtlich des Lebens der Aorta wichtig ; das schönste und gleichzeitig in Bezug auf Struktur und Funktion des Nervensystems wertvollste ist aber, was uns Abb. 27 vor Augen führt. Hier ist eine so reiche Verästelung einer markhaltigen Faser gezeichnet, wie sie mir im Laufe meiner langjährigen neurohistologischen Untersuchungen kaum begegnet ist. Die Faser, deren Neurilemma und glattrandige Markscheide ebenfalls deutlich sichtbar wird, zerfällt nach Verlust ihrer Markscheide in zwei fast gleich grosse Äste, von denen, nachdem sie eine Strecke fast parallel verliefen, der rechte plötzlich abbiegt. Beide sind glatt, varikös und längsfibrilliert. Sie haben kein Seitenästesystem, aber eine ausserordentlich reiche

Endverästelung und ein äusserst kompliziertes Endsystem. Der rechte Ast ist etwas länger und sein etwas schlängelnder Verlauf lässt sich weit verfolgen, bis er, seine reiche Verästelung beginnend, rechts und links je ein feines Ästchen abgibt, deren jedes nach ziemlich langer Bahn in ein scheiben- oder vielleicht eher knäuelartig angeordnetes Endorgan übergeht. Der von hier an etwas verjüngte linke Ast zerfällt dann monopodial in vier starke Äste, von denen dreie nach einer gewissen Verstärkung sich wieder teilen, und dann ein so kompliziertes und ungewöhnliches Endlamellensystem entstehen lassen, für dessen Beschreibung jedes Wort überflüssig wäre, um so mehr, als die Zeichnung mit der grösstmöglichen Vollkommenheit alle Einzelheiten, die das mit den vorzüglichsten Vergrösserungsmitteln untersuchte, prächtige mikroskopische Bild bietet, wahrheitsgetreu wiedergibt. Das gleiche gilt in bescheidenerer Form auch für die andere Faser, deren Endsystem einfachere Verhältnisse widerspiegelt.

Die rechtsseitigen Fasern des Endsystems zerfallen ebenfalls erst präterminal in ein Endsystem, auf dessen feinen Ästchen runde, elliptische, keulen- oder blattförmige, bzw. fliegende Insekten nachahmende Endstückchen zu finden sind. Diese Endstückchen sind zumeist massiv und undurchsichtig, manche von ihnen lassen aber in ihrem Innern ein feines neurofibrilläres Gitter erkennen. Es besteht kein Zweifel darüber, dass dieses Gitter es ist, welches die wirklichen Verhältnisse widerspiegelt, alle übrigen Gebilde erscheinen nur infolge der stärkeren Imprägnierung massiv und homogen.

Diese oben beschriebenen Nervenendtypen waren es also, die ich aus dem angegebenen Wandabschnitt der Aorta des Rindes mit dem Bielschowskyschen Verfahren sozusagen einwandfrei imprägnieren konnte. Es befinden sich darunter — wie wir sahen — auch Knäuel, in denen wir vergebens nach einer Endigung oder Endverbindung forschen. Der Charakter der Knäuel diktiert, dass die sie aufbauenden Faserarten sich darin so innig verschlingen und verschlängeln, dass man an ein Ende selbst dann nicht zu glauben wagt, wenn alle Kriterien ein solches zu beweisen scheinen. Anders verhält es sich mit jenen Endformationen, die tatsächlich an den terminalen, oft unverhältnismässig feinen Ästchen der bäumchenförmigen Verzweigungen hängen, wie Früchte an einem Obstbaum. Hier haben wir zweifellos und untrüglich mit Endigungen und Endformationen des Nervensystems zu tun. Es sind dies Endigungen im strengsten Sinne des Wortes, aus denen schon keinerlei Nervenelemente mehr hervorragen und die also tatsächlich Organe der Reizaufnahme und Empfänger jener Impulse sind, die auf das Bindegewebe einwirken. Einen Einblick in das Gefüge dieser Endigungen erhalten wir schon aus den bisher mitgeteilten Bildern, ganz klar tritt es aber erst an Schnitten zutage, in denen auch die Endigungen selbst der Länge nach oder quer getroffen wurden. Solche Bilder sind natürlich nicht allzu häufig, doch genügt ihre Zahl, um die gesuchte Struktur wahrheitsgetreu wiedergeben zu können Die aus

der Verzweigung einer Faser hervorgehenden ganz feinen Ästchen gehen in eine oder zwei grosse Endlamellen über, in denen sich ein Neurofibrillengitter ausbreitet. Strukturell gleichen diese Lamellen im wesentlichen denen, die wir oben in den ähnlichen Endorganen der menschlichen Aorta festgestellt haben, ein Unterschied zeigt sich nur in ihrer Form und besonders in der Dicke und Anordnung der Neurofibrillen. In manchen Lamellen sind die Neurofibrillen parallel, in anderen gitterförmig angeordnet, oder enden wellig bzw. gefranst, aber in jedem Falle kann die Endigung unzweifelhaft festgestellt werden. Um uns von der Richtigkeit unserer obigen Behauptung noch sicherer überzeugen zu können, haben wir die Endigungen bei 2700-facher Vergrösserung untersucht und festgestellt, dass wir in der Mehrzahl der Fälle tatsächlich einem vollkommen geschlossenen Neurofibrillennetz gegenüberstehen. Alle anderen Formationen, die im mikroskopischen Bilde in grosser Variation vorkommen, sind eigentlich nichts weiter, als ein kleinerer Teil dieser geschlossenen Neurofibrillengitter, die keine sichere Basis für neuere Feststellungen geben können.

Alle diese Nervenendorgane sind zweifellos sensibler Natur. Hierfür sprechen die dicken markhaltigen Fasern, denen sie entspringen, hierfür sprechen die Endigungsformen und hierfür spricht auch das Bindegewebe, dem sie sich anschliessen. Handelt es sich aber um sensible Gebilde, so kann auch kein Zweifel darüber bestehen, dass — obwohl sie morphologisch von den in der menschlichen Aorta beschriebenen ähnlichen Gebilden abweichen — doch nichts anderes sein können als Pressorezeptoren, die durch ihren Einfluss auf dem Wege des sympathischen Nervensystems den Blutdruck in der Aorta reflektorisch hemmen.

Auch im Aortenbogen des Pferdes, an der Wurzel des Truncus brachiocephalicus finden sich reichlich Nervengeflechte, die in ihrer Fasernstruktur, hauptsächlich aber in der Verzweigungsart ihrer dicken Fasern stark an die Nervenbilder der oben erwähnten Rezeptorenfelder erinnern. Die Geflechte bestehen aus zahlreichen dicken und dünnen Fasern, von denen die dickeren — ihrer Substanz und Erscheinungsform nach zu urteilen — aus dem Gehirn stammen. Ihre dichte Verästelung spricht dafür, dass sie rezeptorische Funktionen zu erfüllen haben. Die dünneren Fasern sind gleichförmig, wellig und gehören wahrscheinlich zu den dicken Fasern. Ausser diesen Geflechten habe ich bisher keinerlei Nervenendorgane gefunden, die rezeptorischen Charakter gezeigt hätten. Dies bedeutet aber nicht, dass die Aorta des Pferdes keine Pressorezeptoren enthält. Ich bin der entschiedenen Meinung, dass es solche gibt und dass diese den aus der Aorta des Rindes beschriebenen ähnlich sein dürften, nur habe ich vielleicht bisher den Endigungsort derselben nicht genau auffinden können, bin aber überzeugt, dass weitere Bemühungen auch hier nicht ohne Erfolg bleiben werden.

Für den Aortenbogen des Schweines ist im Sinne meiner bisherigen Untersuchungen besonders das in Abbildung 28 dargestellte Knäuel charakteristisch. Das ganze Bild stellt das Endsystem einer einzigen Faser dar (Abb. 28), das aber infolge seiner Kompliziertheit an eine genaue Beschreibung oder

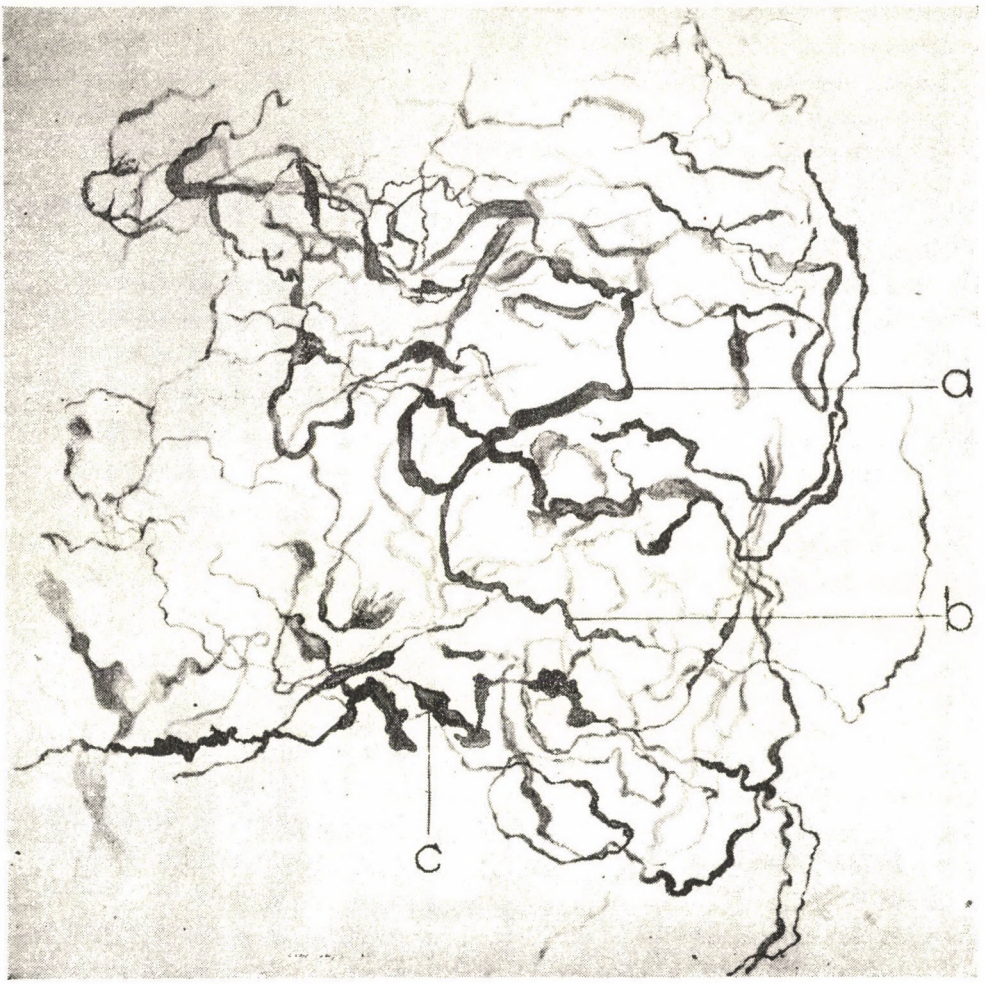


Abb. 28. *Sus scrofa domestica:* Arcus aortae: *a)* Hauptfaser; *b)* Nebenast; *c)* Varix. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 900 ×

Zeichnung nicht im entferntesten denken lässt. Alles an der Abbildung Enthaltene ist wirklich vorhanden und könnte in einer Zeichnung auch garnicht besser wiedergegeben werden, doch möchte ich nicht verschweigen, dass im mikroskopischen Bilde wenigstens noch einmal soviele feine Nervenfasern gesichtet werden als hier gezeichnet sind. Die einzige Hauptfaser des Körpers ist grob

varikös und teilt sich nach kurzem Verlauf in zwei Äste, die in grossem Bogen weiterziehen und sich dann ebenso knäuelförmig mehrmals teilen, eine kurze Strecke glattrandig weiterstreben und dann zu einer so komplizierten Knäuelbildung führen, wie ich sie im Laufe meiner peripherisch-neurohistologischen Untersuchungen bisher nur selten gesehen habe (Abb. 28).

Im Aortenbogen des Schweines finden wir auch lockere, in der Regel aus Fasern verschieden starken Kalibers bestehende Knäuel. Einige der Fasern sind auffallend dick und gleichzeitig auch stark varikös, während andere dünnere sich plötzlich verjüngen oder in mehrere glattrandige Äste zerfallen. Die die dicken Fasern umgebenden Markscheiden übertreffen an Umfang alle ähnlichen Gebilde aus sämtlichen bisher untersuchten Aortenbögen bei weitem. Die sich verbreitenden Teile einiger dicker Fasern sind oft fibrilliert und erwecken den Eindruck von Endigungen. Andere dicke Fasern formen Schlingen und verdicken sich stellenweise so stark, dass Teile von ihnen auf den ersten Blick Zellen vortäuschen können. Alle sensiblen Fasern, insbesondere die dicken, haben ein so charakteristisches Gepräge, dass in den untersuchten Aorten ihresgleichen nicht vorkommen. Besonders kennzeichnend ist ihre Feinheit und dass sie infolge ihrer länglichen Varixe manchmal fast perlenkettenartig sind. Endlamellensysteme sind im Aortenbogen des Schweines meinen bisherigen Befunden nach nicht vorhanden, aber die Endigungsformen sind auch hier ähnlich wie die oben beschriebenen. Als Eigentümlichkeit ist zu erwähnen, dass die Knäuel direkt auf der Media liegen und, da die Adventitia hier auffallend dünn ist, scheint es, als ob sie an der Stelle der Endorgane ein wenig in die Media hineinreichten.

Die hier beschriebenen Rezeptoren des Aortenbogens dürften ihrem Gefüge nach Abschlussapparate der craniellen Arterienverzweigungen sein, die das Lumen der Aorta und der ihr entspringenden grossen Gefässe reflektorisch erweitern, wenn der vom Blut auf die Gefässwand ausgeübte Druck sich erhöht und damit die Blutverteilung regulieren. Von ihrer Funktion hängt es ab, wieviel Blut unter den verschiedenen Bedingungen des Lebens ins Gehirn, in die Sinnesorgane und in die mit ihnen in Verbindung stehenden anderen Organe gelangt. Sie reagieren schnell, was in Kenntnis der histologischen Struktur der Blutgefässe leicht verständlich wird. Sie sind in der Tat, wie auch aus ihrer physiologischen Benennung hervorgeht, druckaufnehmende Apparate, d. h. Pressorezeptoren. Infolge ihrer Lokalisation, ihres Reichtums und ihrer Feinheit vermögen sie den geringsten von innen her auf die Gefässwand ausgeübten Druck leicht wahrzunehmen und über ihr Fasernsystem an die sensiblen Zellen des verlängerten Marks weiterzuleiten. Von hier aus wird der Reiz an die entsprechenden Neuronen und von diesen an das sympathische Nervensystem weitergeleitet, dessen Fasern die Muskulatur der Media zur Erschlaffung veranlassen, wodurch das Lumen erweitert und der Blutdruck herabgesetzt wird. Ausserdem erregen die gleichen Rezeptoren die Zellen des die Herzbewegungen

hemmenden Vaguskernes, so dass gleichzeitig mit der Blutdruckherabsetzung auch die Pulszahl vermindert wird.

Der Nervus depressor, bzw. die Nervi depressores, deren Endigungsformen ich oben beschrieb, stellen den einen Ast des Vagus dar. Diesen Ast haben als erste Cyon und Ludwig (1866) im Kaninchen wahrgenommen und ihn Nervus depressor benannt. Nicht viel später hat Wooldridge (1883) beim Hunde einen Nerven beschrieben, der sich in der Herzgegend der Aorta verzweigt und hat ihn Aortennerven genannt. Obzwar Wooldridge die Identität des Aortennerven mit dem Depressor nicht anerkannte, besteht heute doch kein Zweifel mehr darüber, dass hier von ein und demselben Nerven die Rede ist und zwar um so mehr, als auch die Ergebnisse der experimentellen Physiologie diese Annahme einwandfrei bestätigen. Es blieb nämlich die Reizung des peripheren Abschnittes dieses Nerven ohne Wirkung, während die zentrale Reizung desselben eine Blutdrucksenkung und Verminderung der Herzschläge zur Folge hatte. Heute kann allgemein gesagt werden, dass der Aortennerv bei sämtlichen Säugetieren vorhanden ist, grössere Unterschiede sind nur in seiner Erscheinungsform festzustellen. Während nämlich beim Kaninchen die beiden Ramus aorticus vagi in der ganzen Länge des Halses separat verlaufen, ziehen sie bei anderen Tieren (z. B. beim Hunde) in einer gemeinsamen vago-sympathischen Scheide. Die rezeptorischen Fasern der menschlichen Aorta verlaufen wahrscheinlich im Ramus cardiacus laryngei, der einen Ast des Ramus externus des Nervus laryngeus darstellt. Es ist aber hervorzuheben, dass nicht alle rezeptorischen Fasern im Ramus cardiacus laryngei verlaufen, weil dieser Ast, sonst Ramus aorticus genannt, unseres heutigen Wissens nicht bis unter die Carotis communis herabreicht. Demzufolge kann also beim Menschen von einem Ramus aorticus eigentlich gar nicht gesprochen werden. Ansonsten können wir im grossen und ganzen Eberhard Koch, einem der gründlichsten Kenner dieser Frage, beipflichten, der sagt: »Beim Menschen ist bisher über den Verlauf der Aortennervenfasern noch wenig bekannt«.

Die rezeptorischen Fasern des Aortennerven ziehen zum verlängerten Mark in dem Vagusstrang. Dies ist aber bisher nur in Bezug auf das Kaninchen sicher erwiesen, bei dem Glossopharyngeus, Vagus und Accessoricus nebeneinander mit drei Bündeln entspringen. S. Fuchs hat den Aortennerven des Kaninchens vor und nach der Zertrümmerung der einzelnen Bündel erregt und gefunden, dass nach der Zertrümmerung des obersten Bündels keinerlei Effekt zustande kam. Daraus ist ersichtlich, dass die rezeptorischen Fasern der Kaninchenaorta in dem obersten Bündel, und zwar in dessen unterem Abschnitt, in das Reflexzentrum des verlängerten Marks eintreten.

Physiologisch ist der Aortennerv von äusserster Wichtigkeit, da er — wie schon seine Entdecker, Cyon und Ludwig, experimentell nachwiesen — zwei Reflexe auslöst, die in der Physiologie des Kreislaufsystems eine sehr bedeutende Rolle spielen. Der eine ist der Gefäss- und der andere der

Herzreflex. Beide Reflexe haben eine gemeinsame sensible Reflexzone und treten deshalb simultan in Erscheinung. Ihre Effektorfasern dagegen sind verschieden. Die Effektoren der Blutgefässe sind peripherisch-sympathische Fasern, die des Herzreflexes sind Vagusfasern. Der Gefässreflex äussert sich darin, dass infolge des von innen her auf die Rezeptoren einwirkenden Druckes das Lumen der Aorta und sämtlicher Arterien erweitert wird, worauf eine allgemeine Blutdrucksenkung erfolgt. Gleichzeitig meldet sich auch der andere Reflex, wobei infolge der Hemmungswirkung des Vagus die Zahl der Herzschläge plötzlich vermindert wird. Beide Reflexe gehen folgendermassen vor sich: die Aortennerven leiten den Reiz in das Nervenzentrum des Herzens, in das verlängerte Mark, hier wird einerseits der Vagus gereizt und der Accelerans gehemmt, andererseits gelangt der Reiz in das Gefässzentrum, über welches er die Vasokonstriktoren hemmt und die Vasodilatatoren erregt. Wegen der allgemeinen Blutdrucksenkung nannten Cyon und Ludwig den Aortennerven Nervus depressor, aber — wie Hering nachwies — zu Unrecht, da der Aortennerv den Blutdruck nicht senkt, wie die Benennung »Depressor« vermuten lässt, sondern nur verhindert, dass der Blutdruck eine Erhöhung erfahre, und so ist der Aortennerv in Wirklichkeit ein blutdruckhemmender, nicht aber ein blutdrucksenkender Nerv. Wenn nämlich der von innen auf die Gefässwand ausgeübte Druck sich über das Normale hinaus steigert, stellt sich sofort reflektorisch die Blutdrucksenkung ein. Es wäre demnach an der Zeit, den Namen »Depressor« ausser Gebrauch zu setzen und statt dessen die Benennung »Aortennerv« zu benützen. Der Herzreflex ist eigentlich ein Geschwisterreflex, der dem gleichen Zweck dient, wie die jähe Lumenvergrösserung des arteriellen Systems, d. h. dem Zweck der Blutdruckverminderung bzw. -senkung. Beide haben vor allem die Aufgabe, eine Hypertonie des Gehirns zu verhindern.

Das zweite Rezeptorenfeld ist die Wand des Sinus caroticus. Dass sich hier Rezeptoren befinden, wissen wir aus den Untersuchungen von F. de Castro und Sunder-Plassmann, die mit zwei verschiedenen Methoden den Nachweis erbrachten, dass die an der Basis der Carotis interna gelegene zwiebelförmige Schwellung ganz spezielle Formen sensibler Nervenendorgane in grosser Menge enthält. Mit der Untersuchung dieser Endorgane habe auch ich mich seit langem beschäftigt und meine diesbezüglichen Ergebnisse in drei Mitteilungen bekanntgegeben. Im folgenden sollen einige neuere Einzelheiten erörtert werden.

Ich habe meine Untersuchungen auch hier mit dem Bielschowskyschen Verfahren an Gefrierschnitten durchgeführt und in den meisten Fällen wunderschöne Präparate erhalten, die in verschiedenster Form, in reichster Variation und seltener Klarheit bestätigen, dass der Sinus caroticus tatsächlich einen der empfindlichsten Empfangsorte darstellt. In einem gut gelungenen Präparat werden unzählige komplizierte und voneinander stark abweichende Nervenendigungen sichtbar, die sich an der Grenze zwischen Adventitia und

Media ausbreiten, deren stark variköse und oft auf längerer Strecke das Kaliber wechselnde Fasern ausserordentlich grosse Gebiete bedecken und in neurofibrillären Endlamellen enden ; die letzteren lassen sich mit der heute zur Ver-



Abb. 29. *Homo :* Sinus caroticus : *a)* Nervenstamm ; *b)* Nervenfaser ; *c)* neurofibrilläre Endlamelle ; *d)* Neurofibrille : *e)* Varix. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 600 ×

fügung stehenden stärksten Vergrösserung auch vortrefflich studieren. Die mit einer dicken Markscheide versehenen Nervenfasern treten gewöhnlich in Gestalt grosser Stämme an die äussere Adventitiaschicht heran und setzen sich über sie hinweg, ohne in Äste zu zerfallen. Die Verzweigung beginnt eigent-

lich an der inneren Grenze der Adventitia, wo diese sich der Media anschliesst. Hier setzt eine so reiche Verästelung ein, wie sie anderwärts kaum zu beobachten ist. Nach mehrfacher dichotomischer Verzweigung breiten sich die



Abb. 30. *Homo:* Sinus caroticus: *a)* Nervenfaser; *b)* Nervenendigung. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 1200 ×

Fasern entweder flach aus, oder bilden ein Geflecht, in welchem die einzelnen Ästchen auf das innigste miteinander verschlungen sind. Für alle diese Fasern ist im grossen und ganzen bezeichnend, dass sie nach der Verzweigung jäh verjüngt, und dann wieder verstärkt weiterstreben. Sie sind sämtlich stark

varikös und breiten sich oft auf halbem Wege zu ausgedehnten Lamellen aus.

Die dicken Fasern treten bisweilen einzeln oder zu mehreren aus dem Nervenstamm heraus und legen weite Strecken zurück, ohne mit der Endverästelung zu beginnen. Manchmal wieder biegen sie schnell auseinander, verzweigen sich mehrmals nacheinander und bedecken das Bindegewebe so reichlich, dass kaum eine Stelle übrigbleibt, die nicht mit Nervenfasern in fast unmittelbarer Berührung stände. Manche dicke Fasern legen grosse Strecken ohne Seitenäste zurück, während andere Seitenäste abgeben und mit denselben oder mit den Ästen aus anderer Richtung kommender Fasern reiche Geflechte bilden. In derartigen Geflechten sind Fasern fast jeden Kalibers enthalten, aber es bestehen auch Endigungen, die sich mit ihren reich gegitterten Endlamellen eng an das Bindegewebe anschliessen (Abb. 29). Solche Geflechte kommen häufig vor und sind besonders in Schnitten, die parallel mit dem Lumen hergestellt wurden, scharf konturiert. Allerdings sind solche Schnitte ziemlich selten, weil ihre Anfertigung ziemlich grosse Übung und gutes Material erfordert.

Eine ziemlich häufige Erscheinung ist auch, dass die Äste von zwei, aus verschiedener Richtung kommenden Fasern in Form eines wahren Parallelkontaktes einander fast bis zur Endverzweigung begleiten und deren Endäste sich dann so innig miteinander verflechten, dass es scheint, als ob sie aus dem Endästchensystem einer einzigen Faser entstanden wären (Abb. 30). Besonders gut sichtbar wird dies an Abbildung 30, wo sich dem Endgeflecht zweier dicker Fasern auch zahlreiche fremde Fasern und neurofibrilläre Lamellen hinzugesellen.

Die weite Strecken allein zurücklegenden Fasern geben oft in der Nähe des Verbindungsgebietes zahlreiche Seitenäste ab, die sich mehrmals nacheinander teilen, um dann in sehr abwechslungsreiche, an Trauerweiden erinnernde Endigungen überzugehen. Diese Endigungen können massiver oder lockerer sein, sind aber jedenfalls in ihren Details zweifellos als wahre Endformationen zu erkennen.

Die Endigungen sind so variabel und im wesentlichen einander so ähnlich, dass sie unmöglich in verschiedene Typen geordnet werden können. Allgemein häufig sind sich auf kleinere oder grössere Gebiete erstreckende, lockere oder dichtere dendritische Endverzweigungen, in denen — wie die beiden letzten Abbildungen zeigen — die zahlreichen über- und untereinander herziehenden, verschieden dicken Fasern so innig miteinander verschlungen sind, dass selbst ihre mikroskopische Durchmusterung grosse Mühe, viel Zeit und Ausdauer beansprucht. Es gibt aber auch Verzweigungen, die das Endsystem einer einzigen Faser darstellen. Diese können vortrefflich gedeutet werden und geben auch betreffs der Nervenverbindungen restlose Aufklärung (Abb. 31). Eine solche fast als Rarität zu betrachtende Endverzweigung gibt Abbildung 31 wieder, wo die Verzweigung das Endsystem einer einzigen Faser darstellt.

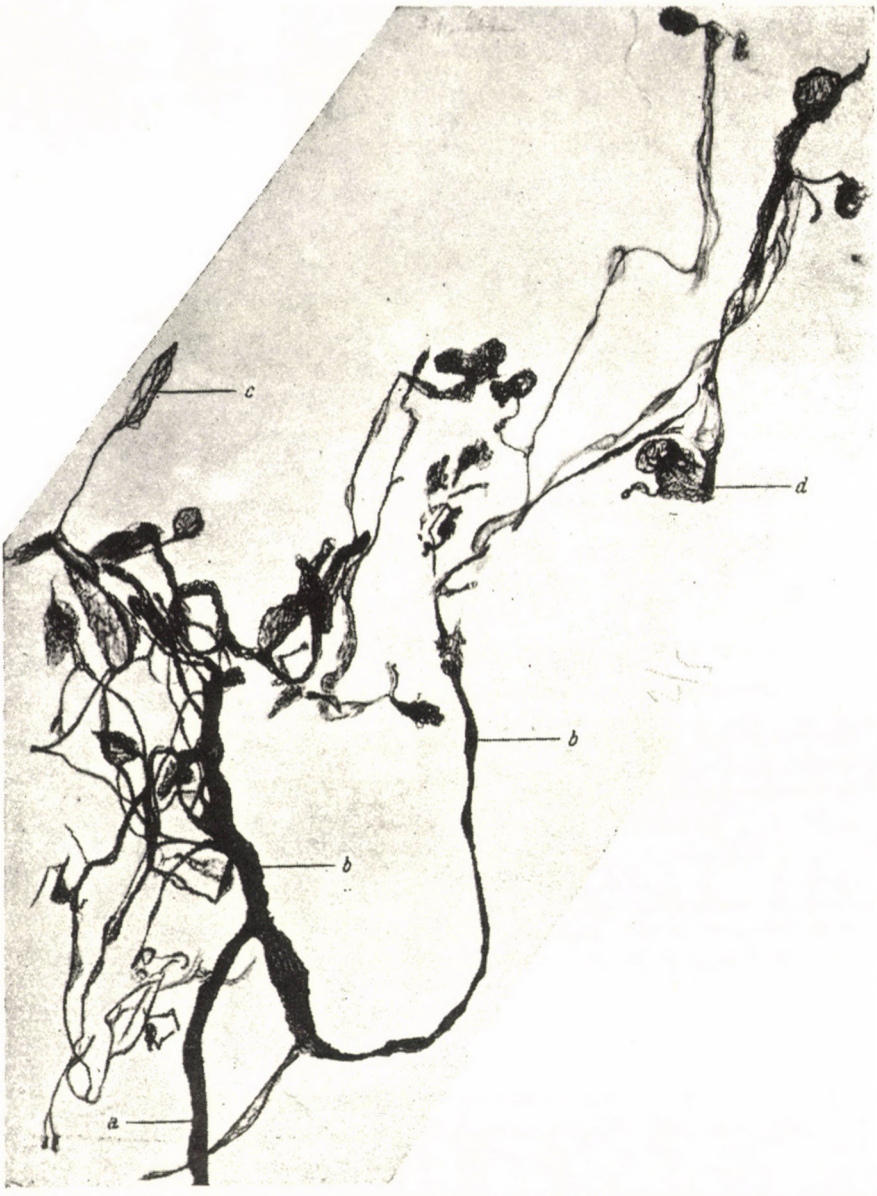


Abb. 31. *Homo:* Sinus caroticus: *a)* Hauptast; *b)* Nebenast; *c)* Neurofibrille; *d)* neurofibrilläre Endlamelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergr. 1200 ×

Die Faser hat zwei Seitenäste, die sich reich verzweigen und dann mit einem Endsystem von Ästen verschiedensten Kalibers ein beträchtliches Stück der Gefässwand so stark durchweben, dass eine weitere Steigerung der Empfindlichkeit auf diesem Wege gar nicht mehr vorstellbar ist. Auch die fast schichtweise angeordneten Endlamellen werden gut sichtbar, die infolge der Parallelität der Schnittrichtung mit dem Lumen auch den Endapparat vortrefflich detaillieren. Das Ende der Nervenfasern ist, wie die Abbildung erkennen lässt, im wesentlichen nichts anderes als eine neurofibrilläre Endlamelle. Die Lamellen

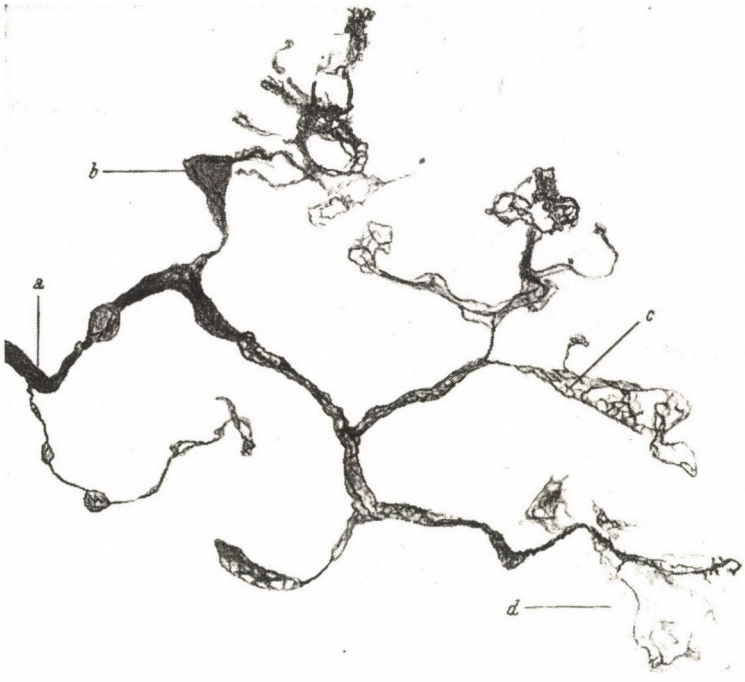


Abb. 32. *Homo:* Sinus caroticus: *a)* Nervenfaser; *b)* Varix; *c)* Neurofibrille; *d)* neurofibrilläre Endlamelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 1800 ×

zeigen Birnen-, Efeublatt- oder Ellipsenform, manche von ihnen sind auch kreisrund. Ihre Ränder sind glatt, können aber auch ausgefranst sein (Abb. 32).

Nicht allzu selten sehen wir auch knäuelförmige Gebilde, an deren Aufbau aus verschiedenen Richtungen kommende Fasern teilnehmen. Noch eines ist besonders charakteristisch für solche Endigungstypen, nämlich dass sie an der Wand einer kleinen Arterie entlangziehen und zwar derart, dass Fasern aus dem Knäuel bzw. aus den Ästen einer benachbarten Faser in die Adventitia eintreten und dort enden. Diese Endigungen sind zweifellos sensiblen Charakters und wenn sie auch so breite neurofibrilläre Lamellen, wie wir sie im allgemeinen

in den Sinus-Endapparaten finden, nicht besitzen, unterliegt es doch keinem Zweifel, dass ihnen nur die gleiche Rolle zukommen kann wie den Nervenapparaten des Sinus selbst.

Gelingt es, mit der Gefässoberfläche parallel verlaufende Schnitte anzufertigen, so erhält man einen vollkommenen Flächenschnitt der Endigungen und kann sich an Bildern ergötzen, in denen die neurofibrilläre Struktur in ganz ungewöhnlicher Schärfe und Klarheit zutagetritt. Es breiten sich umfangreiche echte Netze nebeneinander in einer Dichte aus, dass es keine Übertreibung ist, wenn man sagt, dass in der die Media unmittelbar begrenzenden Adventitia sich ein fast zusammenhängendes neurofibrilläres Geflecht ausbreitet, welches selbstverständlich geeignet und ausreichend ist, jeden auf die an sich sehr dünne Gefässwand ausgeübten äusseren oder inneren Druck wahrzunehmen. Es ist möglich, ja nach dem grossen Reichtum der Äste zu urteilen, sogar wahrscheinlich, dass dieses neurofibrilläre Geflecht, das sich hier, ebenso wie bei der Aorta, schleierartig auf die Muskelschicht legt, aus mehreren Schichten besteht und so zur Abwicklung der physiologischen Funktionen noch geeigneter wird. Dies ist natürlich nur ein Gleichnis und will nicht besagen, dass hier ein ganz zusammenhängendes neurofibrilläres Geflecht bestände, denn die einzelnen Endigungen sind selbständige Gebilde und das Endgeflecht einer Faser verwebt sich niemals mit dem neurofibrillären Geflecht einer anderen.

Die neurofibrillären Lamellen treten oft in so ungewöhnlicher Schärfe zutage, dass sie selbst die stärkste mikroskopische Vergrösserung noch gut vertragen. Besonders gilt dies für Lamellen, die in der Ebene getroffen ganz geschlossen und gegen das Grundgewebe scharf abgegrenzt sind. Solche Endlamellen veranschaulichen am deutlichsten die Endigungen des sensiblen Nervensystems und überzeugen uns einwandfrei davon, dass die Neurofibrillen in den Endlamellen tatsächlich ein ganz feines Geflecht bilden, in dem Richtung und Anordnung der Fibrillen keinerlei System verfolgen. Um diese Tatsachen mit der allergrössten Genauigkeit beschreiben zu können, habe ich eines meiner schönsten Präparate bei 3600-facher Vergrösserung untersucht (Abb. 33). Das dabei erhaltene Bild ist ebenfalls überraschend klar und bestätigt vollkommen alle bei kleinerer Vergrösserung gemachten Feststellungen, im Sinne derer die sensiblen Fasern des Sinus caroticus sich in Gestalt neurofibrillärer Endplättchen dem Bindegewebe anschliessen, dessen Empfindlichkeit auf diesem Wege sozusagen bis zur äussersten Grenze gesteigert wird.

Der Sinus caroticus, dessen Nervenverbindungen ich beschrieb, hat Physiologen, Histologen und Kliniker von dem Zeitpunkte an beschäftigt, seitdem H. E. Hering die Sinusreflexe entdeckt hat. Den Ausgangspunkt für diese Untersuchungen boten — wie Hering schreibt — die »Vagusdruck-Versuche« von Czermák, der 1886 in seiner Arbeit »Über mechanische Vagusreizung beim Menschen« seine überraschende Beobachtung kundgab, dass wenn er rechts oberhalb des Randes des Musculus sternocleidomastoideus einen

mässigen Druck auf die Carotis ausübte, die Pulszahl sofort abnahm. Später (1868) fügte er noch hinzu, dass an des Stelle der Druckes eine rundliche pulsierende Schwellung fühlbar wird. Czermák versuchte dieses jähe Sinken der Pulszahl mit der mechanischen, lokalen Reizung des Vagus zu erklären. Diese Erklärung hat sich auch als ziemlich dauerhaft erwiesen. Nach mehr als einem halben Jahrhundert hat Hering als erster daran zu zweifeln begonnen. Er richtete sein Augenmerk zum erstenmal auf die Czermákschen »Vagus-

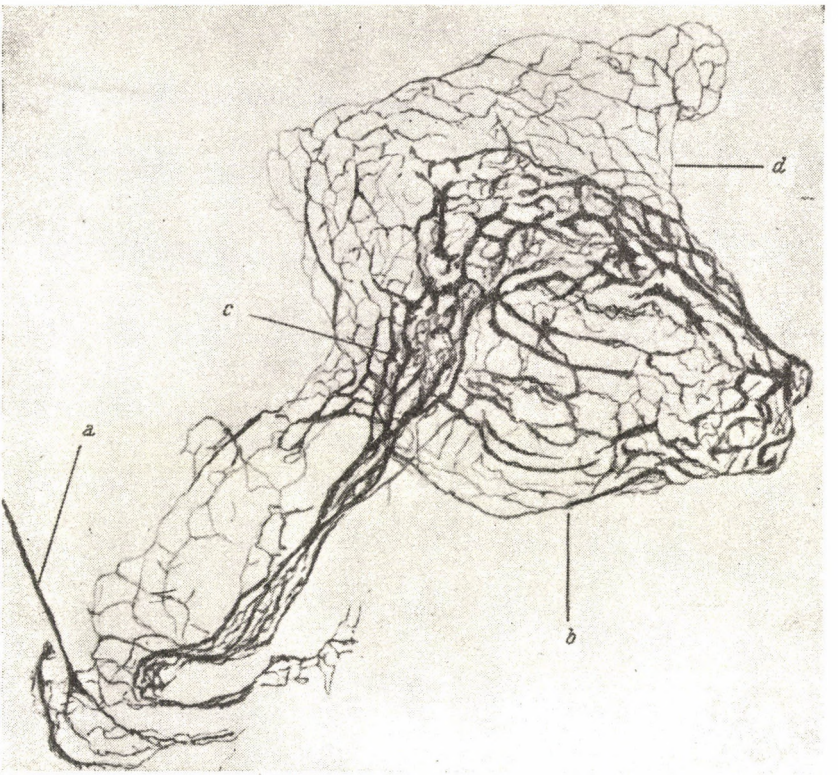


Abb. 33. *Homo:* Sinus caroticus: *a)* Endfaser; *b)* Endlamelle; *c)* Neurofibrille; *d)* neurofibrilläres Endnetz. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 3600 ×

druckversuche«, als er 1905 in Prag an einem Kranken die überraschende Feststellung machte, dass das Herz auch dann langsamer zu schlagen begann, wenn er seine Hand nur ganz leicht auf die Carotis legte. Unter dem Eindruck dieser Beobachtung begann ihm sogleich die Annahme, dass ein geringer Druck den Vagus mechanisch zu reizen vermöge, als unwahrscheinlich anzumuten. Da sich aber in diesem Falle die Carotis »relativ rigid« erwies, hielt er die Möglichkeit, dieses Phänomen mit einer Überempfindlichkeit des Vagus erklären zu können, dennoch nicht für ausgeschlossen. Er wollte sich aber mit

dieser Erklärung nicht zufrieden geben und versuchte eine Lösung auf tierexperimentellem Wege herbeizuführen. Im Jahre 1914 stellte er in Kön seine ersten Versuche an, die er nach Kriegsende (1919) wiederholte. Aus diesen an Hunden und Kaninchen durchgeführten Versuchen ging einwandfrei hervor, dass auf den freigelegten Vagus ausgeübter Druck keine Verminderung der Zahl der Herzschläge bewirkte. So liess er denn die Czermáksche Erklärung sofort fallen. Da er sich während des Experimentierens überzeugte, dass der auf den Larynx ausgeübte Druck reflektorisch eine Abnahme der Pulszahl zur Folge hat, setzte sich langsam die Überzeugung in ihm durch, dass auch der »Vagusdruckversuch« von Czermák nichts anderes sein könne als ein Reflex. Da spätere Beobachtungen an Menschen zweifellos bestätigten, dass ein ganz leichter Druck auf die Carotis sofortige Reizung der Vagusfasern des Herzens auslöst, gab er seiner entschiedenen Auffassung Ausdruck, dass es richtiger wäre, von »Carotisdruck-Versuchen« als von »Vagusdruck-Versuchen« zu reden. Seine späteren Versuche begannen Hering auch langsam davon zu überzeugen, dass die Rezeptoren für die auf den Carotisdruck in Erscheinung tretenden Reflexe nahe der Bifurkationsstelle der Carotis liegen müssen. Von der Richtigkeit dieser Hypothese begann er sich bei einem Krankem zu überzeugen, bei dem das Auslösungsgebiet höher als gewöhnlich verschoben war. Auf Grund all dieser Wahrnehmungen begann in Hering die Überzeugung zu reifen, dass der Ausgangspunkt für den Herzreflex in das Teilungsgebiet der Carotis communis fällt, wo — wie er meinte — irgendein besonderes Gebilde bestehen müsse, welches diesen Prozess in Gang setzt. Dies entsprach auch den Tatsachen. Auf Grund von Literaturangaben fand er anlässlich eines Versuches an einem grösseren Hunde an der Basis der Carotis interna den Sinus caroticus und innerhalb dessen sofort auch den Ausgangspunkt für diese Reflexe. Dieser Versuch bewies aber nicht nur, dass der Herzreflex tatsächlich vom Sinus caroticus ausgeht, sondern auch, dass noch ein anderer Reflex, der Gefässreflex, der noch wichtiger ist als der Herzreflex, von hier seinen Ausgang nimmt.

Den Beweis dafür, dass diese Reflexe in der Tat vom Sinus caroticus ausgehen, erbrachte Hering folgendermassen. Er legte an narkotisierten Tieren den Sinus caroticus und die eine Arterie, gewöhnlich die Carotis femoralis, frei, verband sie mit einem Manometer und registrierte an dem berussten Papier eines Kimographen den Blutdruck. Das Ergebnis war stets, dass bei einem Druck auf den Sinus ausser der Verminderung der Herzschläge auch der Blutdruck sank.

Da auf diese Weise zweifellos bewiesen war, dass die Reflexe tatsächlich von der Wand des Sinus caroticus ausgehen, blieb noch festzustellen, welcher Nerv diesen rezeptorischen Apparat liefert. Hering fand auch auf diese Frage bald eine Antwort. Um alle störenden Momente aus dem Wege zu räumen, entfernte er zu Beginn des Versuches das Ganglion cervicale supremum des

Kaninchens. Dies betrachtete er als nötig, weil es ihm bei einem seiner Versuchshunde so schien, als ob aus dem Ganglion cervicale supremum ein Nerv austräte und dann dem Sinus caroticus zustrebte. Versuche an derart präparierten Tieren überzeugten ihn dann, dass die Reflexe auch weiterhin in Erscheinung traten und der rezeptorische Nerv anderweitig gesucht werden müsse.

Eine wertvolle Hilfe bei dieser Suche war die 1883 von Ph. Knoll veröffentlichte Beobachtung, derzufolge der Glossopharyngeus ein vorwiegend depressorischer Nerv ist, auf dessen Reizung regelmässig eine Blutdrucksenkung einzutreten pflegt. Auf Grund dieser Mitteilung Knolls zerlegte Hering den Glossopharyngeus eines grösseren Hundes und fand auf demselben sofort nach dessen Austritt aus dem Schädel einen Seitenast, den er ganz bis zur Wand des Sinus caroticus verfolgen konnte. Hering nannte diesen Nerven Sinusnerven und wies an Hunden, Katzen, Kaninchen und Affen nach, dass es sich dabei um den sensiblen Nerven der Sinusreflexbahnen handelt. Später hat er den Sinusnerven auch beim Menschen herauspräpariert und experimentell stets feststellen können, dass auf die Durchschneidung dieses Nerven die Nervenverbindungen des Sinus caroticus aufhören, dass aber die Reizung des zentralen Stumpfes die gleiche Wirkung auslöst, wie der auf den Sinus caroticus ausgeübte Druck.

Der Sinusreflexversuch kann von jedermann nachgeprüft werden, nur ist darauf zu achten, dass der Druck auch wirklich auf den Sinus caroticus ausgeübt werde. Diese Stelle ist am leichtesten festzustellen, indem man sich am Halse in Höhe des oberen Kehlkopfrandes eine Querlinie vorstellt, und dort, wo diese die Carotislinie schneidet, muss der Druck zur Anwendung gelangen. Dies bedeutet natürlich nicht, dass jeder dahinwirkende Druck den Sinus carotis immer sicher trifft, bietet aber doch einen guten Anhaltspunkt für die leichtere Auffindung der gesuchten Stelle. Natürlich kann dieser Druckversuch nur durch die Haut vorgenommen werden, wodurch die Vollkommenheit der Versuche zweifelhaft wird, doch sind auch Fälle bekannt, in denen der Versuch an dem anlässlich operativer Eingriffe freigelegten Sinus caroticus vorgenommen wurde. Eines solchen erinnert sich der Heidelberger Prof. Enderlen in einem an Hering geschriebenen Briefe. Enderlen hatte während einer Strumaoperation die Teilungsstelle der Carotis freigelegt und fand bei auf den Sinus caroticus ausgeübtem Druck, dass der Blutdruck plötzlich von 105 auf 67 Hgmm sank. Über ähnliches berichtete auch der ebenfalls in Heidelberg wirkende Bohnenkamp, der bei einer oberflächlich narkotisierten Frau den rechtsseitigen Sinus caroticus mit der Pinzette berührte und daraufhin ein Sinken des Blutdrucks um 16—20 Hgmm beobachtete. Mehrmalige Wiederholung dieses Versuches hatte stets das gleiche Ergebnis. Die Zahl der Herzschläge nahm bei der gleichen Patientin pro Minute um 10—20 ab, während die Reizung des isolierten Vagus der gleichen und der entgegengesetzten Seite die Reflexvorgänge nicht einleitete. Hering

konnte einwandfrei feststellen, dass auf die Wirkung des auf die Wand des Sinus caroticus ausgeübten äusseren und inneren Druckes die Gefässe erweitert werden, wodurch der Blutdruck sinkt und gleichzeitig auch die Zahl der Herzschläge abnimmt.

Der Rezeptor dieser beiden Reflexe ist der eine Ast des Glossopharyngeus, der Sinusnerv, dessen Reizung die gleichen Veränderungen bewirkt, wie der auf die Sinuswand ausgeübte äussere oder innere Druck. Die Carotis-Sinusreflexe sind tonische Reflexe, was dadurch bewiesen wird, das nach Durchschneidung oder Ausschaltung des Sinusnerven der Blutdruck steigt und auch die Zahl der Herzschläge zunimmt. So sind also die Sinusnerven, ebenso wie die Aortennerven eigentlich keine Depressoren, sondern Inhibitoren, die die Erhöhung des Blutdruckes und die Vermehrung der Zahl der Herzschläge verhindern.

Durch diese Befunde Herings und die Erfahrungen der Chirurgen wurde ferner einwandfrei bewiesen, dass es sich hierbei um sehr empfindliche Reflexe handelt, die auch auf den geringsten inneren und äusseren Druck in Erscheinung treten. Warum dies so ist, darauf geben die obigen neurohistologischen Untersuchungen, die die innigen Beziehungen zwischen dem Endsystem des Sinusnerven und der Wand des Sinus caroticus bis in die feinsten Einzelheiten beleuchten, ausreichende Antwort.

Hering erachtete allein den Sinus caroticus als Ausgangspunkt für die Reflexe, was im grossen und ganzen der Wahrheit auch entspricht. Meine neueren, an Carotisabschnitten von der Sinusgegend angestellten Untersuchungen beginnen mich aber davon zu überzeugen, dass an der Auslösung der Reflexe nicht nur der Sinus, sondern auch der ihm naheliegende Abschnitt der Carotis communis und sogar auch der erste Teil der Carotis externa beteiligt sein dürften.

In der Carotis communis befinden sich nämlich unmittelbar unterhalb des Sinus zahlreiche sensible Nerven und verschiedene Nervenendigungen. Die Nervenzüge bestehen in der Regel aus zwei, drei oder vier markhaltigen Fasern und erscheinen sozusagen bündelweise in der äusseren Adventitiaschicht. Die Fasern und auch die sie umgebenden Markscheiden sind dick, in ihrer ganzen Erscheinungsform gleichen sie den Fasern des Sinus caroticus, wodurch u. a. auch wahrscheinlich wird, dass sie dem Fasernsystem desselben Nerven angehören. Die Nerven teilen sich nach relativ kurzem Verlauf, aber nicht immer dichotomisch, sondern bisweilen entspringen den Fasern seitlich ein oder mehrere Kollaterale. Diese teilen sich nach starker Verjüngung weiter und bilden schliesslich ein die Faser auf ziemlich grossem Gebiet umgebendes peridendritisches Geflecht mit zahlreichen lamellären Verdickungen, während ihre Endfasern in feinen neurofibrillären Lamellen enden. In solchen Fällen schreitet die Hauptfaser weiter fort, und zerfällt nach dichotomischer Teilung in mehrere relativ glatte Äste, die nur hie und da dreieckige Verdickungen aufweisen. Eigen-

tümlich ist an diesen Ästen ihr grosser Reichtum und ihre aussergewöhnliche Feinheit, dazu kommen noch die zahlreichen Schlingen, was dem ganzen Gebilde Geflecht-Charakter verleiht (Abb. 34).



Abb. 34. *Homo :* Carotis communis: *a)* Nervenfaser ; *b)* Neurofibrilläre Endlamelle ; *c)* Neurofibrille ; *d)* Myelinscheide. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 450 ×

Die Knäuelgebilde sind auch nicht selten. Darunter gibt es ganz lockere die aus verhältnismässig wenig aber dicken Fasern bestehen, welche sämtlich dem System einer einzigen marklosen Faser angehören. Diese Knäuel sind von dem umgrenzenden Bindegewebe oft wie ein eingekapselter Endkörper umgeben. Das ist aber nur Schein. Neben den lockeren Knäueln finden sich kleinere, dichtere Gefüge, wo aus der Verwicklung einer oder mehrerer benachbarter Fasern, und aus der gegenseitigen Verwicklung der so entstandenen Zweige ein ganz massives längliches Knäuel geformt wird. Viel grösser aber ist die Zahl jener Geflechte, die aus der Verwickelung des Endästchensystems einer einzigen Faser hervorgehen

bzw. scheinbar zwei verschiedene Fasern miteinander verbinden. Ausserdem gibt es da noch eine unübersehbare Menge abwechslungsvoller Gebilde, die manchmal aus den Endfasern allein, manchmal aber auch aus präterminalen Faserabschnitten bestehen. All dies beweist, dass das Fasernsystem die ver-



Abb. 35. *Homo* : Carotis communis: *a)* Nervenfaser ; *b)* neurofibrilläre Endlamelle ; *c)* Neurofibrille ; *d)* Muskelzellkern. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 1800 ×

schiedensten Formationen und Systeme aufbaut, in denen stets die sensible Natur dominiert und die nebenbei einen Nervenendapparat darstellen, dem eventuell eine sammelnde, steigernde oder verstärkende Rolle zukommt. Dieser Gedanke ist nicht unmöglich, wenn man in Betracht zieht, dass in den Carotiden unter normalen Umständen tatsächlich nur ganz minimale Reize erscheinen können, zu deren Wahrnehmung bzw. reflektorischer Wertung kompliziertere und empfindlichere Strukturen nötig sind als auf anderen Gebieten. Dies geht auch aus dem Verlauf der Fasern hervor, die schon bei 600-facher Vergrösserung die Fibrillen gut erkennen lassen, besonders aber aus den in

den Verlauf der Fasern eingeschalteten, verschieden gestalteten Lamellen und vor allem aus den neurofibrillären Endlamellen (Abb. 35). Diese sind viel kleiner als die im Sinus caroticus gefundenen und auch die typische Efeublattform konnte ich nicht entdecken, obwohl ich aus demselben Material, mit demselben Verfahren viele ebenso gut gelungene Präparate untersuchte. Auch die Zahl der neurofibrillären Endlamellen ist bedeutend kleiner als im Sinus caroticus. Wenn aber solche Unterschiede bestehen — und sie bestehen in der Tat — so könnte man fragen, ob denn diese Fasern tatsächlich dem Glossopharyngeus entspringen oder ob sie nicht irgendeinem anderen System angehören. Möglicherweise ist dies der Fall und dann können die obigen Unterschiede Zeugnis für die verschiedene Genese ablegen. Doch ist nicht ausser Acht zu lassen, dass die Terminalformationen auch mit denen, die ich weiter oben aus dem Aortenbogen beschrieben habe, nicht identisch sind. Eine Ähnlichkeit besteht aber doch und dies ist für die physiologische Interpretation genügend, denn die Abweichungen können lokale sein und dann kann auch dieses System an der Auslösung der Reflexe teilhaben. Sollten sie aber eine solche Rolle nicht erfüllen, auch dann haben sie ihre Bestimmung, da ja die Empfindlichkeit der Verzweigungsstelle in jeder Hinsicht indiziert ist.

Ähnliche Verhältnisse treffen wir in der Carotis communis des Rindes an. Auch hier sind die Verzweigungsstellen überaus nervenreich. Dies gilt sowohl für die Nervenversorgung der glatten Muskulatur, wie auch der Vasa vasorum und der Kapillaren, vor allem aber für die sensiblen Elemente, die in überaus grosser Menge und Mannigfaltigkeit in Erscheinung treten.

Diese sensiblen Elemente sind auch hier markhaltige Fasern, aber bedeutend dünner als in den ähnlichen Gebilden der menschlichen Carotis communis und auch ihre Verzweigungen zeigen eine gewisse Charakteristik (Abb. 36). Dies lässt sich selbst auf Grund der Zeichnung nur schwer exakt beschreiben. Bezeichnend ist das reiche Ästesystem, der kurze schlängelnde Verlauf der Äste und die innige Verbindung der Endsysteme.

Wie auch in Abbildung 36 ersichtlich, können die Endäste zweier benachbarter Fasern so stark miteinander verflochten sein, dass selbst bei stärkster mikroskopischer Vergrösserung eine längere Untersuchung nötig ist, um die Systeme gegeneinander abgrenzen zu können. Die Fasern sind im strengsten Sinne des Wortes eng miteinander verflochten und infolgedessen liegen auch die Endigungen so versteckt, dass ihre Form und Struktur kaum deutlich zu erkennen sind. Soviel aber steht zweifellos fest, dass die dreieckigen Endlamellen wesentlich kleiner sind und ihr neurofibrilläres Netzwerk wiederum viel dichter ist als beim Menschen. Ferner ist einwandfrei festzustellen, dass die Lamellen tatsächlich aus dem Geflecht der Neurofibrillen bestehen und sowohl gegeneinander, wie auch den Bindegewebselementen gegenüber abgegrenzt sind. Ein weiterer Unterschied ist noch, dass nicht nur die Endorgane, sondern auch die neurofibrillären Lamellen hier in bedeutend geringerer Zahl vorkommen

als in dem ähnlichen Organ des Menschen. Ein Neurofibrillenschleier, wie wir ihn im Sinus caroticus des Menschen sahen, ist hier nicht vorhanden, woraus sich zwanglos ergibt, dass dieser Teil der Carotis communis des Rindes weniger empfindlich ist und zwar wohl deshalb, weil in Anbetracht der beschränkteren corticalen Funktionen das Gehirn hier nicht eines so grossen Schutzes bedarf wie beim Menschen. Unter Berücksichtigung aller dieser Momente muss ich doch



Abb. 36. *Bos taurus:* Carotis communis: *a)* Nervenfaser; *b)* Endfaser; *c)* Endlamelle; *d)* neurofibrilläres Geflecht. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 900 ×

betonen, dass die Grundformen sowohl in ihrer Erscheinung, wie auch in ihrer Struktur eine weitgehende Übereinstimmung zeigen.

Die Carotis externa ist nicht minder empfindlich. Beim Menschen fand ich auch hier sensible Endorgane. Diese sind ebenfalls dendritische Verzweigungen, die in länglichen neurofibrillären Lamellen enden. Charakteristisch sind die aussergewöhnlich feinen glatten Fasern, die Verzweigungen dicker Fasern darstellen und ohne in Endlamellen einzutreten, weit zu verfolgen sind. Typisch können die hier gefundenen Körper nicht genannt werden, doch besteht

über ihre sensible Natur und auch über ihre Zugehörigkeit zum Fasernsystem des Vagus oder Glossopharyngeus kein Zweifel.

Empfindlich ist auch die Carotis interna, doch sind ihre Nervenfasern nicht so charakteristisch wie in den bisher erörterten Abschnitten, dafür aber um so feiner. Diese Feinheit bezieht sich auf die Substanz der einzelnen Fasern, auf die sich auf ihnen befindenden Varixe, vor allem aber auf die Seitenäste, die besonders dünn und grazil sind. Sonst hat die Carotis interna keine so bezeichnenden Endkörper, wie wir sie im Sinus caroticus beobachtet haben. Auch die typischen neurofibrillären Endlamellen fehlen. Dies alles lässt darauf schliessen, dass der oberhalb des Sinus gelegene Carotisabschnitt an der Auslösung der Sinusreflexe nicht mehr beteiligt ist und dennoch ist seine Wand viel empfindlicher, als die anderer ähnlicher Arterienabschnitte.

Da die in der Carotis externa und in der Carotis interna gefundenen sensiblen Elemente nicht typisch sind und nur in geringer Zahl vorkommen, besteht eine grosse Wahrscheinlichkeit dafür, dass sämtliche Rezeptoren der Sinusreflexe am Endabschnitt der Carotis communis und im Sinus caroticus ausgebreitet liegen.

Die Lokalisation und Struktur dieser Rezeptoren geben nicht nur für die Sinusreflexe des gesunden Menschen eine klare, leicht verständliche Erklärung, sondern auch hinsichtlich der Ursache von zahlreichen pathologischen Erscheinungen, über die man bisher nichts genaues wusste. Sunder-Plassmann schreibt, dass er während seines Aufenthaltes an der Klinik in Münster, trotzdem er damals noch keine Ahnung von den Sinusreflexen hatte, besonders jene Krankheiten mit besonderer Aufmerksamkeit verfolgte, die auf Kreislaufstörungen zurückzuführen waren. Er nahm Blutdruckmessungen an den Kranken vor und verfolgte ihre Beschwerden mit grossem Interesse. Einer seiner Patienten klagte darüber, dass es ihm des morgens beim Waschen des Halses plötzlich schwindele, während ein anderer beim Zuknöpfen des steifen Kragens bzw. beim Binden der Krawatte und ein dritter beim jähen Aufwärtssehen Schwindel empfand. Sunder-Plassmann buchte diese Beschwerden als solche, die die Medizin damals noch ohne Erklärung liess. Heute aber, in Kenntnis der Rezeptorenfelder des Sinus caroticus und in Kenntnis dessen, dass diese auch dann intakt bleiben, wenn sich infolge Arteriosklerose schon grössere Kalkmengen auf der Intima des Sinus caroticus abgelagert haben, kann die Ursache dieser Beschwerden unschwer erklärt werden. Es ist nämlich leicht verständlich, dass bei allen Betätigungen, die ein Schwindelgefühl nach sich ziehen, der Hals Bewegungen verrichtet, bei denen der in der Intima des Sinus caroticus abgelagerte Kalk einen Druck auf die Rezeptoren ausübt, dessen Folge arterielle Hypotonie und gleichzeitig Gehirnanämie und Schwindel sind. Dass an Arteriosklerose nicht leidende Personen bei ähnlichen Bewegungen nicht schwindeln, kommt daher, dass bei diesen der Druck der nicht verkalkten Gefässwand zur Auslösung der Sinusreflexe nicht ausreicht.

Arteria renalis

Von den betreffs der Rezeptoren untersuchten Schlagadern habe ich in der Arteria renalis bemerkenswerte Beobachtungen gemacht. Bisher habe ich die Nierenschlagader des Menschen und des Rindes eingehend untersucht und über die beim Menschen gefundenen Verhältnisse bereits in einer Arbeit berichtet. Hier beschränke ich mich auf die Ergänzung dieser Daten als solche, die in der Physiologie und Pathologie der Niere meines Erachtens bedeutungsvoll sind. Ich schicke voraus, dass in mir beim Anblick der Nervenverbindungen des Sinus caroticus und des Arcus aortae die Überzeugung zu reifen begann, dass überall bei den grösseren Verzweigungen eine reflexogene Zone vorhanden sein muss, die durch Dilatation oder Konstriktion der Gefässwand bzw. durch Herabsetzung oder Erhöhung des Blutdruckes die Funktion biologisch wichtiger Organe entscheidend beeinflusst, indem sie die nötige Blutmenge den jeweiligen Bedürfnissen entsprechend dosiert. So kam ich denn nach der Untersuchung verschiedener anderer Arterienverzweigungen zur Arteria renalis, wo ich wirklich vorfand, was ich mir theoretisch schon dorthingedacht hatte und zwar in Gestalt dreier sensibler Nervenendorgane, die ebenso wie die oben erwähnten Nervenendapparate, in der Adventitia Platz nehmen. Ich möchte aber betonen, dass diese zwar morphologisch von den im Sinus caroticus und im Arcus aortae gefundenen Endorganen abweichen, doch bin ich überzeugt, dass in funktioneller Hinsicht dennoch eine weitgehende Übereinstimmung besteht. Die Nervenendorgane, die ich in der Wand der Arteria renalis fand, gehören drei verschiedenen, voneinander stark abweichenden Typen an. Bei dem ersten handelt es sich um eine dendritische Verzweigung, bei dem zweiten um ein freies Knäuel und bei dem dritten um einen eingekapselten Endkörper. Die erste Form habe ich weiter oben bei der Besprechung der afferenten Fasern schon behandelt. Obwohl Charakter und Verzweigungsform der Fasern eindeutig dafür sprechen, dass es sich hier um Pressorezeptoren handelt, wage ich — da mir bisher die Imprägnierung der neurofibrillären Lamellen nicht gelungen ist — die ganze Endigungsform nur als ein gewöhnliches, normales Endorgan zu betrachten.

Den zweiten Endkörper fand ich ebenfalls in der Adventitia. Dieser ist nichts anderes als ein aus zwei markhaltigen Fasern, einer dickeren und einer dünneren, gebildetes längliches lockeres Knäuel. Die Fasern sind miteinander so innig verschlungen, dass ihre Richtung kaum festgestellt werden kann. Nach seiner Form und dem Gefüge seiner Fasern zu urteilen, dürfte es sich um einen sensiblen Körper handeln, dem ebenso wie den oben erwähnten Pressorezeptoren, eine blutdruckhemmende Rolle zukommen dürfte (Abb. 37). Er ähnelt weitgehend den aus der Carotis communis mitgeteilten Gebilden.

Bei dem dritten, ebenfalls in der Adventitia gelegenen Nervenendorgan haben wir es mit einem eingekapselten Endkörper zu tun. Eine eingehende

morphologische Beschreibung unterlassend, beschränke ich mich auf die Betonung, dass auch dieser, als zweifellos sensibles Endorgan, das eine rezeptorische Glied des an der Basis der Arteria renalis gelegenen Reflexapparates ist. Der Körper stellt das lockere Knäuelsystem der Endäste einer dicken Faser dar. welches kapselartig von Bindegewebe umgeben ist und infolgedessen ruhig



Abb. 37. *Homo:* Arteria renalis: Lockeres Knäuel aus der Adventitia. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 400 ×

als eingekapselter Endkörper betrachtet werden könnte (Abb. 38). Dass es sich bei allen diesen Endorganen um Reflexempfänger handelt, kann in Kenntnis der Struktur der die Sinus- und Aortenreflexe auslösenden Endkörper nicht mehr bezweifelt werden. Wenn dem aber so ist, so steht auf Grund der Mor-



Abb. 38. *Homo:* Arteria renalis. Nervenendkörperchen aus der Adventitia : *a)* Bindegewebe ; *b)* Kapsel ; *c)* Nervenfaser ; *d)* Knäuel. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 600 ×

phologie auch die Richtigkeit meiner früheren Feststellung ausser Zweifel, nämlich, dass es mir gelang, in der menschlichen Arteria renalis einen bisher nicht bekannten, den Blutdruck bzw. den Blutkreislauf regulierenden Apparat zu entdecken, dessen Empfangsorgane die oben beschriebenen verschiedenen sensiblen Endigungen sind.

Diese Apparate nehmen den auf die Gefässwand ausgeübten äusseren und inneren Druck wahr, leiten ihn als Reizung zu den vasomotorischen Zentren weiter und beeinflussen über die sich aus den postganglionären Fasern des Ganglion coeliacum bzw. aus den die Aorta entlangziehenden sympathischen Fasern ergebenden motorischen Bahnen den Tonus der Tunica media. In diesem Sinne besteht an der Basis der Arteria renalis in der Adventitia eine reflexogene Zone, die die aus der Aorta abdominalis zur Niere strömende Blutmenge automatisch reguliert, die die Glomeruli passierende Blutmenge dosiert und somit einen wichtigen Regulationsapparat des auf die Gefässwand ausgeübten Blutdruckes darstellt.

Andererseits gibt der Umstand, dass im Sinne der obigen Feststellungen in der Wand der Arteria renalis sensible Nervenendsysteme vorhanden sind, eine Erklärung für die Feststellung französischer Chirurgen, dass eine im Falle von Nephritis dolorosa an der Arteria renalis vorgenommene periarterielle Neurektomie die Nierenschmerzen vollkommen aufhebt. Dies ist selbstverständlich damit zu erklären, dass ein Teil der afferenten Fasern in der Nierenschlagader als Pressorezeptoren funktioniert, während ein anderer in den innerhalb der Nierensubstanz verlaufenden grösseren Arterienästen, in der Arteria interlobaris, in der Arciformis bzw. der Arteria interlobularis weiterzieht und sich vielleicht im Vas afferens in Gestalt feiner rezeptorischer, in diesem Falle eventuell schmerzempfindender Endorgane ausbreitet. Diese Überlegung, für die ich bisher die entsprechenden morphologischen Grundlagen noch nicht habe feststellen können, erweist sich als um so zutreffender, als wir über Angaben verfügen, dass dort, wo die Arterien in die Kapillaren übergehen, feine sensible Nervenendapparate bestehen. Ich hoffe im Laufe weiterer Untersuchungen auch diese Frage beantworten zu können.

Die oben mitgeteilten Rezeptoren sind zweifellos allesamt Pressorezeptoren und Empfangsapparate der Autoregulatoren des Blutkreislaufs, die unserem bisherigen Wissen nach — an gewissen grösseren Abzweigungsstellen gruppiert — über die Normalität von Blutdruck und Herzfunktion wachen. Sie drücken nicht den Blutdruck reflektorisch herunter, wie man früher annahm, sondern sorgen dafür, dass er nicht ansteige. Sobald sich aber die geringste Tendenz einer Steigerung des Druckes über das Normale hinaus bemerkbar macht, veranlassen sie sofort eine sich auf den ganzen Organismus erstreckende Blutdrucksenkung, die die überlasteten Organe vor den infolge übermässigen Druckes eintretenden schädigenden Einflüssen schützt. Um uns nur auf bekannte Fälle zu berufen, verhindern sie z. B., dass die Blutgefässe des Gehirns platzen oder das Kapillarepithel der Nierenglomeruli zerreisse. Besonders zu erwägen ist der Umstand, dass in die Bahn des dem Gehirn zustrebenden Blutes eine doppelte reflexogene Zone eingeschaltet ist, was einerseits mit der relativ kurzen Entfernung zwischen Gehirn und Herz, andrerseits mit der Dünnheit der Gehirnarterienwände, und drittens mit der entscheidenden Funktion bzw.

der ganz ausserordentlichen Empfindlichkeit des Gehirns zu erklären ist. Die eine Zone liegt — wie wir wissen — im Aortenbogen und entfaltet ihre Wirkung über den Vagus, die andere im Sinus caroticus und dessen unmittelbarer Nähe und nimmt die Druckerhöhung durch die Fasern des Glossopharyngeus wahr.

Chemorezeptoren

Meines Wissens haben Chemorezeptoren in der Wand der Blutgefässe bisher nur an einer einzigen Stelle anatomisch und physiologisch nachgewiesen werden können, und zwar im Glomus caroticum. Das Glomus caroticum wurde im Jahre 1743 von H a l l e r entdeckt. Es ist im wesentlichen ein kleines verstecktes Organ, das im Organismus des Menschen und der Säugetiere stets aufzufinden ist. H a l l e r hielt es, da es einem Ganglion sehr ähnlich sah, für ein Ganglion. Spätere Forscher verwarfen diese Ansicht: was es aber in Wirklichkeit ist, konnte bis auf den heutigen Tag nicht genau festgestellt werden. L u s c h k a (1862) hielt es für eine Drüse und gab ihm den Namen Glandula intercarotica. Seiner Meinung nach ist das Glomus caroticum ein dickwandiges Hohlorgan, das mit dem cervicalen Teil des sympathischen Nervensystems in engstem Zusammenhang steht. A r n o l d, der in den Drüsenschläuchen und Nerven Blutgefässe zu sehen meinte, hebt das Glomus caroticum aus dem Verbande der Nervendrüsen heraus und nennt es »Glomeruli intercarotici«. K o h n (1900) nennt es »Paraganglion«, W a t z k a (1934) ist der gleichen Meinung und gibt ihm den Namen »Paraganglion caroticum«. Nach der Auffassung K o h n s sind die Paraganglien Nebenorgane des peripheren Nervensystems, die auf Grund ihrer histologischen Struktur in drei Gruppen gesondert werden können. In die erste Gruppe gehören die aus dem sympathischen Nervensystem stammenden. Es sind dies chromaffine, Adrenalin erzeugende Paraganglien, die in der Bauch- und Beckenhöhle Platz nehmen. In die zweite Gruppe gehören jene Paraganglien, deren Nervengeflechte teils dem sympathischen System, teils den Gehirnnerven entspringen und deren Zellen nur zum Teil chromaffin sind, während ein anderer Teil sich mit Chrom nicht färbt. In die dritte Gruppe können solche Paraganglien gereiht werden, die entweder ausschliesslich, oder wenigstens zum grössten Teil im Gebiete der Gehirnnerven vorkommen und deren Zellen keinerlei chemische Affinität zu den chromsauren Salzen zeigen.

Das Glomus caroticum des Menchen, welches nach W a t z k a in die zweite Gruppe gehört und mit dem auch ich mich längere Zeit beschäftigt habe, liegt in der Bifurkation der Carotis communis und zwar — wie R i e g e l e schreibt — an der mittleren und hinteren Wand des Gefässes, so dass es mit seiner oberen Hälfte über die Verzweigung hinwegragt und sich der Wand der Carotis interna anschmiegt. Es ist längsoval, seine histologische Struktur ist uns seit den Untersuchungen von M a r c h a n d (1891), S c h a p e r (1892),

de Castro (1926), Riegele (1928), Sunder-Plassmann (1930), Mjeling (1936) u. a. ziemlich genau bekannt. Es ist verhältnismässig leicht zu untersuchen. Das Anfertigen von Schnitten und auch das Färben machen keine grösseren Schwierigkeiten und kompliziertere Methoden werden auch nicht beansprucht. Seine Gewebestruktur ist auch nach Hämatein- und Eosinfärbung ausgezeichnet zu studieren.

Es ist mit einer ziemlich dicken Bindegewebskapsel umgeben, die Scheidewände in das Innere des Organs sendet und es in kleinere und grössere ovale oder runde Zellennester, sogenannte Glomeruli, aufteilt. Dieses Bindegewebe wird zum Unterschied von dem Bindegewebe der Kapsel „interglomeruläres" Bindegewebe genannt. Aus dem interglomerulären Bindegewebe treten feine Bündel in die einzelnen Glomeruli, die die eigentlichen Funktionselemente des Organs sind. Die Glomeruli bestehen aus grossen polygonalen ovalen oder runden Zellen, die nur an in ganz frischem Zustande fixierten Präparaten gut studiert werden können. Das Material aus mehrere Tage alten Leichen, wie es für neurohistologische Untersuchungen gewöhnlich zur Verfügung steht, lässt nur die Zellkerne gut erkennen. Das Plasma kann in solchen Präparaten nur in den seltensten Fällen und nur bei der stärkesten Vergrösserung zuverlässig untersucht werden. In den aus solchem nicht frischen Material stammenden Präparaten sind die Zellen stark geschrumpft, das Plasma an den Rändern geriffelt und, wie ich selbst an den mit der Bielschowskyschen Methode hergestellten Präparaten feststellte, an der Zellenoberfläche stark zurückgezogen. Ein Teil der Zellen ist, wie Schaper an Injektionspräparaten beobachtete, längs der Kapillaren fast wie ein einschichtiges Zylinderepithel aufgereiht. Dieses Phänomen ist auch an anders hergestellten Präparaten gut zu konstatieren. Es wird u. a. auch von de Castro erwähnt, der sogar behauptet, dass die Glomeruluszellen an einigen Stellen die Wand der Kapillaren selbst bilden. Diese Feststellungen lassen mit Recht darauf schliessen, dass dic Glomeruluszellen mit den Blutgefässen in engster Beziehung stehen. Diese Erscheinung würde besonders dann eine vollkommene Erklärung erhalten, wenn man das Glomus caroticum tatsächlich für eine innersekretorische Drüse hielte. Ein Teil der Glomeruluszellen ist — wie wir aus den Untersuchungen von Riegele und Watzka wissen — chromaffin, d. h. in chromsäurehaltiger Lösung bleibt ihr Protoplasma am besten erhalten und sie färben sich darin gelbbraun (Henle-Reaktion). Hier reduziert — wie Riegele sagt — das Zellplasma die Chromate, wobei gleichzeitig auch der Zellinhalt gut fixiert wird. Bei der Anwendung anderer Fixiermittel tritt der Zellinhalt aus der Zelle heraus, wodurch die Zellform stark deformiert wird. Dies ist auch dann der Fall, wenn das Glomus caroticum nicht gleich nach dem Tode mit den geeigneten chromsauren Fixiermitteln fixiert wird. F. de Castro verneint die Anwesenheit chromaffiner Zellen und hält deshalb die Auffassung des Glomus caroticum als ein Paraganglion für unrichtig.

Die Glomeruluszellen zerfallen sehr bald, was Kohn damit erklärt, dass ihr Inhalt in die Umgebung diffundiert. Der Zellinhalt kann, wie Biedl und Wiesel nachweisen, leicht aus den Zellen extrahiert werden. Die chromaffinen Zellen sind übrigens nicht die einzigen Aufbauelemente der Glomeruli des menschlichen Glomus caroticum, da diese auch mit Chrom nicht färbbare Zellen enthalten, weshalb sie Watzka — wie schon erwähnt — in die zweite Gruppe der Paraganglien reiht.

Das Glomus caroticum ist ausserordentlich blutreich, das Blut erhält es aus einer kleinen Arterie, die gewöhnlich aus der Bifurkation der Carotis communis heraustritt, aber auch der Carotis externa entspringen kann (Luschka, Heppner), ja es wurden sogar Fälle beobachtet, in denen die fragliche Arterie ihren Ausgang aus der Carotis interna nahm (Marchand).

Die Glomusarterie tritt nach der Meinung Riegeles in der Regel am unteren Pole in das Organ ein und zerfällt dann in zahlreiche Äste, die in der Kapsel ein reiches Geflecht bilden. Aus diesem Geflecht ziehen kleinere Arterien in das interglomeruläre Bindegewebe, von hier in das Innere der Glomeruli, wo sie teils zwischen den schon erwähnten Zellreihen zu Kapillaren zerfallen. Die Kapillaren vereinigen sich noch innerhalb der Glomeruli zu kleinen Venen, welche in die im intraglomerulären Bindegewebe verlaufenden Sammelvenen münden. Diese gehen unter allgemeiner Vergrösserung des Lumens auswärts und münden in das periglomeruläre venöse Geflecht.

Wie aus dem Gesagten erhellt, sind wir über Ort, Lokalisation und Struktur des Glomus caroticum ziemlich gut unterrichtet und dennoch fragte H. van Berkelbach van der Sprenkel im Jahre 1943: »Was ist denn eigentlich das Glomus caroticum?« und gab darauf die aufrichtige Antwort, dass »wir das eigentlich nicht wissen«. Deshalb habe auch ich das menschliche Glomus caroticum in meine Untersuchungen miteinbezogen und es, meiner Forschungsrichtung entsprechend, hinsichtlich seiner Innervationsverhältnisse untersucht.

Das Glomus caroticum erhält, wie wir aus den Feststellungen der älteren Forscher wissen, seine Nerven aus dem Ramus caroticus des Glossopharyngeus, dem Laryngeus superior des Nervus vagus oder direkt aus dem Vagus selbst. Es erhält ausserdem Äste aus dem oberen Cervicalganglion des Halssympathicus und wahrscheinlich manchmal sogar aus dem Nervus glossopharyngeus selbst. Diese verschiedenen Systemen entstammenden Nerven bilden ein Geflecht um das Organ, den Plexus periglandularis. Dieses Geflecht besteht aus verschieden dicken, einander dicht anliegenden Bündeln, deren Fasern sich oft gegenseitig austauschen. Längs den die Bündel formenden Fasern werden an beiden Enden zugespitzte Kerne sichtbar, die wahrscheinlich Schwannsche Kerne sind. In den Verlauf der Bündel sind — Behauptungen älterer Untersucher zufolge — kleinere oder grössere Ganglien eingeschaltet. Ich selbst habe Ganglien niemals beobachtet, muss mich aber, gegenüber den Lehren

von Wilson und Billingsley, ausdrücklich dahin äussern, dass das Geflecht vereinzelte Ganglienzellen enthält. Diese Ganglienzellen werden sowohl in meinen hämatein-eosin-gefärbten, wie auch in imprägnierten Präparaten sehr gut sichtbar. Ihrer äusseren Erscheinung und ihrem Gefüge nach scheinen sie dem sympathischen System anzugehören. Watzka fand anlässlich seiner Untersuchung des Glomus caroticums der Gans in dem periglandulären Geflecht zweierlei Nervenzellen, nämlich grosse unipolare Zellen, die wahr-



Abb. 39. *Homo:* Glomus caroticum. Periglomeruläres Nervengeflecht. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 800 ×

scheinlich dem System der Nerven zentralen Ursprungs angehören, und Zellen sympathischer Herkunft.

Aus dem periglandulären Geflecht ziehen kleinere, aus wenigen Fasern bestehende Stämme zur Oberfläche der Glomeruli, wo sie fast an der Oberfläche der Zellen meist kreisrund verlaufend das periglomeruläre Geflecht bilden. In diesen Stämmen sind dichotomische Verzweigungen häufig.

Die kleineren Bündel ziehen an der Oberfläche der Glomeruli entlang, verzweigen sich dann und bilden oberhalb der einzelnen Glomeruli oder auch in diesen selbst ein so aussergewöhnlich reiches Nervengeflecht, wie es ähnlich in keinem Organe des menschlichen Körpers zu beobachten ist.

Die Mehrzahl der Fasern des periglomerulären Geflechtes erscheint konzentrisch; oft parallellaufend, manchmal stark schlängelnd, umgeben sie fast kapselartig die einzelnen Glomeruli (Abb. 39).

Die Fasern des periglomerulären Geflechtes ziehen gewöhnlich in Gestalt gesonderter Geflechte — bisweilen den ganzen Glomerulus überschreitend — weiter oder aber — und dies ist der häufigere Fall — kehren sie zurück. Die im Inneren der Glomeruli haltmachenden und auch die nach einer kühnen

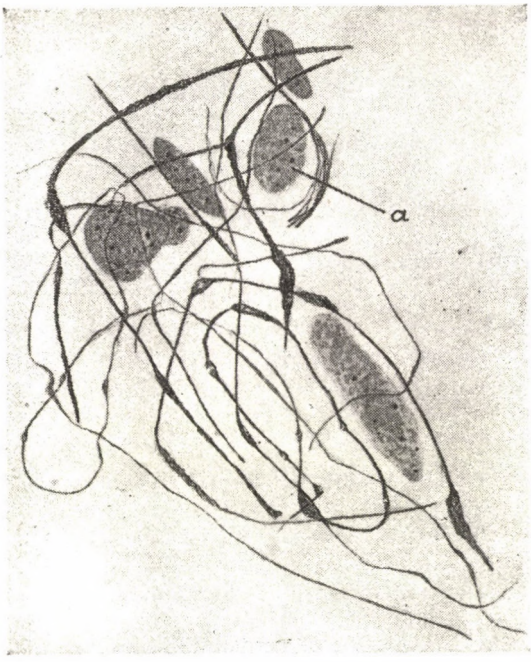


Abb. 40. *Homo*: Glomus caroticum. Intraglomeruläres Geflecht: *a)* chromaffine Zelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 1800 ×

Kurve zurückkehrenden Fasern bilden ein ausserordentlich dichtes und abwechslungsreiches intraglomeruläres Geflecht.

Die Struktur dieses Geflechtes und seine innige Verbindung mit den Zellen wird an der obigen Abbildung treu wiedergegeben. An dieser, mit 1800-facher Vergrösserung angefertigten Abbildung werden nur ein paar vereinzelte Zellkerne sichtbar. Diese Kerne bzw. Zellen sind von einem Geflecht stark variköser, scharf fibrillierter Fasern in Gestalt eines fast regelmässigen Knäuels umgeben (Abb. 40). Hier handelt es sich um ein typisches sensibles Knäuel, in dem auch Tastzellen enthalten sind. Solche und ähnliche Knäuelgebilde kommen oft in so grosser Zahl und Mannigfaltigkeit vor, dass an eine ganz präzise zeichnerische Wiedergabe nicht im entferntesten zu denken ist.

Die Knäuel in dem periglomerulären Geflecht sind nicht gegeneinander abgegrenzt und zumeist durch Fasern miteinander verbunden, von denen einige durchgehende sind, während andere im Nachbarknäuel enden. All dies weist darauf hin, dass die benachbarten Glomeruli miteinander in enger Beziehung stehen und trotz der scheinbaren Selbständigkeit eine strenge physiologische Einheit bilden (Abb. 41).

Alle diese Knäuelgebilde sind ausserordentlich abwechslungsreich und enthalten so reichlich dicke und dünne Fasern, dass es auf Grund des Gesagten kaum möglich ist, ihre Struktur zu beurteilen und auf ihre Funktion zu schliessen. Gerade um dieses Problem lösen zu können, muss noch eine wesent-



Abb. 41. *Homo*: Glomus caroticum. Nervenknäuel (*a*, *b*, *c*, *d*) aus dem periglomerulären Geflecht. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 280 ×

liche Frage beantwortet werden, nämlich die, *ob* die Nervenfasern im Glomus caroticum enden, und bejahenden Falls, *wie* sie enden, bzw. welcher Art das Verhältnis der Glomuszellen zum Nervensystem ist. Auf Grund eingehender Durchmusterung meiner Präparate muss ich den ersten Teil der Frage bejahen. Ich konnte nämlich mit grösster Sicherheit feststellen, dass die feinen varikösen Fasern des Geflechtes die Zellen fast korbartig umgeben und zwar so, dass fast jede einzelne Zelle in ein ihr genau angepasstes perizelluläres Nervengeflecht zu liegen kommt. Ausser diesen Geflechten sind auch ganz kleine Knäuel, die die Grösse der Zelle kaum überschreiten, zwischen den Zellen nicht selten (Abb. 42).

Neben den korbartigen Endigungen finden sich im Glomus caroticum auch freie Nervenendigungen, die in ihrer äusseren Erscheinung nichts anderes sind als die lamellenförmig verbreiterten und in die Länge gezogenen Stücke

der Nervenfasern. Diese Endigungen werden an der umseitigen Zeichnung gut sichtbar (Abb. 43). An dieser Abbildung, die bei ziemlich starker Vergrösserung und mit der in zeichnerischer Hinsicht erreichbaren grösstmöglichen Genauigkeit hergestellt wurde, wird ein Teil, 2—3 dicke wellige Fasern eines inneren Glomerulusgeflechtes, in dem der parallele Verlauf der Neurofibrillen überaus scharf zutagetritt, wiedergegeben. Neben diesen dicken Fasern werden auch ganz dünne, in ihrem ganzen Verlauf stark variköse Fäserchen gesichtet. Sowohl

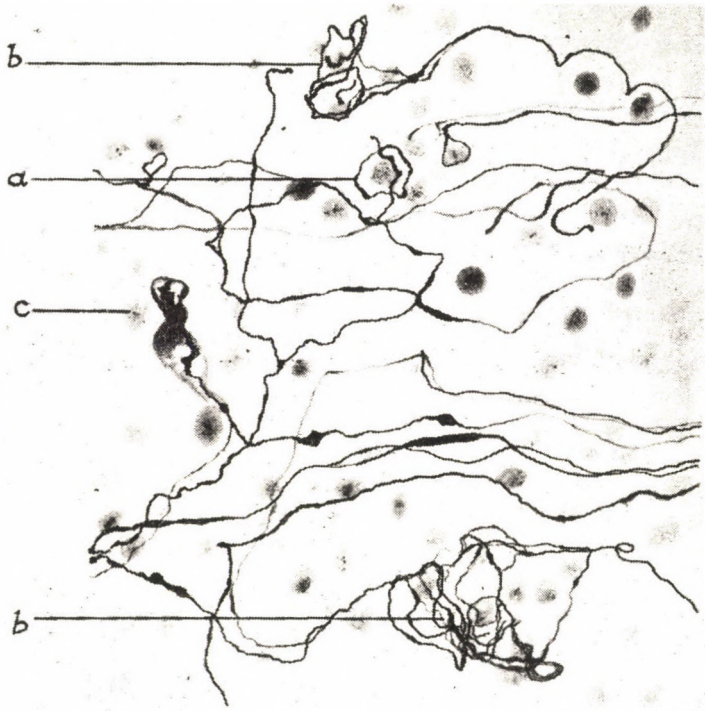


Abb. 42. *Homo* : Glomus caroticum. Intraglomeruläres Nervengeflecht : *a)* perizelluläres Geflecht ; *b)* interzelluläres Knäuel ; *c)* chromaffine Zelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 600 ×

von den dicken, wie auch von den dünnen Fasern enden einige nach kürzerer oder längerer Strecke frei zwischen den Glomuszellen. An der Zeichnung werden nicht weniger als vier solche freie Endigungen sichtbar.

All diesem nach bestehen zwischen den Glomuszellen zweierlei Nervenverbindungen, ein körbchenartiges perizelluläres Geflecht und freie Nervenendigungen. Diese Feststellung spricht dafür, dass das Glomus caroticum einer doppelten Innervation untersteht. Von den zweierlei Nervenendigungen dürften die perizellulären Körbchen wahrscheinlich sympathischen und die freien Endigungen cerebralen Ursprunges sein.

Nachdem wir nun mit der Innervation dieses in vieler Hinsicht noch unbekannten kleinen Organs bekannt geworden sind, ergibt sich spontan die Frage nach der physiologischen Rolle desselben. Diese Frage ist schon sehr alt und auf eine Antwort haben wir bis in die neueste Zeit vergebens gewartet. Wie schon erwähnt, hielt es sein Entdecker, Haller, für ein Ganglion und wendete so seinem weiteren Schicksal auch kein besonderes Interesse zu. Spätere Forscher nannten es »Glandula carotica« bzw. »Glandula intercarotica« und schrieben ihm folglich Drüsenfunktion zu. Arnold qualifizierte es als »Haemangiom« und konnte deshalb auch keine wichtigere Rolle von ihm

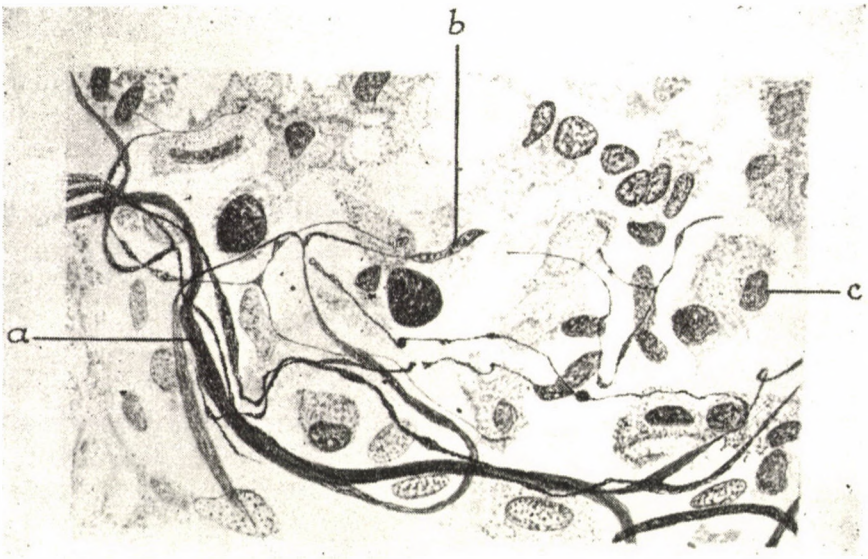


Abb. 43. *Homo:* Glomus caroticum. Freie Nervenendigungen: *a)* Nervenfaser; *b)* Nervenendigung; *c)* chromaffine Zelle. Bielschowskysches Verfahren. Vergrösserung 900 ×

erwarten. Kose und Stilling halten es für ein chromaffines Organ, während Watzka in Übereinstimmung mit Kohn es den Paraganglien zuordnet.

Neuere Forscher, und von diesen in erster Reihe Vassale, Lanzilotta und Massaglia, haben das Glomus caroticum ihrer Versuchstiere zertrümmert und als Folge dessen Glycosurie festgestellt. Frugoni injizierte intravenös Glomusextrakte und beobachtete darauf Hypotonie und Bradycardie. Dieses Ergebnis wurde auch von Vincent bestätigt. Mullon stellte gerade das Gegenteil fest, indem er fand, dass auf die Wirkung von Glomus caroticum-Extrakten der Blutdruck des Pferdes erhöht wurde. Ähnliche Resultate erhielt auch Lanzilotta bei der Wiederholung der Mullonschen Experimente.

Widersprechende Ergebnisse zeitigten auch die neuesten Versuche in dieser Richtung. Fischer und auch Betge haben bei jungen Katzen nach bilateraler Exstirpation des Teilungsgebietes der Carotis 6 Wochen nach dem Eingriff Appetitlosigkeit, schlechte Dentition und Wachstumsstillstand beobachtet. Auch fanden sie die Knochen sehr porös und kalkarm und stellten das Fehlen der Ossifikationskerne fest. Im Gegensatz hierzu fand Klug, der bei jungen Hunden den Bifurkationsabschnitt der Carotis communis, ja die Carotis selbst exstirpierte, keinerlei psychische oder somatische Veränderungen an seinen Versuchstieren. Hieraus schloss er, dass das Glomus caroticum zum Leben nicht unbedingt notwendig sei und nannte es deshalb ein akzessorisches Organ, das funktionell eine Zwischenstellung zwischen Nebenniere und Thymus einnimmt.

F. de Castro, der das Glomus caroticum zuerst im Jahre 1926 untersuchte, kam zu dem Ergebnis, dass dieses Organ eigentlich eine Drüsenfunktion innehabe. Diese seine Annahme begründete er damit, dass die Zellen des Glomerulus nicht chromaffine, sondern epitheloide Zellen sind, deren Plasma vakuolisiert ist. Ausserdem beweisen s. E. das in ihnen enthaltene Chondriom und die an ihren Kernen wahrnehmbaren Veränderungen, dass es sich hier um wirklich funktionierende Drüsenzellen handle. Aber es war noch etwas anderes, mit dem F. de Castro seine obige Auffassung unterstützte. In der Wand des Glomus caroticum sind nämlich spezifische sensible Nervenendigungen, die den Fasern des Nervus glossopharyngeus und Nervus vagus entstammen. Erfährt der Blutdruck oder die Zusammensetzung des Blutes eine Veränderung, so geraten diese sensiblen Nervenendigungen in einen Erregungszustand und der Reiz gelangt über die zentripetalen Fasern des Glossopharyngeus in das verlängerte Mark, von wo aus über die efferenten Fasern des gleichen Nerven ein zentraler Reiz zu den Zellen des Glomus caroticum gelangt und in diesen eine Sekretion veranlasst. Das so abgesonderte Sekret gelangt in die Blutbahn und entwickelt dort seine auf die Organe gerichtete allgemeine Wirkung.

Im Jahre 1928 hat F. de Castro das Glomus caroticum erneut in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen und auf Grund seiner nun erhaltenen Ergebnisse seinen früheren Standpunkt aufgegeben. Seiner neuen Auffassung nach enthält der aus dem Glossopharyngeus entspringende Nervus intercaroticus keine zentrifugalen sekretorischen Fasern, sondern ausschliesslich nur Rezeptoren und so kann das Glomus caroticum also keine Drüse sein, sondern nur ein einfaches sensibles Endorgan, das der Wahrnehmung »qualitativer Veränderungen« des Blutes dient.

Sunder-Plassmann (1930), der Struktur und Innervation des Glomus caroticums verschiedener Herkunft mit einer einfachen Färbemethode und nach Imprägnierung untersuchte, äussert sich auf Grund »der widersprechenden Ergebnisse« dahin, dass die Funktion des Glomus caroticum heute

noch »keineswegs restlos geklärt ist«. Er betont, dass das Glomus caroticum keinesfalls die anatomische Basis für die Heringschen Sinusreflexe sein könne, da die spezifischen rezeptorischen Apparate nicht in ihm, sondern in der Wand des Sinus caroticus liegen, betont aber auch, dass es in Anbetracht seines Gefüges und seines Gefäss- und Nervenreichtums auch keinesfalls ein akzessorisches Organ sein könne.

Einen grossen Fortschritt in der Erforschung der Funktion dieses Organs stellte die Versuchsserie dar, als deren Ergebnis Heimans und Bouckaert (1939) berichten, dass das Glomus caroticum Rezeptoren enthält, die bei Veränderungen des CO_2-Gehaltes im Blute das Atmungszentrum im verlängerten Mark reflektorisch hemmend oder anregend beeinflussen. Heimans und Bouckaert gingen bei ihren Versuchen von der bekannten physiologischen Tatsache aus, dass von den chemischen Faktoren in der Regulierung der Kreislauffunktionen Kohlendioxyd und Sauerstoff die grösste Rolle spielen, indem CO_2-reiches Blut das Atmungszentrum stimuliert und CO_2-armes Blut es ganz bis zur Apnoe lähmt. Ihre an Hunden auf Grund geistreicher Überlegungen durchgeführten Eingriffe führten zu der Erkenntnis, dass, wenn durch den vom Gesichtspunkte des Kreislaufes isolierten, vom Gesichtspunkte der Innervation aber intakt erhaltenen Sinus caroticus CO_2-reiches Blut durchgeströmt wird, der Sinus caroticus das Atmungszentrum stimuliert, während er bei der Durchströmung mit CO_2-armem Blut dasselbe stark lähmt und sogar auch Apnoe bewirkt. Diesen den Sinus caroticus stimulierenden Effekt beobachteten sie auch dann, wenn der CO_2-Gehalt des Blutes unterhalb der physiologischen Grenze blieb. Durch diese Versuche wurde bewiesen, dass im Sinus caroticus spezifische Rezeptoren enthalten sind, die auf die Veränderung des CO_2-Gehaltes des Blutes die Funktion des Atmungszentrums im verlängerten Mark beeinflussen. Experimentell bewiesen wurde auch, dass die chemische Empfindlichkeit des Sinus caroticus tatsächlich in die Region des Glomus caroticum fällt — wie das F. de Castro auf Grund morphologischer Untersuchungen annahm —, dass aber die Rezeptoren der Heringschen Sinusreflexe, in der Gefässwand selbst gelegen sind. Es konnte nämlich nachgewiesen werden, dass — wenn das Glomus caroticum durch Embolisation ausgeschaltet wird — die chemische Sensibilität der Sinusgegend aufhört, während die Druckempfindlichkeit auch weiterhin bestehen bleibt. Von den so gesonderten Rezeptoren wurden jene, die auf die chemische Zusammensetzung des Blutes reagieren, Chemorezeptoren genannt.

Durch die Versuche von C. Heimans und I. J. Bouckaert wurde die physiologische Rolle des Glomus caroticum geklärt und festgestellt, dass im Gefässsystem auch atmungsregulierende Rezeptoren vorkommen, die in Anbetracht ihrer oben beschriebenen physiologischen Rolle mit Recht den Namen »Chemorezeptoren« erhielten.

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund der zur Verfügung stehenden Literaturangaben und mit Methylenblau- und Versilberungsverfahren an verschiedenem menschlichen und tierischen Material erhaltenen Untersuchungsergebnissen wurde folgendes festgestellt.

1. Die die Gefässwand versorgenden Nervenelemente sind : 1. efferente Fasern, 2. Nervenzellen, 3. afferente Fasern, 4. sensible Endigungen : *a)* Pressorezeptoren, *b)* Chemorezeptoren.

2. Die efferenten Fasern sind sympathischen Ursprungs. Sie verlaufen gemeinsam mit den cerebrospinalen Fasern im perivasalen Bindegewebe.

3. Zu den Arterien treten aus dem periarteriellen Bindegewebe verschiedene Nerven, die im äusseren Teil der Adventitia ein lockeres Geflecht, den Plexus adventitialis, bilden. Einwärts von diesem befindet sich ein zweites Geflecht, der Plexus interlamellaris. In der Tunica media liegt das dritte Geflecht, welches gewöhnlich nicht überall reich ist und sich in einigen Gefässen sogar ausgesprochen auf den äussersten Teil der Schicht beschränkt. Die in der Media ziehenden Fasern bilden äusserst feine Geflechte, denen ganz neurofibrillenartige, mit winzigen Varixen beladene Fäserchen entspringen, die zwischen den Muskelzellen in Form von Endknöpfchen enden.

4. Für die Venen gilt das gleiche wie für die Arterien. Im periadventitiellen Bindegewebe der grösseren Venen kommen auch sensible Endapparate, dendritische Verzweigungen und Lamellenkörperchen vor.

5. In den arteriovenösen Anastomosen wurden in der Adventitia auch markhaltige Fasern und Lamellenkörperchen festgestellt.

6. Die Nervenwirkung der Kapillarwand wird durch Begleitfasern gesichert, die den Gefässen folgen, diese aber stellenweise verlassen. Neben den Begleitfasern gibt es auch Fasern, die ausschliesslich der Innervation der Gefässwand dienen. Endigungen sind nicht einwandfrei festzustellen.

7. Nervenzellen und Ganglien finden sich nicht nur im periarteriellen Bindegewebe, sondern wurden auch in der Adventitia mit Sicherheit nachgewiesen.

8. Markhaltige afferente Fasern sind in der Adventitia der Blutgefässe anzutreffen, besonders in einigen Abschnitten der Carotiden, in den Krazgefässen und in der Arteria renalis.

9. Eine besondere Form der afferenten Fasern sind die Pressorezeptoren, die an gewissen Arteriengebieten reflexogene Zonen bilden, wie im Arcus aortae, im Sinus caroticus und in der Arteria renalis.

10. Im menschlichen und tierischen Aortenbogen befinden sich ausgedehnte Rezeptorenfelder mit dicken markhaltigen Fasern, die in äusserst feine Ästchen zerfallen, welche unmittelbar an der Grenze zwischen Media und Adventitia in weitausgebreiteten neurofibrillären Lamellen enden. Die Zahl dieser Lamellen ist überaus gross, die, da sie in mehrere übereinanderliegende Schichten geordnet sind, einen fast zusammenhängenden Schleier bilden, der diesen Abschnitt der Aorta zu einer ausserordentlich emfindlichen reflexogenen Zone gestaltet.

11. Im Sinus caroticus ist ebenfalls ein Pressorezeptorenfeld vorhanden. Auch hier breitet sich ein reiches, aus markhaltigen Fasern bestehendes Geflecht aus, dessen Endfasern in die verschiedensten sensiblen Endigungen übergehen.

12. In der Wand der Arteria renalis, nahe ihrer Austrittsstelle aus der Aorta, befinden sich sensible Endigungen und Endkörper, möglicherweise Pressorezeptoren.

13. Chemorezeptoren wurden im Glomus caroticum nachgewiesen. Es sind dies verschiedene Nervenknäuel und sensible Nervenendigungen.

LITERATUR

1. *Ábrahám :* Über die Innervation der Gaumenschleimhaut. C. r. 12. Congr. internat. Zool. Lisbonne, 1936.

2. *Ábrahám :* Über die mikroskopische Innervation der Gaumenschleimhaut der Frösche. Ztschr. f. Zellforschg. u. mikr. Anatomie, Bd. 27, 1938.

3. *Ábrahám :* Die Sinusgegend des menschlichen Herzens und ihr Nervensystem. Ztschr. f. Zellforschg. u. mikr. Anatomie, Bd. 31, 1940.

4. *Ábrahám :* Receptorok az emberi sinus caroticus falában. Rezeptoren in der Wand des Sinus caroticus des Menschen. Állattani Közlemények, 38. kötet, 1941.

5. *Ábrahám :* Az emberi glomus caroticum idegrendszere. Über das Nervensystem des Glomus caroticum beim Menschen. Acta Universitatis Szegediensis. Acta Zoologica. Tomus I, Fasc. 1—4, Szeged, 1942.

6. *Ábrahám :* Idegvégtestek az arteria renalis falában. Nervenendkörperchen in der Wandung der Arteria renalis. Állattani Közlemények, XL. kötet, 1943.

7. *Ábrahám :* Pressoreceptorok az aortaívben. Pressorezeptoren im Aortenbogen. Állattani Közlemények, 1945.

8. *Ábrahám :* Beiträge zur Kenntnis der sensiblen Endorgane der Sinusreflexe von Hering. Zellforschg. u. mikr. Anatomie, Bd. 34, 1949.

9. *Ábrahám :* Receptors in the wall of the blood vessels. Hungarica Acta Biologica. Vol. I, Nr. 4. 1949.

10. *Ábrahám :* Über die intramurale Innervation der Kranzgefässe. XIII. Congr. internat. de Zoologie tenu à Paris du 21 au 27 Juillet 1948. Paris, 1949.

11. *Ábrahám :* Die intramuralen Nerven der Kranzgefässe. Acta Universitatis Szegediensis, Acta Zoologica, Tom. III, Fasc. 1—4. 1951.

12. *Boyd :* Observations on the human carotid sinus and its nerve supply. Anat. Anz., Bd. 84, 1937.

13. *Brüning :* Das Problem der Gefässinnervation. Deutsche medizin. Wschrft., 23, 1927.

14. *Brüning :* 3 Jahre periarterieller Sympathektomie. Dtsche. med. Wschrft. 37, 1925.

15. *Busch :* Studies on the nerves of the blood vessels. Acta path. scand. (Kobenh.) Suppl. Bd. 11, 1929.

16. *Castro :* Sur la structure et l'innervation du sinus carotidien de l'homme et des mammifères. Trav. Rech. Biol., Madrid, Bd. 25, 1928.

17. *Castro :* Über die Struktur und Innervation des Glomus caroticum beim Menschen und bei den Säugetieren. Z. Anat., Bd. 89, 1929.

18. *Ceccherelli :* Sulle espansioni nervosi di senso nella mucosa della lingua dell'uomo. Anat. Anz., Bd. 25, 1904.

19. *Dancz :* Die feinere Morphologie der Nabelschnurnerven. Z. Anat., Bd. 96, 1931.

20. *Dogiel :* Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefässen der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52, 1898.

21. *Drüner :* Über die anatomischen Unterlagen der Sinusreflexe Herings. Dtsch. Med. Wschr., Jhg. 51, Nr. 14, 1925.

22. *Gask, G. E.* u. *Ross I. P. :* Die Chirurgie des sympathischen Nervensystems. Leipzig, 1936.

23. *Glaser :* Die intramurale Innervation der Kranzgefässe. Ztsch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 79, 1926.

24. *Heimans, C.* et *Bouckaert, J. J. :* Les chemorecepteurs du sinus carotidien. Ergebnisse der Physiologie, biol. Chemie u. exp. Pharmakologie, Jhg. 41, 1939.

25. *Hess, W. R. :* Die Regulierung des Blutkreislaufes, Leipzig 1930.

26. *Hesse :* Beiträge zur chirurgischen Behandlung der Angina pectoris. Arch. f. klin. Chirurgie, Bd. 139, 1936.

27. *Hering, H. E. :* Carotissinusreflexe. Dresden, 1927.

28. *Hering, H. E. :* Der Carotisdruckversuch. Münch. Med. Wschrft., Jhg. 70, Nr. 42, 1923.

29. *Hering, H. E. :* Über die Wand des Sinus caroticus als Reizempfänger und den Sinusnerv als zentripetale Bahn für Sinusreflexe. Dtsch. Med. Wschrft., Jhg. 51, Nr. 28, 1925.

30. *Hirsch, L. :* Über die Nervenversorgung der Gefässe im Hinblick auf die Probleme der periarteriellen Sympathektomie. Arch. f. klin. Chirurgie, Bd. 137, 1925.

31. *Hirsch, L. :* Über den feineren Bau der Nerven grosser Extremitätengefässe. Arch. klin. Chirurgie, Bd. 139, 1926.

32. *Kohn :* Die Paraganglien. Arch. mikr. Anat., 62, 1903.

33. *Koch, F. :* Die Selbststeuerung des Blutkreislaufes. Dresden, 1933.

34. *Kondratjeff :* Eine neue Methode der elektiven makroskopischen Färbung des Nervensystems. Z. Anat. 78, 1926.

35. *Leontowitsch :* Über die Ganglienzellen der Blutgefässe. Z. Zellfrschg. 11, 23, 1930.

36. *Mjeling :* Fortgesetzte Untersuchungen des Glomus caroticum. Nederl. Tijdschr. Genesk. 1937.

37. *Millen :* Observations on the innervation of blood vessels. Journal of Anatomy, Vol. 82, 1948.

38. *Nonidez, J. F. :* The nervous »Terminal Reticulum«. A criticism. III. Observations on the autonomic ganglia and nerves with special reference to the problem of the neuro-neuronal synapse. Concluding remarks. Anat. Anz., Bd. 84.

39. *Riegele :* Die Nerven des Glomus caroticum beim Menschen mit kurzer Übersicht über den histologischen Aufbau des Organs. Ztschr. Anat., Bd. 86, 1928.

40. *Seto :* Mikroskopische Studien zur Innervation des menschlichen Herzens. Arb. Anat. Inst. Sendai., 19, 1936.

41. *Seto :* Über die afferenten Nerven im Aortenbogen und im Herzen beim Menschen in Hinblick auf den Aorten- und Herzreflex. Arb. Anat. Inst. Sendai., 20. 1937.

42. *Stöhr :* Nerves of the Blood Vessels, Heart, Meninges, Digestive Tract and Urinary Bladder, Section VIII, pp. 383—416. Cytology and Cellular Pathology of the Nervous System. I. W. Penfield, editor, New York : P. B. Hoeber, 1932.

43. *Stöhr :* Die mikroskopische Innervation der Blutgefässe. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 32, Berlin, 1938.

44. *Sunder-Plassmann :* Untersuchungen über den Bulbus carotidis bei Mensch und Tier in Hinblick auf die »Sinusreflexe« nach H. E. Hering : ein Vergleich mit anderen Gefäss-Strecken ; Die Histopathologie des Bulbus carotidis, das Glomus caroticum. Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 93, 1930.

45. *Tello :* Développement et terminaison du nerv dépresseur. Trav. Labor. Recherch. Biol., Madrid, Bd. 22, 1924.

46. *Watzka :* Vom Paraganglion caroticum. Verh. anat. Ges., Erg.-H. zu Anat. Anz., 78, 108, 1934.

47. *Watzka :* Über die Entwicklung des Paraganglion caroticum der Säugetiere, Z. Anat., 108, 82, 1937.

48. *Watzka :* Paraganglien. Verh. 10. Tgg. dtsch. Ges. Kreislaufforschung, 171, 1937.

49. *Wollard :* The innervation of blood vessels. Heart 13, 320, 1926.

50. *Wollard :* The innervation of the Heart. J. Anat. 60, 345.

51. *Worobiew :* Methodik der Untersuchung von Nervenelementen der makro- und makromikroskopischen Gebiete, Berlin, Rothacker, 1925.

INNERVATION OF BLOOD VESSELS

A. ÁBRAHÁM

Zoological and Biological Institute of the University of Szeged

SUMMARY

Describing the neuro-histological methods, particularly one of his own techniques, the author concludes on the basis of the available literature and of his own investigations that the nerves, supplying the vascular walls, are as follows :

1. efferent fibers, 2. nerve cells, 3. afferent fibers, 4. sensory endings : *a)* presso-receptors and *b)* chemoreceptors.

Efferent fibers

The efferent, sympathetic fibers run in the outer connective tissue layer of the vascular walls together with the cerebrospinal ones. In the adventitia the longitudinal bundles ramify into each other and the different ramifications form an abundant plexus. In these plexuses, especially around the larger arteries thick myelinated fibers may also occur, the sympathetic fibers, however, are predominant. In order to be able to describe more clearly the site, course and correlation of these fibers, the arteries, veins and capillaries are separately dealt with.

Arteries

Nerves of various thickness and structure forming a loose plexus in the upper part of the layer are running from the periarterial connective tissue to the arteries. This plexus is the plexus adventitialis.

Inward from the plexus adventitialis, between the media and adventitia there is a second plexus, called the interlamellary plexus. The third plexus is found in the tunica media. This third plexus, in general, is not everywhere abundant, even in certain vessels is definitely limited to the outer part of the media. Recent investigations made with vital methylen-blue and Bielschowszky's method suggest that the fibers running in the media form fine plexus-groups. These plexuses issue fairly thin fibers laden with very small varicosities and ending among the muscle cells or within their plasma in knob- or head-like swellings.

Veins

All that has been said concerning arteries may be roughly applied to the veins, from the neurological point of view. In the walls of the larger vessels around the periadven-

titial connective tissue ganglions have also been found. Other data indicate again that in the perivenous connective tissue sensory endings, dendritic ramifications and Vater-Pacinian corpuscles may also occur.

Arterio-venous anastomoses

The nerve supply of arterio-venous anastomoses is largely speaking identical with the general picture presented by blood-vessels. In some instances it is more abundant. In the adventitia myelinated fibers were also found ramifying densely in the connective tissue. Certain data suggest the presence of Vater-Pacinian corpuscles in the vicinity of such anastomoses. As to their function the opinion is that they are to receive the changes of osmotic pressure.

Capillaries

The capillary walls are strongly exposed to nervous influence. This is secured by the accompanying fibers that do not always follow the vessels but in some places deviate. Beside the accompanying fibers there are such that serve definitely to innervate the capillary walls. No positive nerve endings can be demonstrated, however, there is no doubt as to the ending of some of the fibers in the protoplasma of the endothelial cells or among the cells.

Nerve-cells

Nerve cells and gaglions are often found in the great arteries, especially in their periadventitial connective tissues. Similarly they are present in the wall of the coronary vessels, further in that of the aorta, chiefly in the aortal arch of humans and cats.

Afferent fibers

The afferent fibers are myelinated fibers of different thickness running in the adventitia and forming abundant plexuses especially in some of the more sensory arterial segments. They are considerably abundant in the aortal arch and in the wall of the coronary vessels. The greater part of the fibers of these plexuses is typically sensory. A considerable number of afferent fibers is found also in the renal artery. They display varicosities, ramify often subsequently and the fine branches disappear in the connective tissue without displaying any terminal forms. Considering their shape they are sensory fibers, though they may be pressoreceptors.

Pressoreceptors

Besides the above-mentioned afferent fibers there are also other afferent fibers having quite a special object and task. They form specially sensible reflexogenic zones in certain regions. So far three such reflexogenic zones are known: one in the arcus aortae, the second in the sinus caroticus and the third in the arteria renalis.

The arcus aortae is the pressoreceptor area the oldest known of the vascular system. Here there are extremely thick myelinated fibers both in humans and mammalians. They disintegrate in excessively fine non-myelinated fibers ending in extensive neurofibrillary lamellae immediately between the media and adventitia. These lamellae are extremely numerous and as they are stratified above and below in several layers and near each other they practically form a continuous neurofibrillary veil changing this segment of the aorta into a markedly sensible reflexogenic zone.

The second pressoreceptoric area is the wall of the sinus caroticus. Therein a plexus consisting of abundant myelinated fibers extends, its terminal fibers being transformed into the most different types of sensory endings. They may be ivyshaped neurofibrillary plates, coils and different dendritic ramifications that may be closely connected. The sensible neurofibrillary terminal plates are very numerous and as they are arranged in several layers, they form the otherwise very thin wall of the sinus caroticus into a very sensible reflexogenic zone.

In the wall of the renal artery, where it leaves the aorta, special nervous endings and organs are found. They may have the same role as the above-mentioned pressoreceptors.

Chemoreceptors

Chemoreceptors in the vascular walls could be demonstrated in one place only, i. e. in the glomus caroticum. The glomus caroticum is a site rich in nervous fibers, wherein there are nerve coils of various sensory types and sensory nerve endings among the large glomus cells. According to recent physiological investigations these are to sense the CO_2-content in the blood. Thus the glomus caroticum may be considered as a respiratory regulator and the nerve endings as chemoreceptors.

ИННЕРВАЦИЯ КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ

А. Абрахам

Университетский Зоологический и Биологический Институт, Сегед

Резюме

Автор, после описания методов исследований для изучения нервных тканей, особенно подробно останавливаясь на одном из них, устанавливает на основании собственных исследований и данных литературы, которые были в его распоряжении, следующее:

Нервы, иннервирующие стенки кровеносных сосудов: 1. эфферентные волокна 2. нервные клетки 3. афферентные волокна, 4. чувствительные окончания нервов.

Эфферентные волокна

Эфферентные симпатические волокна проходят в внешних слоях тканей стенок кровеносных сосудов вместе с церебростинальными волокнами. В адвентиции продольные пучки разветвляются в направлении друг к другу и эти различные разветвления образуют богатые сплетения. В этих сплетениях, особенно в отдельных крупных артериях, встречаются и толстые волокна с миэлиновыми оболочками, но в большинстве случаев, там находятся симпатические волокна. Для удобства описания местонахождения этих волокон, их путей и их связей, в статье отдельно обрабатываются нервные волокна артерий, вен и капилярных сосудов.

Артерии

К артериям приходят из периартериальных тканей нервы различной толщины и состава, которые образуют во внешней части слоя рыхлое сплетение. Это сплетение plexus adventitialis. С внутренней стороны от plexus adventitialis, между adventitia и media, находится второе сплетение plexus interlamellaris. В tunica media находится третье сплетение, не всюду богато, даже в некоторых сосудах оно сграничивается только внешней стороной media. Последние исследования, при помощи витальной метиленовой голубой краски и по методу Биельшовского, указывают на то, что волокна, которые проходят в media, образуют тонкие группы сплетений. Из этих сплетений отходят тончайшие волокна, которые изобилуют очень мелкими вариксами и заканчиваются между мускулярными клетками, или же в плазме последних, шарикообразными окончаниями, или головками.

Вены

С точки зрения нервологии, в общей сложности все, что было сказано об артериях, относится в равной степени и к венам. В периадвентициальных тканях стенок более крупных вен обнаружены и стволики. Кроме того у нас имеются данные, указывающие на то, что в тканях, которые окружают вены, встречаются чувствительные апараты окончаний нервов, дендритические разветвления и Vater-Pacini тельца.

Артериовенозные анастомозы

В главнных чертах иннервация артериовенозных анастомозов отвечает общей картине иннервации кровеносных сосудов, но с той разницей, что она богаче обыкновенного. В адвентициях встречаются также и миэлиновые волокна с богатыми разветвлениями в тканях. Мы располагаем данными, что вблизи анастомозов встречаются тельца Vater-Pacini — окончаний нервов, в отношении деятельности которых ученые предполагают, что она служит для осязания изменений озмотического давления.

Капилярные кровеносные сосуды.

Стенки капилярных нервов подвержены очень сильной иннервации. Эту обеспечивают сопровождающие нервные волокна, которые однако не всегда сопровождают капиляры, а иногда отклоняются от их направления. Кроме этих сопровождающих нервных волокон, существуют и такие волокна, которые служат исключительно для иннервации стенок капиляров. Окончания нервных волокон нельзя ясно видеть, но несомненно, что отдельные волокна заканчиваются в плазме эндотельных клеток, или же между клетками.

Нервные клетки.

В артериях более крупных полостей тела, а особенно в ограничивающих эти полости периадвентициальных тканях, довольно часто встречаются нервные клетки и стволы. Нервные клетки и стволы находятся в стенках венечной артерии, в стенках аорты, а особенно в дуге аорты человека и кошки.

Афферентные волокна.

Афферентные волокна являются миэлиновыми волокнами различной толщины которые проходят в адвентиции и которые образуют, — особенно в отдельных, более чувствительных частях артерии, — чрезвычайно богатое сплетение. Эти сплетения исключительно богаты в дуге аорты и стенках венечной артерии. Большей частью волокна этих сплетений являются типичными чувствительными волокнами. Много афферентных волокон находится также и в arter a renalis. Эти являются варикозными, часто разветвляются последовательно ; и чрезвычайно тонкие веточки исчезают в тканях без терминальных образований. Судя по их конструкции, они относятся к чувствительным, возможно, что они являются прессорецепторами.

Прессорецепторы

Кроме упомянутых афферентных волокон, существуют также и такие афферентные волокна, которые имеют чисто специальное назначение. Эти в определенных местах образуют особенно чувствительные рефлексогенные зоны. До сих пор нам известны три подобных рефлексогенных зоны. Первая дуга аорты (arcus aortae), вторая sinus caroticus, а третья arteria renalis.

Дуга аорты является первым известным нам прессорецепторным пунктом кровеносной системы. Здесь находятся у людей и млекопитающихся животных особенные толстые нервные волокна с миэлиновыми оболочками. Они распадаются на очень тонкие безмиэлиновые волокна, которые оканчиваются непосредственно на границе media и adventitia. В неврофибриллярных терминальных пластинках с большим расширением. Число этих пластинок очень большое, и благодаря тому, что они складываются в несколько слоев, одна над другой, и находятся очень близко друг к другу, они образуют почти связанную неврофибриллярную тончайшую сетку, которая превращает эту часть аорты в особенно чувствительную рефлексогенную зону.

Вторым прессорецепторным пунктом является стенка sinus caroticus. В ней также расширяется богатое сплетение нервных волокон с миэлиновыми оболочками, концевые волокна которых переходят в чувствительные окончания самых различных типов. Эти могут быть неврофибриллярными терминальными пластинками в форме листьев плюща, или же в форме клубков, или же как различные дендрические разветвления, которые могут иметь узкую связь один с другим. Число чувствительных неврофибриллярных терминальных пластинок и здесь тоже чрезвычайно большое, и благодаря их размещению в несколько слоев, они превешают и без того особенно тонкую стенку sinus caroticus-a в чувствительную рефлексогенную зону.

В стенке arteria renalis в том месте, где она ответвляется от аорты, также находятся особые чувствительные окончания и чувствительные терминальные тельца. Роль этих может быть такой-же самой, как и вышеупомянутых прессорецепторов.

Хеморецепторы

В стенках кровеносных сосудов до сих пор только в единственном месте можно было обнаружить химирецепторы. Это место glomus caroticum. Glomus caroticum — пункт, богатый нервными волокнами, в нем находятся между больших glomus клеток нервные клубки разных чувствительных типов и чувствительные окончания нервов. Эти окончания служат, согласно новейшим физиолсгическим опытам, для осязания угольной кислоты в крови. Поэтому мы рассматриваем glomus caroticum как орган для регулирования дыхания, а окончания, как хеморецепторы.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ РЫБОПРОДУКЦИИ РЫБОВОДНЫХ ПРУДОВ

П. ЭРЕШ

Научно-Исследовательский Институт Рыбоводства, Будапешт

(Поступило: 31. X. 1952 г.)

В своем трудовом плане, к выполнению которого было приступлено в 1950 году, Лимнологическое отделение Венгерского Общества Гидрологии ставило себе целью определение продуктивности естественных водоёмов и искусственных рыбоводных прудов. С точки зрения рыбоводства определение продуктивности водоёмов является вопросом чрезвычайной важности. Продуктивность водоёмов — это расчитанное на известное время определенное количество продукции органических веществ всех продуцентов. Только одна часть, нам еще неизвестное процентуальное количество произведенного таким образом органического вещества, используется живущими и в водоёмах рыбами для строения их тела. Полученный этим путем прирост рыбы, относящийся к единице площади, называется естественной рыбопродукцией водоёма. Несомненным является, что естественная рыбопродукция находится в тесной связи с продуктивностью водоёма. Определение последней является чрезвычайно сложной и трудной задачей, так как на продуктивность воздействуют весьма много факторов, среди которых более важными являются: структура и строение дна пруда, количество, глубина, а главным образом химический состав воды, растительный и животный мир водоёма, климатические факторы, солнечная радиация, состав рыбного населения и т. д.

Определение продуктивности было бы самым надежным путем определения совокупности всех перечисленных факторов. Однако, это достижимо лишь коллективной и весьма длительной работой многих научных работников в отношении каждого отдельного водоёма, что представляло бы довольно трудоёмкую работу, тем более что каждый водоём является отдельной единицей, которая имеет свои специфические свойства и почти совершенно различна от других, даже и соседних ей водоёмов. Поэтому следует стремиться к тому, чтобы тщательным изучением, по крайней мере, некоторых важных факторов, можно было бы приблизиться к опознанию природы водоёмов, и таким образом и их продуктивности. Таким важным фактором, например, является определение количества и качества растительного и животного мира продуцированного водоёмом, по возможности, в течение всего вегетационного периода.

По моему убеждению, решение этого весьма трудного вопроса облегчается научным исследованием прудового рыбного хозяйства в искусственных рыбоводных прудах. Дело в том, что в рыбоводных хозяйствах происходит точно контролируемая, математически определимая, целеустремленная работа. Зарыбление водоёмов проводится в известном количестве воды, на известной площади, с рыбным населением известного количества, качества и возраста и с известной способностью к развитию. Облов водоёмов, проведенный в конце периода роста рыб предоставляет точные данные о степени продуктивности прудов путем определения рыбопродукции, в то время как контрольные выловы рыб в течение периода их роста нам дают картину о развитии рыб в промежуточное время. Если к тому еще присоединяются данные систематического исследования растительного и животного мира рыбоводных прудов в течение периода роста рыб (вегетационного периода), то полученные результаты уже действительно приближают нас к познанию продуктивности водоёма.

Исходя из этих соображений, мы провели измерения прироста рыб на основании точных количественных данных контрольных выловов и осенних обловов, а одновременно исследовали на основании некоторых проб, полученных отфильтрованием мелкой планктонной сеткой из определенного количества (50 л) открытой воды рыбоводных прудов, растительный и животный мир водоёмов, а также и изменения их организмов. [1] Наша работа распространяется на определение количества естественной рыбопродукции водоёмов на основании результатов рыбных урожаев, и установления соотношений прироста рыб в течение их роста, чтобы результаты, полученные сопоставлением этих данных с полученными данными о водных организмах, по возможности, использовать в области практического рыбоводного хозяйства.

Определение естественной продукции таким методом, описанным в нашей предыдущей статье, предоставляет прочную основу для определения продуктивности и для осуществления более планомерного рыбного хозяйства в наших рыбоводных прудах. Однако, определенная таким образом величина естественной продукции представляет собой лишь конечный итог, относящийся к концу периода роста рыб, это только конечный итог процесса, отдельные фазы которого в течение периода роста рыб нам неизвестны. Поэтому выяснение этих промежуточных фаз нам кажется весьма ценным, как с научной, так и с практической точек зрения. В целях выяснения этих неизвестных процессов, мы использовали численные данные контрольных выловов в течение роста рыб в 1949 году, причем мы учитывали

[1] Эти последние вопросы обсуждаются в работе Л. Варга (4): A halastavak életközössége és annak változásai 1949 folyamán a Kaposvári Erdőgazdasági N. V. tógazdaságaiban. (Биоценоз рыбоводных прудов и его изменения в течение 1949 года в прудовых рыбных хозяйствах Государственного лесохозяйственного предприятия в Капошваре. (4)

также и данные относительно биоценоза, полученные из толщи воды прудов. На основе данных контрольных выловов можно установить также условия развития рыб в течение вегетационного периода. Для сопоставления данных условия развития рыб в отдельных прудах, мы пользовались процентуальным способом расчета таким образом, что мы принимали конечный прирост веса рыб в 100%, и приводили на рисунке данные роста в виде интегральной кривой, в то время как на другом рисунке мы отметили прирост

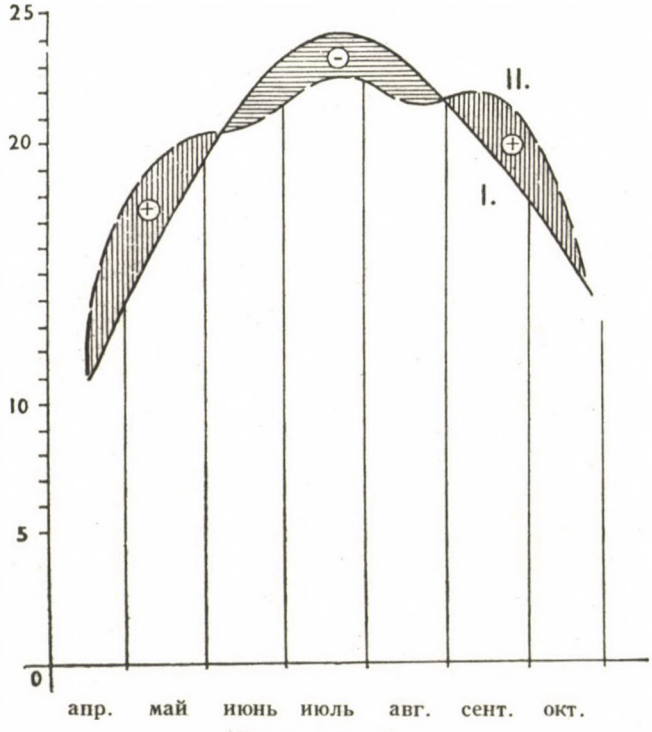


Рисунок 1

в процентах, установленных помесячно. Таким же образом мы поступили с количеством искусственного корма для рыб, заданным в промежутках времени, и с данными биоценоза, позаимствованными из приведенной работы Л. Варга, особенно в отношении процентного изменения количества сестона и процентного количества фитопланктона, найденного в сестоне. Мы принимали во внимание также и возраст, как и вес рыб при посадке их в пруд и в качестве важного физического фактора и температуры воды.

На рисунке 1 приведены кривые средней температуры воды озера Балатона. На этом же рисунке приводится кривая температуры воды озера

Балатона в 1949 году, нарисованная на основе средних помесячных данных температуры воды. Глядя на эту кривую, бросается в глаза, что в 1949 году начало весны было теплее среднего, а после прохладного лета последовала теплая осень. Области, обозначенные знаком + показывают излишнее количество тепла периода, более теплого средней температуры, а области, обозначенные знаком — указывают температуру ниже средней, т. е. на недостаток количества тепла.

На рисунке 2 изображена, наряду с кривой средней температуры воды озера Балатона, кривая температуры 1949 года прудов рыбоводного хозяй-

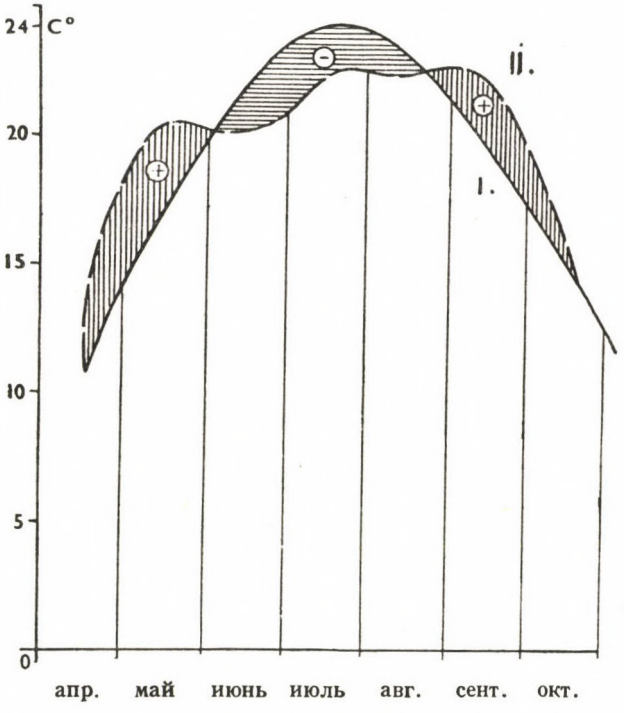


Рисунок 2

ства в Надьбаём-какк, по которой видно, что между данными температуры воды прудов этого рыбоводного хозяйства и воды озера Балатона не существует значительных отклонений.

В последующем мы разработали данные пяти прудов рыбоводных хозяйств Лесохозяйственного государственного предприятия, полученные из контрольных выловов, биоценоз водоёмов которых был обработан Л. Варга на основании четырех или пяти сборов планктона.

На рисунке 3 приведены данные пруда Местегне Какк II., площадью 8 хольдов (хольд равен — 0,57 га), естественная продукция которого была опре-

делена вышеприведенным методом в 150 кг на 1 хольд. Этот пруд имел, согласно определению Л. Варга, в начале лета характер зоопланктона, но к осенью ведущая роль перешла к фитопланктону. В фитопланктоне господствовали все время *Chlorophyceae*, а в зоопланктоне *Rotatoriae*. Кривая

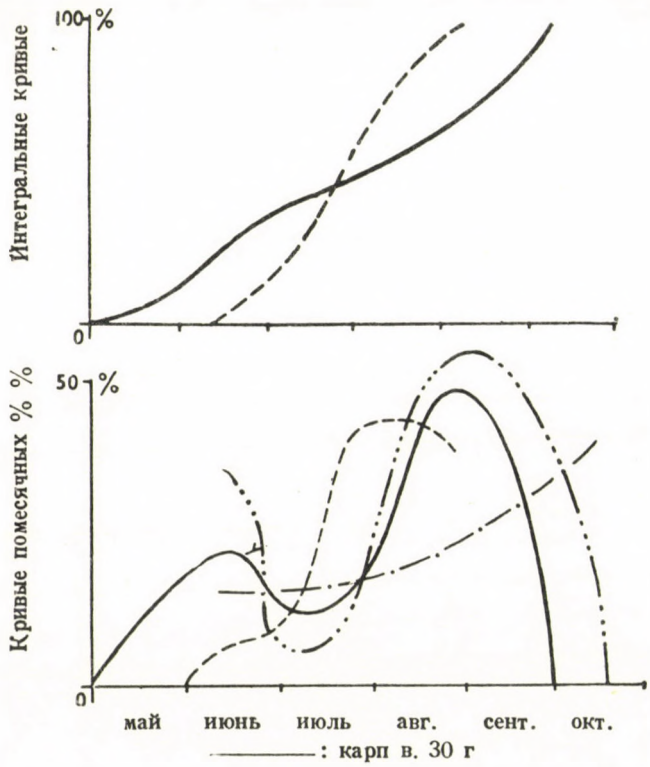


Рисунок 3

Пояснение условных знаков

карп
: крупная рыба
: средняя ,,
: малая ,,
: корм
: фитопланктон
: сестон
: температура воды

процентного роста рыб по периодам (нижняя) показывает, что годовики, посаженные в пруд с начальным весом в 30 гр достигают своего первого максимума роста в середине июня, затем, в течение июля, проявляется минимум развития, чтобы в начале сентября достигать второго, более зна-

чительного, чем весеннего максимума роста. Процентные кривые количества фитопланктона и сестона показывают подобную закономерность. Процентное распределение количества искусственных кормов для рыб протекает в общем и целом параллельно с развитием рыб.

На рисунке 4 даются данные пруда Шопонья I, площадью в 35 хольдов, естественная продукция 150 кг на 1 холь. Весной и осенью господствовал фитопланктон, в течение всего времени с *Chlorophyceae*, летом эта роль перешла к зоопланктону, когда *Crustaceae* составляли большинство его состава, в то время как в октябре господствовали *Rotatoriae*. Зарыбление пруда проводилось рыбами двоякой величины, а именно: годовиками весом в 30 гр и двухлетками весом в 150 гр. Бросается в глаза различие в развитии этих двух возрастов рыб с различным начальным весом. В то время как весенний максимум роста рыб весом в 30 гр меньше, а осенний больше, то максимумы рыб весом в 150 гр почти совпадают. Минимум количества сестона совпадает с минимумом роста рыб, однако осенний максимум проявлялся позже. Количественного минимума фитопланктона нельзя установить с полной точностью на основе данных четырех измерений, однако, веротяным является, что этот минимум, подобным образом как и у сестона, равняется по минимуму роста рыб. Если исследовать кривые этих двух различных ростов рыб, то кажется достойным упоминания то обстоятельство, что при минимальной величине количества сестона, однолетний состав рыб с меньшим средним весом уменьшался, его осенний максимум появился в начале августа, после чего развитие необычайно скорым темпом уменьшалось, а затем, с начала сентября, когда проявлялся большой осенний максимум количества сестона, этот состав стал опять сильнее развиваться. Исследуя кривую роста двухлеток весом в 150 гр, можно установить. что минимум в начале июля, хотя он проявлялся в то же самое время, как и у вышеисследованных рыб, то он все же гораздо меньше, но в начале августа развитие начинает быстро снижаться а начиная с 4-го сентября больше не увеличивается, а уменьшается. Эти явления наглядно видны по интегральной кривой. Исследовав причины этих явлений, мы установили, что 4-го августа рыбное население пруда Шопонья II, находящегося над нашим исследованным прудом, было выпущено из-за недостатка воды в наш пруд, и вследствие увеличения количества рыб увеличивалась пищевая конкуренция, что и отражалось на развитии рыб, находящихся первоначально в пруде. Раннее прекращение кормления рыб также играло роль, поскольку все двухлетки в весе сильно уменьшались, а развитие годовиков, после известного упадка, с использованием осеннего увеличения количества сестона, проявлялось в большей мере. Это можно объяснить тем, что годовики являются более планктоноядными, а с другой стороны и тем, что они, даже при большой конкуренции, легче находят себе необходимой поддерживающей пищи чем более крупные рыбы.

Необходимо отметить, что это предположение доказывается и тем фактом, что годовики при минимуме количества сестона, в начале июля, сбавили в своем весе.

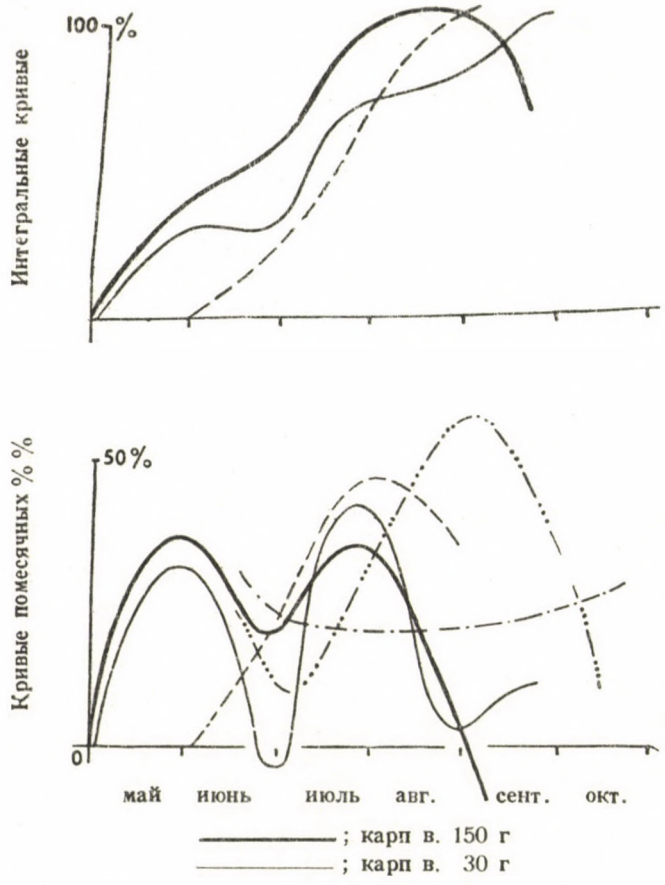


Рисунок 4

На рисунке 5 приведены данные пруда Бушвари, площадью в 57 хольдов естественной рыбопродукцией в 140 кг на 1 хольд. В течение всего сезона в этом пруде господствовал фитопланктон, с преобладанием *Cyanophyceae* а в его зоопланктоне преобладали *Rotatoriae*. В пруд были посажены карпы весом в 160 гр и 400 гр ; данные роста этих рыб показывают также, что весенний максимум роста более крупных рыб больше их осеннего максимума, в то время как у меньших рыб весенний максимум меньше осеннего максимума. В основу летних изменений количеств фитопланктона и сестона были взяты отмеченные пунктиром вероятные данные, так как точное определение на основе данных четырех измерений не оказалось возможным. В противо-

положность данным рисунка 6, более крупные рыбы весом в 400 гр сильно сбавили в весе в период минимума роста, наступившего в конце июля, в начале августа. Как видно по кормовым кривым, дальнейшее повышение корма в данном случае оказалось невозможным.

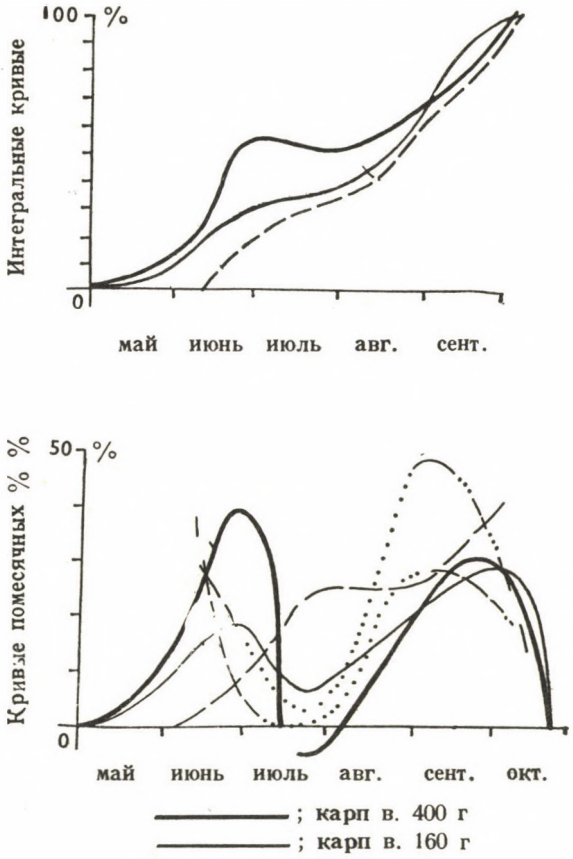


Рисунок 5

На рисунке 6 приведены данные пруда Шомодьфаис I. Его площадь 20 хольдов, естественная продукция 150 кг на 1 хольд. К концу весны характер зоопланктона позднее сменяется фитопланктоном, до конца весны господствуют *Chlorophyceae*, позднее *Cyanophyceae*. В его зоопланктоне встречается *Crustaceae* и в большом количестве *Rotatoriae*. Исследование этого пруда представляет особый интерес вследствие того, что в пруд были посажены рыбы различного среднего веса, а именно: двухлетки весом в 500 гр, годовики в 160 гр и годовики в 40 гр. Все эти три категории следуют весеннему и осеннему максимумам и миниуму в середине лета, однако, подобно предыдущим рыбам, они следуют и тем закономерностям, что первый макси мум

роста более крупных рыб (двухлеток) больше осеннего максимума, а у меньших рыб первый максимум меньше второго, в то время как первый максимум роста у мелких годовиков значительно меньше их большого осеннего макси-

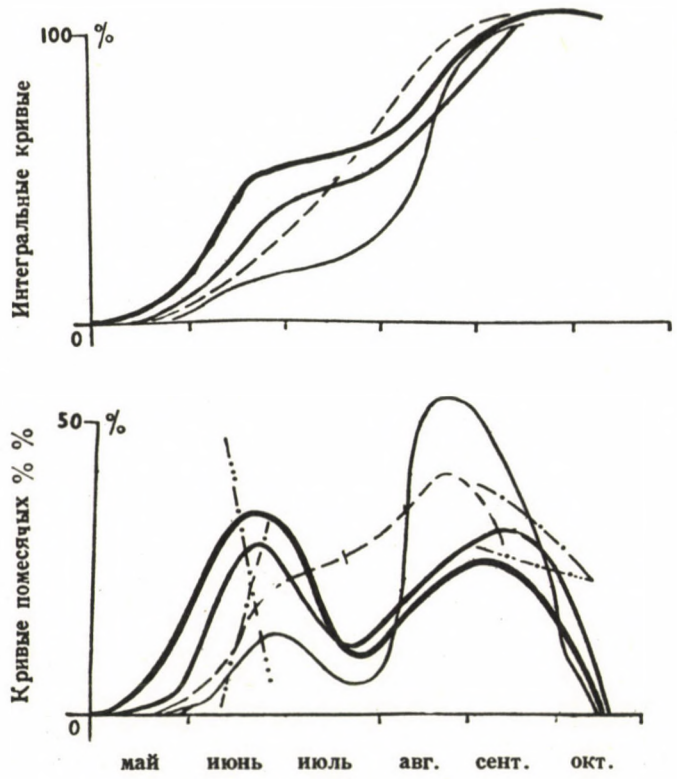


Рисунок 6

мума. Процентные изменения количеств фитопланктона и сестона нельзя точно определить на основании данных только четырех измерений.

На рисунке 7 изображены данные наблюдений, сделанных над прудом Надьбаём-Альшокакк. Площадь пруда 38 хольдов, его естественная продукция 100 кг на 1 хольд. Все время с характером зоопланктона, в июне и июль месяцах преобладали *Crustaceae*, однако осенью появлялись в большем количестве *Rotatoriae*. В фитопланктоне в июне-июле играют ведущую роле *Cyanophyceae*, а в сентябре-октябре появляются в подавляющем количестве *Calorephyceae*. В пруд мы посадили двухлетних карпов весом в 270 гр из выростного пруда 2-го порядка. По кривым роста этих рыб видно, что первый минумум в начале июля является гораздо меньшим, чем у предыдущих рыб. Ввиду раннего прекращения кормления рыбы начали худеть уже в конце сентября. На этом рисунке нанесены данные температуры воды

пруда с такими же месячными процентными соотношениями, как в связи с озером Балатон и констатировали, что это идет параллельно с кривой роста рыб.

Из данных роста рыб, приведенных на рисунках, можно вывести следующие интересные закономерности:

Рост рыб не является равномерным а меняющимся по этапам роста. После сильного весеннего развития, наблюдается упадок в течение июля, затем следует новое сильное развитие, достигающее своего максимума в

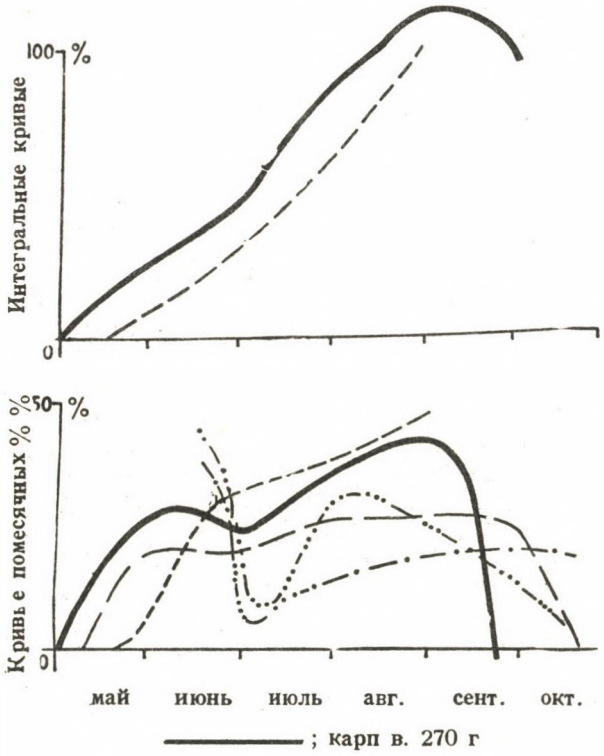


Рисунок 7

конце лета и показывающее обычное уменьшение до конца периода роста. Бросается в глаза различие в нарастании веса отдельных возрастных групп. Весенний максимум трехлеток больше осеннего. Осенний максимум роста двухлеток больше весеннего. У посаженных мальков, после медленного весеннего развития, происходит сильное развитие к концу лета.

Повидимому, чем меньше вес посадочного материала, тем больше максимум роста к концу лета, а чем больше вес посадочного материала, тем больше максимум весеннего роста.

Своеобразным явлением следует считать и то, что количество сестона и фитопланктона показывает такое же массовое уменьшение в июле.

Ближележащим объяснением этого явления кажется то предположение, что необычайно прохладное лето 1949 года вызвало это уменьшение роста, наблюденное в каждом пруду, а также и уменьшение продукции планктона прудов. Для проверки этого предположения, мы разыскали в старых отчетах рыбоводных созяйств в Бужаке данные такого года, лето которого было гораздо теплее среднего. Таким же образом мы определили

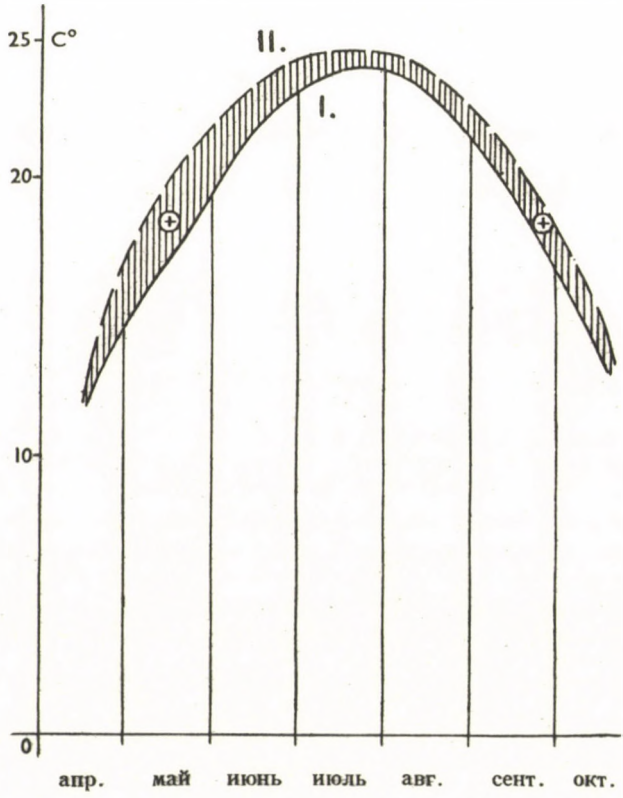


Рисунок 8

в пруду № V прудового рыбного хозяйства кривую развития рыб. Таким годом оказался 1937 год.

На рисунке 8 приведены сравнительные кривые температуры воды озера Балатона в 1937 году и средних температур воды озера. По этим кривым видно, что в 1937 году температура воды во время периода роста рыб была гораздо теплее средней температуры.

На рисунке 9 приведены кривые помесячного процентуального роста рыб пруда № V в Бужаке в 1937 году ; над этой кривой видна процентная интегральная кривая этого пруда. По этим кривым видно, что июльский

упадок в развитии рыб имеет место также в случае теплого лета. Рост рыб посаженных в этот пруд начальным весом в 100 гр, также следует нашим установлениям.

Совершенно очевидно, что июльское уменьшение прироста рыб в искусственных рыбоводных прудах не связано с температурой, а наверно с общей продуктивностью прудов, ведь мы видели, что количество сестона

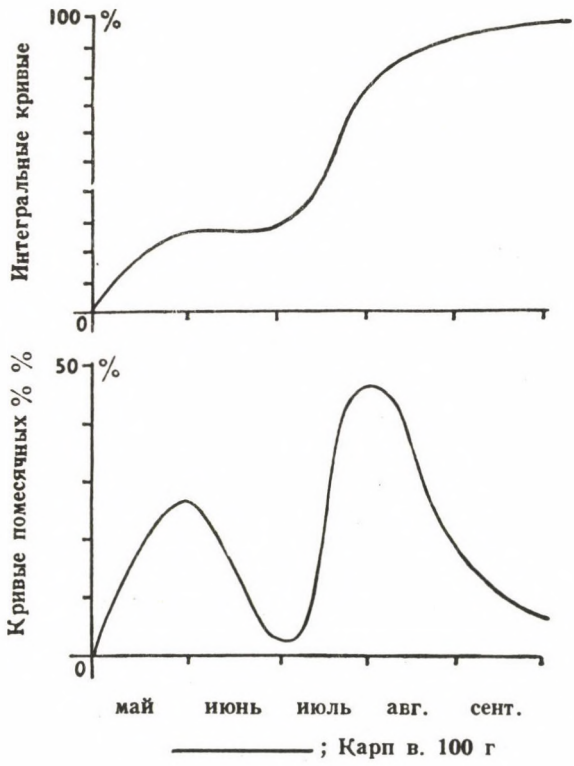


Рисунок 9

показывает подобное закономерное изменение. В поисках причины мы должны принимать во внимание только космическое объяснение Мауха (2—3). В период летнего солнцестояния солнечная радиация имеет такую силу, что она просвечивает воду неглубоких рыбоводных прудов до самого дна настолько, что в воде господствует гораздо больше света, чем оптимум света и это мешает работе организмов фитопланктона, производящих органические вещества.

Г. Фишером были проведены исследования в рыбоводном хозяйстве в Виленбахе по изменению содержания свободного CO_2 в воде (2); он пришел к тому результату, что содержание свободной углекислоты воды имеет

весенний и осенний минимумы и что между последними имеется один максимум. Этот максимум появляется около летнего солнцестояния. Он установил далее, что минимальное содержание CO_2 проявляется при максимальной ассимиляции, а максимум — при минимуме ассимиляции. Таким образом около летнего солнцестояния продукция фитопланктона снижается на минимум, и в пруду возникает недостаток в кислороде, что часто может оказаться критическим для рыб. После солнцестояния энергия света постоянно уменьшается, и пропорционально этому начинается производство органических веществ фитопланктонов, достигающее своего осеннего максимума при осеннем оптимуме света, а затем дальнейшее уменьшение энергии солнечного света вызывает в водоёмах постоянное уменьшение энергии под оптимумом света, вследствие чего производство органических веществ начинает постоянно уменьшаться. То же самое происходит при весеннем оптимуме, когда энергия света вначале дает светосилу под оптимумом света, затем после достижения при весенней кульминации оптимума света, в последующем наступает светосила, находящаяся над оптимумом света.

Вследствие этого карпы, выращенные в рыбоводных хозяйствах, следуют этим закономерностям, что во всяком случае является одним из неприятных явлений в эксплуатации нашего прудового рыбного хозяйства, так как в период (в середине лета), когда мы ожидаем самого высокого прироста, темп роста карпа снижается.

Из всего сказанного выявляется, что существенной задачей с точки зрения продуцирования является найти выход из этого застоя в развитии наших рыб.

Рисунок 7 уже дает некоторые указания в этом направлении. При обсуждении данных этого рисунка мы уже отметили, что упадок в развитии, по сравнению с данными других рисунков, значительно меньше, и, исследуя причины этого обстоятельства, мы нашли, что на одной пятой части пруда Надьбаём-Альшокакк произрастает ивняк, насажденный после войны, отчасти затеняющий воду. Измерения планктона происходили в толще воды, и следовательно кривая сестона показывает значительное снижение. Установленным фактом является однако, что около солнцестояния рыбы массами появлялись на полутенистом месте под ивами. Именно на этих местах возможно было производить успешные контрольные выловы вследствие большого накопления рыб.

Этот факт с полной очевидностью доказывает, что в период около солнцестояния было бы необходимо каким-либо образом добиться известного уменьшения интенсивности солнечного света. Для этой цели повидимому подходящими являются защитные прибрежные полосы тростника, в тени которых находящиеся там организмы фитопланктона находят приют от солнечной радиации, но в периоды под оптимумом света тень этих трост-

никовых барьеров в такой же степени вредна, как и тень оставшегося там случайно ивняка, возникшего после войны.

Однако, у нас произрастает растение — гребенчатый рдест *(Potamogeton pectinatus)*, семена которого созревают именно около солнцестояния в конце июня. Рыбы охотно питаются его семенами, а само растение после созревания семян постепенно отмирает. Это растение не сильно затеняет воду, но оно дает тень именно в тот период, когда интенсивность света в наших рыбоводных прудах находится над оптимумом.

Следовало бы провести опыты по искусственному насаждению гребенчатого рдеста и проверить его влияние на кривую роста рыб.

Возможно учитывать и другой фактор. Роль организмов планктона в питании наших рыб заключается в обеспечении рыб необходимыми витаминами. Поэтому было бы не безынтересным провести опыты в период застоя роста рыб и примешивать к их корму какое-нибудь богатое витаминами питательное вещество и исследовать результаты, достигнутые этим методом.

В указанный период необходимо обращать большое внимание на определение кормовых рационов для рыб. Обычно рыбы в этот период весьма охотно поедают предоставленный им корм, они поедают много, однако, из-за отсутствия естественной пищи они усваивают этот корм с весьма плохим коэфициентом. Опыты с гребенчатым рдестом и в этом отношении были бы весьма целесообразными, так как семена этого растения заменяют естественный корм рыб. Необходимо также определить время для второго скашивания растительности водоёмов, которое лучше всего производить в середине июля, чем в начале июля, тем более, что скошенная в конце июня или в начале июля гниющая растительность забирает много из недостающего в этот период кислорода.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Erős P.:* A pontyos tógazdaságok takarmányozásának törvényszerűségei és tervgazdálkodásunk új irányelvei. (Закономерности кормления в карповых рыбоводных хозяйств и новые руководящие принципы нашего планового хозяйства.) Hidrológiai Közlöny, 1949. 7—8. и 1950. 3—4.

2. *Maucha, R.:* Einige Bemerkungen zu der Arbeit von F. Ruttner (Lunz): »Über die Kohlensaureassimilation einiger Wasserpflanzen in verschiedenen Tiefen des Lunzer Untersees.« Sonderdruck aus Internationale Revue der gesamten Hydrologie und Hydrographie 1927. Band XVII, Heft 5/6.

3. *Maucha, R.:* Über einige kosmische Faktoren der Phytoplankton-Produktion. Sonderabdruck aus dem Archiv für Hydrobiologie. 193[illegible]

4. *Varga L.:* A halastavak életközössége és annak változásai 1949 folyamán a Kaposvári Erdőgazdasági N. V. tógazdaságaiban. (Биоценоз рыбоводных прудов и его изменения в течение 1949 года в прудовых рыбоводных хозяйствах Государственного лесохозяйственного предприятия в Капошваре). Hidrológiai Közlöny, 1950. 7—8.

UNTERSUCHUNG DES NATÜRLICHEN ERTRAGES DER FISCHTEICHE

P. ERŐS

Forschungsinstitut für Fischzucht

ZUSAMMENFASSUNG

Verfasser bestimmt den natürlichen Ertrag mehrerer künstlicher Fischteiche im Komitat Somogy, auf Grund seiner eigenen Methode, mit Hilfe von mathematischen Formeln und graphischen Tabellen, um die Möglichkeit der Ausbeute natürlicher Gewässer und künstlicher Fischteiche feststellen zu können. Er untersucht nachdem die Entwicklung der Fische in der Vegetationsperiode, mit Aufarbeitung der Angaben fünf verschiedener Teiche und mit ihrer prozentuellen graphischen Abbildung. Er berücksichtigt die Resultate der von dr. Ludwig V a r g a an denselben Teichen durchgeführten Planktonuntersuchungen und jene mit Hilfe derselben prozentuellen Darstellungsmethode mit den Kurven der Fischentwicklung vergleichend, stellte er die folgenden Zusammenhänge fest :

Die Entwicklung der Fische ist nicht gleichmässig, sondern periodisch wechselnd. Nach der starken Entwicklung im Frühling ist im Juli ein Zurückfallen zu beobachten ; dem folgt wieder eine starke Entwicklung, welche am Ende des Sommers ihr Maximum erreicht, um dann, bis zum Ende der Vegetationsperiode, den gewöhnten Rückgang zu zeigen. Im Wachstum ist zwischen den einzelnen Jahrgängen ein auffallender Unterschied zu vermerken. Das Frühlingsmaximum drittsommerlicher Fische ist grösser als das herbstliche Maximum. Das herbstliche Entwicklungsmaximum zweitsommerlicher Fische ist grösser als derjenige im Frühling. Auf die langsame Frühlingsentwicklung der als Abkömmlinge aufgesetzten Fische folgt ein sehr starker spätsommerlicher Aufschwung. Es scheint, dass je kleiner das Aussetzungsgewicht, desto grösser ist das spätsommerliche Entwicklungsmaximum und je grösser das Aussetzungsgewicht, desto grösser das Entwicklungsmaximum in Frühling.

Es ist merkwürdig, dass Seston und Phytoplankton denselben Massenrückgang in Juli aufweisen.

Es ist eine naheliegende Annahme, dass der aussergewöhnlich kalte Sommer des Jahres 1949 die Uursache des in allen Teichen beobachtbaren Entwicklungsrückganges war, sowie der Abnahme der Planktonfortpflanzung der Teiche. Zur Überprüfung dieser Hypothese suchte Verfasser aus alten Aufzeichnungen der Teichwirtschaft Buzsák ein solches Jahr aus, dessen Sommer viel wärmer war, als der durchschnittliche. Es stellte sich heraus, dass der Wachstumsrückgang der Fische in künstlichen Fischteichen in Juli von der Temperatur unabhängig ist. Es ist offensichtlich, dass dieser Umstand mit der allgemeinen Produktionsfähigkeit der Teiche in Zusammenhang steht, da die Sestonquantität dieselbe reguläre Anderung zeigt. Wenn wir die Ursache dieser Erscheinung suchen, können wir nur an die von M a u c h a gegebene kosmische Erklärung denken : zur Zeit der Sommersonnenwende ist die Energie der Sonnenstrahlung so gross, dass sie die organisches Material erzeugende Arbeit der Individuen des Phytoplanktons verhindert. Es steht keine entsp rechende Wassertiefe zu deren Verfügung wo eine der optimalen nahestehende Belichtung zu Stande kommen könnte und so vermindert sich auch ihre Fortpflanzung, oder aber bleibt es auch völlig aus. Diese Voraussetzung wird auch durch jene Beobachtung bekräftigt, dass in den hie und da beschatteten und mit vielen untertauchenden Wasserpflanzen bevölkerten Teichen der Julirückgang in der Entwicklungskurve der Sätzlinge nicht so bedeutend ist.

Schliesslich befasst sich der Verfasser mit der praktischen Möglichkeit der Mässigung des mittsommerlichen Rückganges ; er sucht das Problem mit der Züchtung der Glyceria zu lösen, die einerseits das Wasser in der kritischen Periode beschattet, andererseits dienen ihre Samen, die zu dieser Zeit reifen, den Fischen als Nahrung.

Als eine andere mässigende Lösung betrachtet er die erhöhte Dosierung vitaminreicher Fischnahrung im Mittsommer.

ZUR MECHANIK DER ZILIENBEWEGUNG

B. PÁRDUCZ

Ungarisches Naturwissenschaftliches Museum. Zoologische Sektion, Budapest

(Eingegangen am 25. IV. 1952)

Die erste ernsthaftere Analyse der Flimmerbewegung, als eine der drei Grundbewegungsformen lebendiger Systeme, weiters die erste beachtenswerte Zusammenfassung des damit verknüpften Fragenkomplexes kann bereits in einer Abhandlung von G. Valentin (1849) gefunden werden. Die Forschungen der seither verstrichenen mehr als hundert Jahre haben auch auf diesem Gebiete die Kenntnisse um zahlreiche neue Angaben bereichert. So wurde vor allem die auffallend ausgedehnte Verbreitung dieser eigenartigen Bewegungsart in der Pflanzen- und Tierwelt sowie ihre bedeutende biologische Rolle im äusseren und inneren Haushalt der Organismen Schritt für Schritt geklärt. Es stellte sich heraus, dass ausser an Bakterien sowie an Schwärmern der Algen und Pilze diese primitive Bewegungseinrichtung besonders in der Tierwelt eine mannigfache Verwendung gefunden hat. Die Tätigkeit der Körperbewimperung bzw. des im Wesen auf ähnlichen Grundprinzipien beruhenden Geisselapparates dient im Falle der männlichen Keimzellen und der kleinwüchsigen Wasserorganismen (Protozoen, Würmer, viele Larven von Wirbellosen) auch hier in erster Linie der aktiven Fortbewegung. Bei höheren Tieren, bis hinauf zum Menschen, haben dagegen die schwingenden Organellen bereits andere wichtige Aufgaben übernommen. So kann der Flimmer- bzw. Geisselapparat bei vielen festsitzenden Tieren zur Herbeistrudelung von Mikronahrung oder, durch Erzeugung von Strömungen, zur Heranbringung von Atemwasser dienen. Andererseits kann aber in den inneren Hohlräumen des Körpers derselbe Mechanismus — gleich der Tätigkeit des Laufbandes — auch die Herausbeförderung feinerer Fremdkörperchen, weiters den Transport von Darminhalt, Blut, Exkreten, Sekreten, Geschlechtsprodukten usw. vermitteln

Zieht man ihre allgemeine Verbreitung und überragende ökologische Bedeutung in Betracht, so ist es verständlich, dass eine ganze Reihe von Forschern seit alters her und an den verschiedensten Versuchsobjekten bestrebt war, die Struktur und Tätigkeitsweise dieser interessanten Bewegungsorganellen zu klären. Einen besonderen Ansporn für diese Untersuchungen bildete die frühe Erkenntnis, dass die Geisseln bzw. die Zilien mit Ausnahme der Muskel-

fasern sozusagen die einzigen Zellorganellen sind, die eine Möglichkeit zur unmittelbaren Erforschung der Wirkung von Aussenfaktoren auf die lebende Zelle, auf das lebende Protoplasma zu bieten vermögen. Die Hoffnung war also vollkommen berechtigt, dass eine gründliche und systematische Untersuchung dieser Organellen zu wertvollen Angaben führen müsse, die auch das Grundproblem der Biologie, die Kenntnis der Eigenschaften des Protoplasmas, der Lösung um einen bedeutenden Schritt näher bringen werden. Vom Gesichtspunkt dieses weiter gesteckten Zieles kommen als Versuchsobjekte in erster Linie die Einzeller in Betracht. Doch auch bezüglich der Erforschung der die mikroskopische und submikroskopische Strukturverhältnisse der Geisseln und Zilien berührenden Fragen, wie auch der allgemeinen Gesetzmässigkeiten ihrer Bewegungsweise, gelangten immer mehr die Protisten in den Vordergrund der Untersuchungen. Im Falle der Metazoen schlagen nämlich die Undulipodien, entsprechend ihrer einseitigen Inanspruchnahme (die Weiterbeförderung gewisser Stoffe), in der Regel nur in eine bestimmte Richtung, welcher Umstand dann natürlicherweise auch im Bau der Schwingungsorganellen zu bedeutenden Vereinfachungen führte. Bei den Protisten hingegen erreichen — entsprechend dem mit der freien Lebensweise verbundenen verschiedenerlei Bewegungsbedarf — die Ziliatur und der Geisselapparat einen derartig hohen Grad der strukturalen Kompliziertheit und Leistungsfähigkeit, dass das Flimmerepithel der höheren Organismen zweifellos nur eine vereinfachte, einseitig spezialisierte Abänderung dieser uralten Bewegungseinrichtung darstellt.

Die mit beachtlichem Schwung und in weitem Kreise eingeleiteten Untersuchungen haben denn auch in morphologischer Beziehung befriedigende Ergebnisse gezeitigt. Die Anwendung verschiedener Färbungsverfahren, die Einführung der polarisations-mikroskopischen und der Phasenkontrastmethode, die Benützung der Dunkelfeld- und Ultraviolettmikroskopie, dann in den letzten Jahrzehnten die Heranziehung des Auflösungsvermögens der Elektronenstrahlen haben die Kenntnisse über die feineren, sogar sublichtmikroskopischen Struktureinzelheiten der Zilie in unverhofftem Ausmass bereichert. Dagegen waren die Untersuchungen besonders in bezug auf die Flimmertätigkeit bald auf einen toten Punkt gelangt und die Kenntnisse über sie sind bis heute lückenhaft und unverlässlich geblieben. Natürlich wird hier nicht an jene intraplasmatischen, chemisch-energetischen Prozesse gedacht, als deren Ergebnis primär die auf die Zelle bezogene Bewegung der Zilie letzten Endes zustande kommt — denn diesbezüglich gehen noch die Meinungen, sogar auch auf dem Gebiete der Muskelphysiologie, stark auseinander. Wenn man die diesbezügliche Literatur betrachtet, so stellt sich heraus, dass man nicht nur hinsichtlich der letzten Ursachen der Bewegung, sondern auch über das Gebiet der sog. äusseren Mechanik der Flimmerbewegung sehr wenig Sicheres weiss. Und gerade bezüglich dieses Gebietes hätte man geglaubt, dass es sich teils durch unmittelbare Beobachtungen, teils durch mittelbare Methoden, also

vor allem durch Modellversuche und hydrodynamische Berechnungen, verhältnismässig leicht erschliessen lasse.

Dass eben die Untersuchungen über den Mechanismus der ruderartigen Flimmerbewegung so schwer vorwärts kamen, dürfte seine Ursache in erster Linie in den auf Schritt und Tritt auftauchenden, grossen, oft geradezu unüberwindlich erscheinenden methodischen Schwierigkeiten haben.

Die Zilie selbst kann nämlich nicht getrennt vom lebenden Organismus, ähnlich wie die Muskelfaser, experimentellen Untersuchungen unterzogen werden. Die lebende Zilie während ihrer natürlichen Tätigkeit zu beobachten, ist indessen ausserordentlich schwierig, fast unmöglich. Man stelle sich nur vor, dass es sich hier um die Beobachtung von 12—15 μ langen, 0,3 μ dicken, in bezug auf ihre Lichtbrechung vom umgebenden Medium in der Regel kaum unterscheidbaren und gleichzeitig blitzschnelle Schwingungen ausführenden Gebilden handelt, die noch dazu meistens an mikroskopisch kleinen Wesen studiert werden müssen, die mit grosser Geschwindigkeit herumschiessen. Die Methoden zur künstlichen Verlangsamung des Zilienschlages (mit Hilfe von Gelatin, Tragant, Agar bzw. verschiedener Narkotika) sowie die Beobachtungen an absterbenden Individuen haben die an sie geknüpften Hoffnungen nicht zu erfüllen vermocht. Denn vor allem wurden ja zuverlässige Angaben über die Wimpertätigkeit von normalen, also in keiner Weise beeinflussten Organismen erstrebt. Auch auf Umwegen, so durch die Beobachtung der durch die Zilientätigkeit erzeugten Wasserströme bzw. der im Dunkelfeld gewonnenen, von Zilien umschwungenen Lichträume (ein bei der Erforschung der Geisselbewegung bewährtes Verfahren) war man bemüht, den hier geltenden mechanischen Prinzipien nachzugehen. Im Falle der Zilien ergaben aber auch diese Versuche keine befriedigenden Resultate, weil — wie es sich herausstellte — diese Methoden überall dort versagen, wo eine grosse Zahl von schwingenden Organellen in engem Verbande tätig ist. Zwar eröffnete die Anwendung der stroboskopischen Methode am ruhenden Objekt in gewisser Beziehung wertvolle Möglichkeiten (M e t z n e r, 1920a), doch kann dieses Verfahren eben auf das hier am meisten interessierende Gebiet, also auf die Zilientätigkeit der eine natürliche Fortbewegung vornehmenden Organismen, nicht angewandt werden.

Die Erforschung des Mechanismus der Zilientätigkeit wird aber auch durch die verwickelte Beschaffenheit der ihr zugrundeliegenden hydrodynamischen Probleme erschwert. Hier ist vor allem der Umstand zu erwähnen, dass die Kenntnisse über die Gesetzmässigkeiten der Bewegungen sehr kleiner Objekte in einem flüssigen Medium in mancher Beziehung lange Zeit nur sehr lückenhaft geblieben sind. Auf diesem Gebiet müssen deshalb die Feststellungen von P r a n d t l (1923) und dann die Untersuchungen von L u d w i g (1931) als wirklich bahnbrechend gelten. Von grundlegender Bedeutung ist besonders die Tätigkeit von L u d w i g zu bezeichnen, der den mit dem Mechanismus der Zilienbewegung zusammenhängenden Fragenkomplex von einer bisher

vernachlässigten Seite zu beantworten trachtete; durch Kombination von Beobachtungen, Berechnungen und Modellversuchen gab er eine seit langem als fehlend empfundene, genaue Analyse der rudernden Zilienbewegung und füllte besonders auf dem Gebiete der diesbezüglichen hydrodynamischen Grundprobleme, viele, bisher als störend empfundene Lücken aus.

Es ist indessen offensichtlich, dass Forschungen in dieser Richtung, wie wertvoll sie auch sein mögen und wie unentbehrlich sie auch zur Erklärung der *am lebenden Organismus bereits wargenommenen* Erscheinungen sind, keineswegs die Vorteile der unmittelbaren Studien ersetzen können. Mit anderen Worten, sie können nicht an Stelle eines Verfahrens angewandt werden, das die tatsächliche Flimmertätigkeit während der normalen Bewegung des Tieres, sowie in jeder Phase der mannigfaltigen Bewegungsreaktionen, der Wirklichkeit entsprechend vor Augen führen kann. Es scheint auf der Hand zu liegen, dass diesen Anforderungen am besten die mikroskopische Kinematographie entsprechen würde, die das einzige objektive Verfahren zur Registrierung von verwickelten und schnellen Bewegungserscheinungen bildet. In dieser Richtung wurden denn auch bereits Versuche unternommen, doch vorläufig ohne viel Erfolg. Es konnte nämlich bisher jene technische Frage nicht zufriedenstellend gelöst werden, auf welche Weise gleichzeitig die maximale Vergrösserung, Schärfentiefe und Lichtstärke gesichert werden können, die zur Beobachtung der Bewegungsweise der an den (in einer Schraubenbahn dahinschiessenden) Tierchen befindlichen Zilien erforderlich sind. Dabei ist sogar gleichzeitig dafür Sorge zu tragen, dass die normale Lebenstätigkeit des untersuchten Organismus durch die starke Licht- und Wärmewirkung nicht beeinträchtigt werde.

Es hatte also den Anschein, als ob die Untersuchungen zur Erforschung der Wimpermechanik vorläufig abgebrochen werden müssten, bis zu einem Zeitpunkt, wo es den Technikern gelingen würde, diese gegensätzlichen Anforderungen in zufriedenstellender Weise miteinander in Einklang zu bringen. In dieser hoffnungslos erscheinenden Forschungsperiode erschienen kurz aufeinander zwei Artikel von G e l e i (1926; 1926—27), in denen auf eine vollkommen neue Möglichkeit zur Lösung dieses Problems hingewiesen wurde. In diesen Abhandlungen wurde nämlich ein ausgezeichnetes Verfahren zur Färbung der Zilien beschrieben, mit dessen Hilfe es gleichzeitig auch gelang, an verschiedenen Infusorien *(Urocentrum, Paramecium)* das gesamte Zilienkleid praktisch im Moment der Einwirkung des Konservierungsmittels zu fixieren, wobei angenommen werden darf, dass die einzelnen Zilien in ihren normalen Bewegungsstellungen festgehalten werden.

Auf den ersten Blick erscheint es schwer verständlich, warum — als der festgefahrenen Forschung endlich eine so vielversprechende Methode zur Verfügung stand — in den seit ihrer Publikation verstrichenen mehr als zwei

Jahrzehnten keinerlei Versuche gemacht wurden, sie für die Wissenschaft auszubeuten. Dies ist um so auffallender, als bereits die ersten, gleichzeitig mit der Veröffentlichung des Verfahrens mitgeteilten, überraschenden und ausserordentlich wertvollen Angaben G e l e i s über die fixierten Bewegungsformen der Zilien den eindeutigen Beweis erbrachten, dass sein Verfahren bei der Klärung zahlreicher grundlegender Probleme der Zilienmechanik wertvolle Dienste zu leisten vermag.

Die Erklärung hierfür ist rasch gefunden, wenn man die ersten Versuche bei Anwendung dieses Schnellfixierungsverfahrens ausführt. In erster Linie zeigt es sich, dass es gar nicht so einfach und leicht ist, den Sinn, die Gesetzmässigkeit aus dem Wirrwarr von Tausenden, scheinbar ohne jede Ordnung hin- und hergekrümmten und sich hin- und herneigenden Zilien festzustellen. Andererseits stellte es sich auch bald heraus, dass zur richtigen Deutung der erhaltenen Präparate ausser der eine grosse Vorsicht erfordernden und mühsamen Analyse noch eine weitere unumgängliche Vorbedingung besteht. Man muss nämlich wissen, bei Verrichtung *welcher Bewegungsart* und in welcher Phase dieser Bewegung das gesamte Zilienkleid des Untersuchungsobjektes erstarrt festgehalten wurde. Dies ist eine keineswegs als leicht zu bezeichnende Aufgabe, besonders wenn man bedenkt, dass in jedem Augenblick zahlreiche Faktoren der Aussenwelt als Reize auf die Einzeller und unter ihnen besonders auf die Ziliaten einwirken, dass der Ziliatenorganismus auf diese äusseren Reizwirkungen bzw. auf die verschiedene Intensität ein und desselben Reizes durch gerichtete Bewegungen (Topotaxis), Bewegungsänderungen, sowie durch mannigfaltige phobische Reaktionen ausserordentlich empfindlich reagiert. Doch auch unter unveränderten Umweltbedingungen kann sich das Verhalten der Tiere mit der Zeit verändern. Besonders A l v e r d e s (1922) und D e m b o w s k i (1923) hatten auf den Umstand hingewiesen, dass die Protozoen, je nach dem augenblicklichen physiologischen Zustande, auch auf die Wirkung ein und desselben Reizes hin fallweise verschiedene, scheinbar spontane Bewegungen ausführen können. Man kann sich also vorstellen, dass das Fixierungsmittel die Versuchstiere im Augenblick der Fixierung bei der Verrichtung der verschiedensten Bewegungsformen überraschen kann. Die Lage wird zweifellos auch durch jene stark angreifenden Reize kompliziert, denen die Tiere im Laufe der Fixierung, aber noch vor der endgültigen Erstarrung des Protoplasmas ausgesetzt sind. Es kann nämlich angenommen werden, dass in dieser kurzen, den Bruchteil einer Sekunde betragenden kritischen Periode das Aufrühren des Zuchtwassers, die chemische Wirkung des sich allmählich verdünnenden Fixierungsmittels, der eventuelle Temperaturunterschied zwischen der Fixierungsflüssigkeit und dem Zuchtwasser usw. auf die Bewegung zumindest eines Teiles der Exemplare eine gewisse Wirkung ausüben, so dass die Berücksichtigung aller dieser Faktoren die Auswertung der durch das Schnellfixierungsverfahren erhaltenen Bilder in grossem Ausmass erschwert.

In erster Linie muss also jedenfalls die Frage beantwortet werden, ob es sich im gegebenen Fall um eine, auch unter natürlichen Verhältnissen auftretende Bewegungsform des Tieres handelt, oder aber ob eventuell nur die Momentaufnahmen von Bewegungsreaktionen wiedergegeben werden, die als Wirkung von besonderen, mit der technischen Ausführung des Verfahrens zusammenhängenden Reizen auftreten. Wenn aber diese Gefahr besteht — worauf Ludwig (1931) auch aufmerksam machte — so müssen die technischen Voraussetzungen einer lebensgetreuen Fixierung eventuell durch eine entsprechende Modifizierung des Verfahrens sowie durch experimentelle Kontrollversuche geschaffen werden. Die Klärung dieser Probleme erfordert natürlich langwierige Laboratoriumsarbeiten, wobei für die Untersuchungen u. a. auch die Herstellung einer sehr grossen Zahl von Präparaten notwendig sein wird. Inzwischen werden aber bald auch Schwierigkeiten in Verbindung mit der Anwendung der Methode auftauchen, und dies dürfte wohl die massgebliche Ursache dafür sein, dass sich das Schnellfixierungsverfahren bisher nicht in weiteren Kreisen durchsetzen konnte.

Das Osmium-Toluidinblauverfahren übertrifft zwar — in bezug auf die elektive Färbung der Ziliatur — weit die übrigen, bisher zu ähnlichen Zwecken entwickelten Methoden, dagegen verhält es sich vom Gesichtspunkt der Stabilisierung der Bewegungszustände der Zilien recht launenhaft. Zahlreiche, zum Teil unbekannte und vom Forscher unbeeinflussbare Faktoren wirken sich stark auf das Ergebnis aus. So kann es vorkommen, dass man massenweise Präparate herstellen kann, die übrigens vom Gesichtspunkt der Färbung der Zilien vollkommen einwandfrei sind, ohne dass man an den Tieren gleichzeitig auch die fixierten Bewegungsformen der Zilien erhält. Da die Herstellung je eines Präparats im Durchschnitt ungefähr anderthalb Stunden in Anspruch nimmt, bedeutet die Wiederholung eines vom Gesichtspunkt des gesteckten Ziels erfolglosen Versuches einen erheblichen Zeitverlust. Andererseits ist für erfolgreiche Untersuchungen einmal die Festhaltung der normalen Bewegungsform notwendig, während ein andermal — besonders beim Studium der Bewegungsreaktionen — die Versuchstiere vor der Fixierung den verschiedensten physikalischen und chemischen Einwirkungen ausgesetzt werden müssen. Die zur Fixierung vorgeschriebene Technik (Gelei, 1934), nämlich die Einspritzung des Zuchtwassers in das Fixierungsgemisch mit Hilfe einer Pipette, gestattet aber weder die Verwirklichung der einen noch der anderen Bedingung. Die mechanische Reizwirkung der hervorgerufenen starken Strömungen im Zuchtwasser stört nämlich nicht nur die normale Bewegung der Tierchen, sondern beeinflusst, wie dies aus allerlei Anzeichen ersichtlich ist, auch die Wirkung jeder vorher angewandten Behandlung oder unterdrückt sie sogar vollständig.

Hauptsächlich die im Laufe dieser Untersuchungen aufgetauchten Schwierigkeiten waren es, die den Ansporn zu Forschungen des Verfassers

zur weiteren Vervollkommnung des Schnellfixierungsverfahrens gegeben hatten.

Das Ziel war ein Verfahren auszuarbeiten, dass mit einer womöglich 100%-igen Sicherheit ermöglichte, die fixierten Bewegungsformen der Zilien ohne längere und umständlichere Behandlung zu erhalten und die Versuchstiere unmittelbar vor der Fixierung mit verschiedenen Reizstoffen zu behandeln. Nach langer Vorarbeit war es dem Verfasser schliesslich gelungen, einen Grossteil dieser Anforderungen zu befriedigen, und allmählich entstand eine einfache Methode (P á r d u c z, 1952a), mit deren Hilfe man die fixierten Bewegungsstellungen der Zilien in weniger als einer Viertelstunde erhält. Als nächster Schritt wurde versucht, auf dem Gebiete des Wirkungsmechanismus dieses sogenannten *Osmium-Hämatoxylinverfahrens*, hauptsächlich in den verwickelten Fragen der lebensgetreuen Fixierung, zu neuen Erkenntnissen zu gelangen (P á r d u c z, 1952b).

Als Ergebnis dieser Vorstudien gelang es zwar einige, vom Gesichtspunkt der Anwendbarkeit der neuen Methode wichtige Fragen zu bereinigen, doch gleichzeitig wurde auch eine ganze Reihe von neueren Problemen aufgeworfen. Nichtsdestoweniger schien aber in gewisser Beziehung bereits die Möglichkeit vorhanden zu sein, an den Fragenkomplex des Flimmermechanismus von dieser neuen Seite heranzutreten und die ersten, von G e l e i erhaltenen Angaben durch weitere ergänzen zu können.

Als Untersuchungsobjekt wurde auch hier — wegen seiner verschiedenen vorteilhaften Eigenschaften — eine holotriche Ziliate, das *Paramecium*, gewählt. Obwohl im Laufe der Untersuchungen — wo es nur anging — auch die modernen Methoden der Lebenduntersuchungen (Dunkelfeldbeleuchtung, Phasenkontrastmethode) herangezogen wurden, so sind die bisher erzielten Ergebnisse dennoch in erster Linie der Anwendung der Osmium-Hämatoxylinmethode zu danken. Vor allem muss also die Frage berührt werden, warum die Analyse eines mit dem Schnellfixierungsverfahren erhaltenen Präparats, also die Befolgung einer im Wesen statischen Methode, zur Untersuchung eines physiologischen Prozesses, des Ablaufes einer Lebenserscheinung, geeignet ist.

Der ganz besondere Wert dieser Methode besteht einerseits darin, dass als Ergebnis des angewandten, energisch wirkenden Fixiermittels — zum erstenmal — endlich eine *lebensgetreue* »Momentaufnahme« der Ziliatur eines sich bewegenden Einzellers erhalten wurde. Infolge des eigentümlich geordneten Ablaufs der Flimmerbewegung bieten aber diese Präparate in Wirklichkeit noch weitere Möglichkeiten.

In allen Fällen, wo eine grössere Anzahl von Zilien in einem mehr oder weniger engen Verbande, in der Regel in Längsreihen geordnet, zusammenwirkt, richtet sich die Schlagtätigkeit der einzelnen Zilien bekanntlich nach der des Nachbarn: sie ist in je einer morphologischen Zilienreihe im allgemeinen metachronisch koordiniert. Dies bedeutet, dass vom ersten Glied der Zilienreihe

angefangen die aufeinander folgenden Zilien ihre Schlagtätigkeit im gleichen Rhythmus, doch im Vergleich zu der in der Reihe vor ihnen stehenden Zilie immer etwas verspätet, in einer bestimmten Phasenverschiebung ausüben. Wenn man die Zilienreihe von vorn nach hinten überprüft, so gelangt man nach mehr oder weniger Zilien (im Durchschnitt 6—20) auf diese Weise immer wieder zu einem Glied, das seinen Ausschlag genau zur gleichen Zeit ausführt wie das erste Glied der Reihe. Da das Schnellfixierungsverfahren sämtliche



Abb. 1
Linksgewundene Zilienwellen an der rechten Seite des *Paramecium*. Osmium-Hämato xylin-methode. 450 ×

Zilien des Körpers im gleichen Zeitpunkt, schlagartig erstarren lässt, erhält man — infolge des metachronen Phasenunterschieds — auf dem mikroskopischen Bild die vollständige Schwingungsperiode je einer Zilie in weitere 6—20 allmählich fortschreitende Einzelbewegungen zerlegt (Abb. 1.).* Man hat also die vorher unbekannten sukzessiven Zwischenstufen der Zilienbewegung sozusagen auf einer hochfrequenzkinematographischen Aufnahme-

* Da es nicht möglich war, bei der Reproduktion alle Einzelheiten herauszubringen, stehen die originalen Kontaktabzüge zur Einsichtnahme zur Verfügung.

reihe festgehalten. Da die in den benachbarten Reihen auf gleicher Höhe stehenden bzw. meistens etwas schräg verschobenen Glieder mit derselben Periode arbeiten, zeigt die fixierte Ziliatur des Tieres im ganzen ein charakteristisches Wellenmuster, wobei die Wellenberge von den von der Körperfläche am weitesten abstehenden Zilienspitzen gebildet werden.

Natürlich darf man nicht auf den Gedanken verfallen, dass mit der Anwendung dieses Verfahrens sofort auch alle offenstehenden Probleme gelöst werden können. Infolge der Dichte der häufig sich aufeinander legenden Zilien ist selbst die Analyse ihrer Bewegungsformen und ihrer Beugungsrichtung nicht immer eine leichte Angelegenheit. Noch leichter ist ein Irrtum bei der Erforschung der die Zilienbewegung beherrschenden physikalischen Gesetze möglich — denn die Vorbedingungen für eine solche Wertung der Angaben sind gründliche Kenntnisse auf den verschiedenen Gebieten der Physik, vor allem der Hydrodynamik. Das Wesentliche ist und bleibt aber trotz alledem, dass durch die von G e l e i aufgeworfene Idee der Schnellfixierung endlich der erste verlässliche Anhaltspunkt gegeben ist, auf Grund dessen ein an interessanten und miteinander verknüpften Problemen reiches und viel diskutiertes Gebiet der Biologie früher oder später erschlossen werden kann.

Die Flimmertätigkeit unter konstanten äusseren und inneren Bedingungen

Die Schlagtätigkeit und motorische Kraftleistung der Zilien beruht im wesentlichen auf den Gesetzmässigkeiten der Ruderbewegung. Jede einzelne Zilie entspricht einem mikroskopisch kleinen Ruder, das abwechselnd bald nach vorne und bald nach hinten schwingt. Die vollständige Bewegungsperiode einer Zilie setzt sich also aus zwei Phasen zusammen, aus dem Wirkungsschlag (Vorschlag, Hinschlag, progressive Phase) und aus der Zurückziehung der Zilie in die Ausgangslage (Rückschlag, Herschlag, regressive Phase).

Das grundlegende, bis heute aber noch immer nicht vollkommen geklärte Problem der Flimmerbewegung besteht darin, wieso aus der Schlagtätigkeit der Zilie, die als Ruder von mikroskopischem Ausmass in ihrer ganzen Länge ständig im Wasser wirkt, eine Nutzleistung zustande kommt, die in ihrer Umgebung eine Strömung von bestimmter Richtung hervorrufen bzw. auf Grund des Widerstandes des Mediums den bewimperten Organismus zu einer Bewegung in die entgegengesetzte Richtung zwingen kann. Eine einseitige Ruderwirkung wird offenbar nur dann möglich sein, wenn sich die zwei Phasen der Wimperbewegung, also der Wirkungsschlag und der Rückschlag, in bezug auf ihre mechanische Wirkung voneinander unterscheiden. Lange Zeit wurde es als selbstverständlich erachtet, dass der sichtbare Effekt der Flimmertätigkeit im Wesen auf die verschiedene Dauer der zwei Phasen zurückgeführt werden kann. Laut dem N e w t o n schen Gesetz nimmt nämlich der Widerstand des Mediums

mit dem Quadrat der Geschwindigkeit zu. Wenn sich also der Schlag der Zilie rascher abspielt als der Rückschwung, so wird offensichtlich auch die mechanische Wirksamkeit der progressiven Phase zunehmen und die Ziliate wird in die entgegengesetzte Richtung verschoben (s. Ludwig, 1931).

Abb. 2 zeigt die wichtigeren, in der Literatur am ehesten verbreiteten Auffassungen in betreff auf den Mechanismus der Zilienbewegung, und zwar auf Grund vom zum Grossteil aus den Lehrbüchern bekannten schematisierten Zeichnungen der betreffenden Verfasser. Die ersten vier Zeichnungen (Abb. 2, *a—d)* zeigen die metachronische Schlagfolge der einzelnen Zilien innerhalb einer morphologischen Zilienreihe und für eine vollständige Bewegungsperiode (Wirkungsschlag + Rückschlag). Die Zeichnungen *e* und *f* veranschaulichen hingegen die Bewegungs- und Formänderungen ein und derselben Zilie, und zwar gesondert für die progressive bzw. regressive Phase. Beim Vergleich der Zeichnungen muss in Betracht gezogen werden, dass die eine oder die andere nicht immer den im betreffenden Textteil auseinandergesetzten Standpunkt des bezüglichen Verfassers treu widerspiegelt. So ist z. B. nach Verworn die Dauer der regressiven Phase viel länger als die des Wirkungsschlags, auf seiner Zeichnung befinden sich jedoch trotzdem eine gleiche Anzahl Zilienglieder, d. h. Zwischenstadien je Phase. Andererseits beschreiben Verworn, sowie auch Gray in ihren Büchern die charakteristischste Eigentümlichkeit der metachronischen Flimmerbewegung vollkommen richtig, dass nämlich jede in der Reihe folgende Zilie etwas später mit dem Schlage beginnt als die vorausgehende. Aus den Zeichnungen beider Verfasser geht aber gerade das Gegenteil dieser Feststellung hervor: in diesen Zeichnungen stellen nämlich immer die auf der rechten Seite der Reihe, also die kaudal stehenden Zilien die fortgeschrittenen Stadien des Wirkungs- bzw. Rückschlages dar. In den zwei ersten Zeichnungen verlaufen als Folge dieser Inkonsequenz die die sukzessiven Bewegungsstadien bezeichnenden Zahlen bzw. Buchstaben im Gegensatz zu den beiden anderen Zeichnungen *(c—d)* und der Wirklichkeit von links nach rechts.

Bei der Betrachtung dieser Zeichnungen springt übrigens sofort in die Augen, dass die Auffassung der einzelnen Verfasser in bezug auf die relative Dauer der zwei Phasen der Flimmerbewegung (das Verhältnis der Zilienzahl zur Phase) sowie in bezug auf die Schlagamplitude der Zilien mehr oder weniger voneinander abweicht. Auf sämtlichen Zeichnungen sind eigentlich nur zwei Eigenschaften der Flimmertätigkeit überall identisch: 1. Der Vorschlag und Rückschlag erfolgt immer in derselben Ebene. 2. Die Zilie nimmt während der Bewegung eine von der Geraden in charakteristischer Weise abweichende Form an. Bei den älteren Verfassern (Verworn, Gray) nimmt die Zilie in beiden Phasen des Schlages eine leichte bogenförmige Krümmung an; bei Metzner und bei Kühn ist diese Krümmung in der regressiven Phase jedoch kräftiger und schreitet im Laufe des Rückschlags von der Basis allmäh-

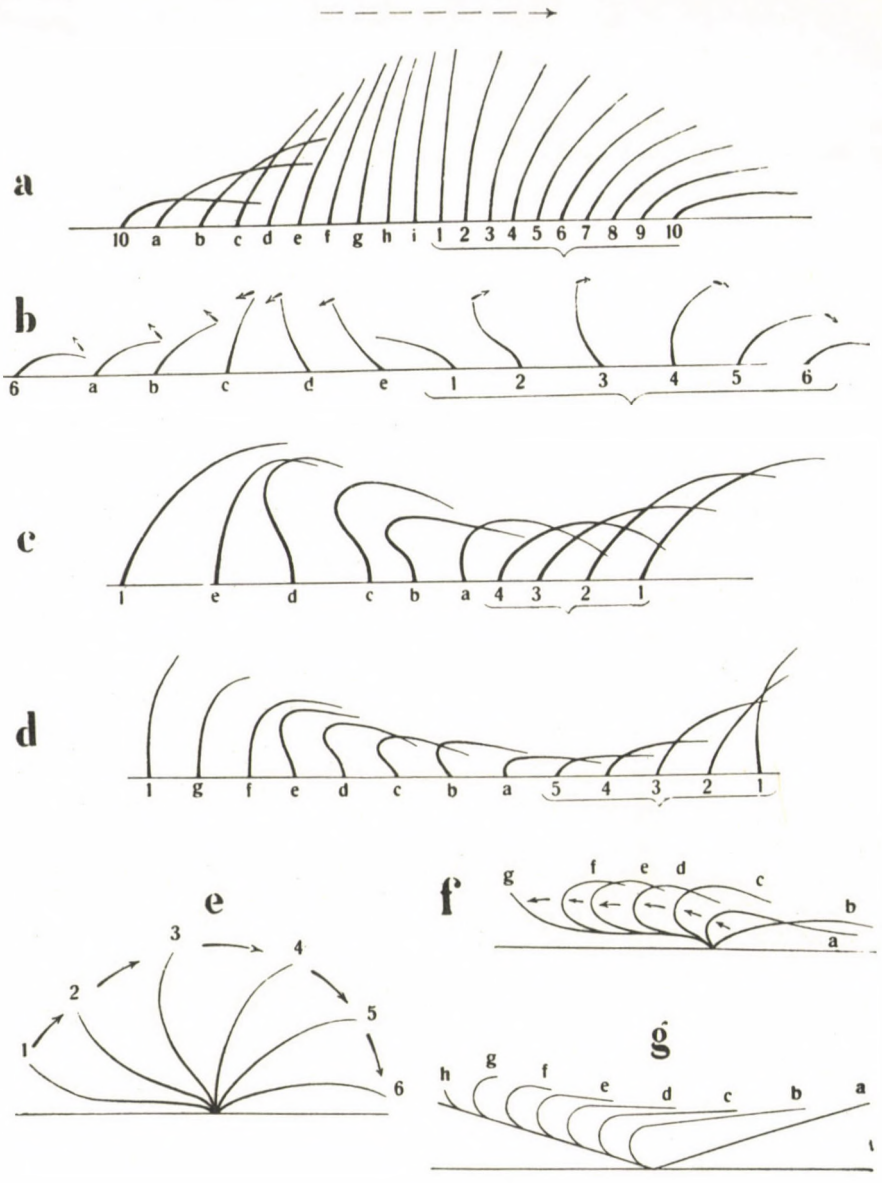


Abb. 2

a—d : die metachronische Schlagfolge der Zilien an einer Zilienreihe innerhalb einer vollständigen Bewegungsperiode (nach Verworn, 1909; Gray, 1928; Metzner, 1923 und Kühn, 1949). *e* und *f* sind die aufeinander folgenden Bewegungsformen derselben Zilie in der progressiven und regressiven Phase (Kühn, 1932). → Richtung der Ausbreitung der metachronischen Welle und zugleich die des Wirkungsschlages der Zilie. Die kleineren Pfeile bezeichnen die Bewegungsrichtung der Zilien. Die Zahlen bezeichnen die aufeinander folgenden Stadien des Hinschlages, die Buchstaben die der Regression. Zur Vereinheitlichung der Bezeichnungen sind alle Zeichnungen etwas modifiziert

lich zur Zilienspitze fort. Die konkave Seite der Zilie blickt aber auf sämtlichen Zeichnungen und in beiden Phasen in dieselbe Richtung, und zwar in die Richtung des Wirkungsschlages. Auch diese eigentümliche Bewegungsform der Zilien trägt nach der Meinung der auf der Grundlage des Newtonschen Widerstandsgesetzes stehenden Verfasser in gewissem Ausmass zur Erhöhung der Nutzleistung der Schlagtätigkeit bei. Nach ihrer Behauptung wird nämlich der Widerstand der Zilie beim Hinschlag auch infolge dieser konstanten Krümmung etwas grösser sein als beim Rückschlag.

Zur Erklärung der durch die Flimmerbewegung erzielten produktiven Leistung haben in den zwanziger Jahren Prandtl und Gray einen völlig neuen Gedanken aufgeworfen, der dann von Ludwig in seiner im Jahre 1931 erschienenen Arbeit durch genaue Berechnungen und mit musterhafter Umsicht durchgeführte Modellversuche auch in seinen Einzelheiten weiterentwickelt wurde. Im Sinne dieser Auffassung ist die Nutzleistung der Zilienarbeit nicht auf die eventuelle Geschwindigkeitsdifferenz zwischen Wirkungsschlag und Rückschlag, sondern *ausschliesslich* auf einen bisher nur nebenbei berücksichtigten Faktor basiert. Nach den erwähnten Verfassern hat nämlich für die Dimensionen und Geschwindigkeiten einer Zilie, nicht das Newtonsche quadratische, sondern das Stokessche Widerstandsgesetz Geltung, nach welchem die Widerstände direkt proportional zur Geschwindigkeit wachsen. Dies bedeutet jedoch — wie das besonders Ludwig hervorhebt — dass die erheblichere Geschwindigkeit des wirksamen Schlages einer konstant geformten Zilie durch die grössere Dauer des Rückschlages völlig kompensiert würde und dass der lokomotorische Gesamteffekt des Zilienkleides gleich Null wäre. Da dies mit den Tatsachen im Widerspruch steht, suchten die genannten Verfasser einen anderen Faktor für die Erklärung der Leistungsfähigkeit der Zilienbewegung. Nach ihren Untersuchungen ist dieser durch die Ungleichheit in der Form der Zilie bei Hin- und Rückschwung gegeben. Nur durch diese zweckmässige Veränderung der Ziliengestalt sollen nämlich die Verminderung des Widerstandes während des Rückschwunges gesichert und damit die Bedingungen für eine produktive Zilienarbeit erfüllt werden.

Auf Grund seiner auf theoretischem Wege und durch Modellversuche erhaltenen Resultate konstruierte Ludwig auch die ideale, zweckmässigste Schlagform der Zilie. Demgemäss erfolgt der Vorschlag der Zilie, zur Erreichung des grössten Widerstandes, in gestrecktem, straffem Zustand, gleich einem Hebel, wobei sich die Zilie um ihre Einpflanzungsstellen als Drehpunkt durch dass Wasser bewegt. Im Endstadium des Wirkungsschlages nimmt die straffe Haltung der Zilie plötzlich ab. Beim Rückschwung (Abb. 2, *g)* — der auch nach Ludwig in derselben Ebene wie der Wirkungsschlag erfolgt — gewinnt die Zilie, von der Basis ausgehend, wieder allmählich ihre Starrheit zurück. Infolgedessen biegt sich der distale Zilienabschnitt zurück und wird als schlaffer Faden, passiv von dem nach vorne, sich in die Ausgangslage krümmenden proxi-

malen Abschnitt nachgezogen. Die beschriebene, sog. *angeschmiegte Form* des Rückschlages, dessen charakteristischen Merkmale — wie gezeigt wurde — zum Teil schon an den Zeichnungen des einen oder des anderen unter den älteren Verfassern vorzufinden waren, wäre deshalb vorteilhaft, weil dadurch der schädliche Mediumwiderstand in zwei Beziehungen verringert wird. Eine Widerstandsverminderung wird einesteils dadurch erreicht, dass die zwei Endpunkte der Zilie infolge der Krümmung näher zueinander zu liegen kommen und das distale Ende der Zilie infolgedessen weit weniger über die Körperfläche hinaustragt als beim Wirkungsschlag. Andernteils wird eine Verringerung des Wider-

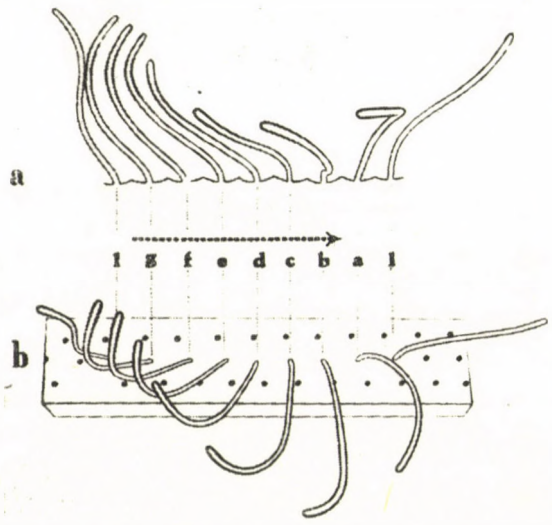


Abb. 3
Die metachronische Schlagfolge der Zilien am *Paramecium*: *a)* Seitenansicht, *b)* Obenansicht. (Schematische Darstellung, auf Grund von Schnellfixierungspräparaten)
Bezeichnungen wie in Abb. 2

standes dadurch bewirkt, dass der nachgezogene, distale Abschnitt der Zilie jetzt nicht mehr in aufrechter Haltung, sondern parallel zu ihrer Längsachse durch das Wasser bewegt wird. Diese ideale Bewegungsweise der Zilie ist, gleichfalls nach den Feststellungen von L u d w i g, desto ökonomischer, mit je grösserer Amplitude (zumindest mit einer von 120°) sie vollführt wird und je geringer der Unterschied zwischen den Geschwindigkeiten der beiden Phasen ist.

Nach dieser Besprechung der Ansicht von P r a n d t l und L u d w i g sollen nunmehr die von der Zilie im Laufe einer vollständigen Bewegungsperiode durchgemachten Formänderungen betrachtet werden, wie sie in den Bewegungsbildern der durch das Schnellfixierungsverfahren erhaltenen Präparate festgehalten sind (Abb. 3).

Wenn man die fixierte Stellung einer Reihe in der Bewegung aufeinanderfolgender Zilien betrachtet, kann zuerst festgestellt werden, dass sich der Wirkungsschlag der Körperzilien ausserordentlich rasch abspielt, da dessen verschiedene Stadien innerhalb einer Zilienreihe im Präparat in den seltensten Fällen erhalten werden. Diese Phase wird hier in der Regel nur durch eine einzige, meistens im Bogen gegen die Körperfläche geneigte, oder mehr oder minder senkrecht zu dieser stehende, gerade im Schwung des Schlages festgehaltene Zilie vertreten (Abb. 3, *1* und Abb. 4, *1)*. Da aber auch in der metachronischen Tätigkeit der benachbarten Längsreihen eine gewisse Verschiebung anzutreffen ist (die gleichzeitig schlagenden Glieder des Zilienkleides bilden eben deshalb keine quer, sondern zumeist schräg verlaufende Reihen), so kann man auf diese Weise manchmal im entsprechenden Abschnitt der benachbarten morphologischen Zilienreihen auch ein oder zwei Zwischenstadien des Wirkungsschlags erhalten (Abb. 4 und die auf Abb. 7 mit 1′ bzw. 1″ bezeichneten Zilien). Auf Grund dieser Beobachtungen lässt sich feststellen, dass die Gestalt der den wirksamen Schlag ausführenden Körperzilie nicht eine regelmässige Gerade ist, noch eine mit ihrer konkaven Seite in die Schlagrichtung blickende Form (wie es in den Lehrbüchern allgemein angegeben wird), sondern dass sie während des *Ausschwingens* die Form eines gestreckten und verkehrten »S« annimmt (Abb. 21a, 1^1—1^5). Diese sigmoide Form kommt offensichtlich auf den Einfluss von zwei entgegengesetzten Kräften zustande: die Zilie krümmt sich einerseits infolge der einseitigen Kontraktion in die Schlagrichtung, und andererseits biegt sich ihr distaler, also der mit der grössten linearen Geschwindigkeit sich bewegende Abschnitt, wegen des Mediumwiderstandes, etwas bogenförmig zurück.

Die überwiegende Mehrheit der Zilien der Körperoberfläche ist also in den verschiedenen Stadien der regressiven Phase erstarrt (Abb. 3, *a—g)*, als Zeichen dafür, dass die Rückkehr in die Ausgangslage weit langsamer vor sich geht als der Schwung des Schlages. Wahrscheinlich dürfte es mit dieser kleineren Winkelgeschwindigkeit zusammenhängen, dass man hier im Gegensatz zur progressiven Phase keine Spur einer durch den Mediumwiderstand verursachten passiven Formänderung wahrnehmen kann.

Weiters kann festgestellt werden, dass an der Mehrzahl der fixierten Exemplare die auf die regressive Phase entfallenden Zilien meistens nur von einem fortgeschritteneren Stadium des Rückschlags angefangen festgehalten werden: fast sämtliche Zilien bilden nämlich eine in der Ebene der Körperfläche liegende Sichelform, deren konkave Seite am Körper bereits *nach rechts vorne* blickt (Abb. 3, *b* bzw. *c*; Abb. 5 und 6). Dies ist offensichtlich der Bewegungsabschnitt, wo sich die Zilie, um einen von G e l e i gebrauchten Ausdruck anzuwenden, auf dem Bild nach links geneigt »in dem von den Zilienwellen gebildeten Wellental hinlegt«.

Wenn man vorläufig von den früheren Stadien der regressiven Phase absieht und von diesen am Körper sich in schräger Stellung hinlegenden Zilien ausgeht, so können an den von hinten nach vorne aufeinander folgenden Ziliengliedern einer morphologischen Längsreihe gleichzeitig viererlei sukzessive Form- bzw. Lageänderungen beobachtet werden (Abb. 3, *b—g*): 1. Die distale Krümmung der Sichel dehnt sich allmählich gegen den proximalen Teil der Zilie aus, so dass die Zilie am Ende der Phase bereits einen fast regelrechten Bogen bildet. 2. Der proximale Zilienteil dreht sich aus der Schrägstellung im Sinne des Uhrzeigers um 90° weiter nach vorne, also in die Richtung des vorderen Körperendes. 3. Inzwischen beginnt sich der anfänglich mit der Körperfläche noch fast parallele proximale Teil allmählich zu erheben, so dass er am Ende der Phase sich zwar

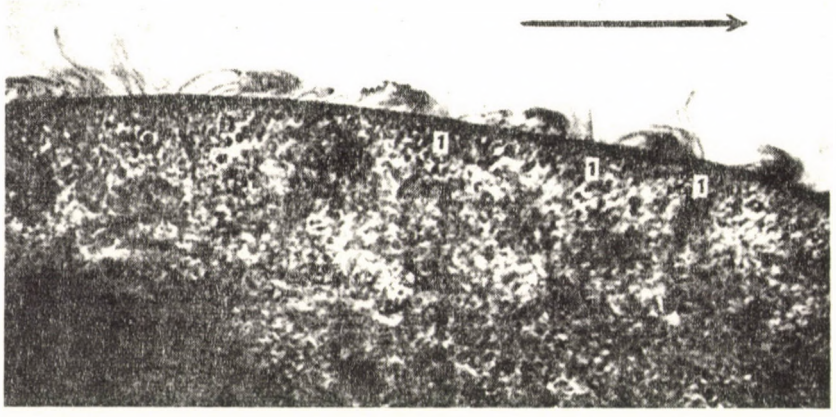


Abb. 4

Optischer Längsschnitt der Körperzilienwellen von der linken Seite des Tieres aus gesehen. 1 = im Schwung des Schlages erstarrte Zilien. → Richtung des vorderen Körperendes. 1100 ×

nach vorne neigt, mit der Körperfläche aber bereits einen Winkel von ungefähr 50—70° einschliesst. 4. Auch die Ebene der gekrümmten Zilie dreht sich allmählich um die die zwei Endpunkte der Zilie verbindende gedachte Sehne herum, gleichfalls um ungefähr 90°, und von oben gesehen in der Richtung des Uhrzeigers.

Als Ergebnis dieser vier, sich gleichzeitig am Körper abspielenden Prozesse blickt die konkave Seite der in ihrer ganzen Länge leicht gebogenen Zilie nach Beendigung des Rückschlags bereits gegen das hintere Ende des Körpers, oder genauer gesagt, gegen den Verlauf der Wellenfronten und etwas aufwärts (Abb. 21a, links); der neue Wirkungsschlag erfolgt aus dieser Ausgangslage.

Die frühesten Stadien des Rückschlages folgen in schnellerem Tempo aufeinander, und deshalb sind sie in den Präparaten bereits weit seltener in den Bewegungsstellungen der Zilien vertreten. Auf Grund dieser Zilien kann man immerhin auch den Anfangsabschnitt der regressiven Phase (also die Dre-

hung der Zilie von der Endlage des wirksamen Schlages bis zur Stellung, wo sie sich seitlich im Wellentale hinlegt) rekonstruieren (Abb. 3, *a* und *b)*. Nach gründlicher Untersuchung von zahlreichen Präparaten konnten in bezug auf diesen, vom Gesichtspunkt des Prinzips der Zilientätigkeit ausserordentlich wichtigen Bewegungsabschnitt folgende Feststellungen gemacht werden:

Die am Ende des Wirkschlages gegen die Körperfläche im Bogen kaudalwärts geneigte Zilie gleitet als Folge eines eigentümlichen, aller Wahrscheinlichkeit nach auf eine Reihe von koordinierten, lokalen Kontraktionen zurück-

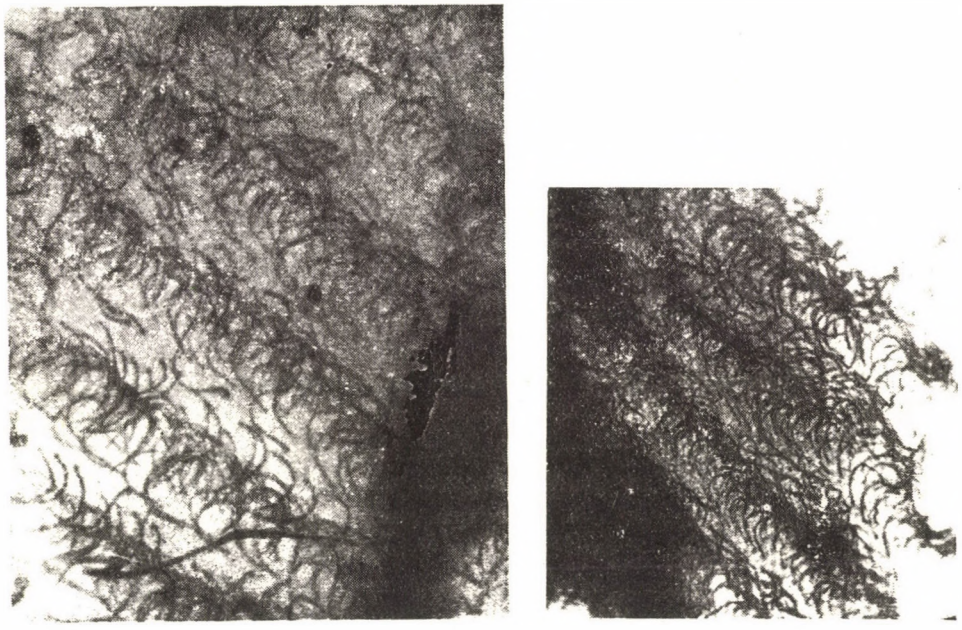


Abb. 5. und 6.
Linksgewundene Zilienwellen von zwei Exemplaren an der rechten und linken Seite des Tieres. 1400 bzw. 940

führbaren Prozesses sozusagen von der Dorsalseite des über den Körper weiterhuschenden Wellenberges ab. Dieser Prozess beginnt damit, dass sich der distale Teil der Zilie seitlich, ungefähr in der Ebene der Körperfläche, und zwar nach links, stark abkrümmt. Die Zilienspitze *biegt sich* infolgedessen gegen das Vorderende des Körpers *zurück*. Der Basalteil der Zilie ist zu diesem Zeitpunkt noch unverändert in die Richtung des Wirkungsschlages (also am Körper nach *hinten*) gebogen. Infolge dieser einseitigen Kontraktion gerät der so zurückbiegende Endabschnitt der Zilie mit dem proximalen Teil in eine nahezu parallele Lage, bzw. bildet in der Seitenansicht mit diesem auf dem mikroskopischen Bild anscheinend eine Schlinge (Abb. 8, *a'* und *a''*). Diese merkwürdige

Erscheinung verdient — wie gezeigt werden wird — auch in Beziehung auf die innere Zilienmechanik eine besondere Beachtung. Danach biegt sich auch der proximale Abschnitt der Zilie zurück, doch nicht in der Schlagebene, sondern ebenfalls nach links kreisend und sich immer mehr auf die Körperfläche neigend; mittlerweile lässt die den Wirkungsschlag der Zilie auslösende Kontraktion nach, der proximale Teil wird gerade, und die Zilie nimmt in ihrer Tieflage, im Wellental, diejenige Sichel- bzw. Bogenform an (Abb. 8, *b)*, welche im allgemeinen den grössten Teil der regressiven Phase kennzeichnet und deren weitere sukzessive Form- und Lageänderungen im vorstehenden bereits besprochen wurden.

Auf Grund der Präparate kann festgestellt werden, dass die distale Rückbiegung der Zilienspitze in den letzten Stadien des Schlages allmählich sanfter wird (Abb. 21, *a*, l^1—l^5), während der letzte Abschnitt der regressiven Phase mit mehr Zilienghedern vertreten ist als der Anfangsabschnitt (Abb. 21, *b)*. Aus diesen Bildern kann auf zwei interessante Eigenschaften der Zilienbewegung gefolgert werden. Einerseits, dass die Winkelgeschwindigkeit der Zilie *selbst innerhalb der Phasen nicht konstant ist*, sondern dass ihre Bewegung gegen das Ende beider Phasen langsamer wird. Da andererseits auch die Dauer des Wirkungsschlages immer kürzer ist als die des Rückschwunges, so kann man daraus schliessen, dass die Geschwindigkeit während einer vollen Bewegungsperiode *allmählich, vom Beginn des Schlages bis zum Ende des Rückschlages abnimmt*, um danach, bei Beginn der nächsten Periode, von neuem *sprunghaft* zuzunehmen. Demgegenüber ist der Übergang vom Wirkungsschlag zum Rückschag bereits *sanfter*: die Zilie beginnt gleichsam mit dem Schwung des Endstadiums des Schlages den Prozess der Zurückziehung.

Es muss hier betont werden, dass es nur nach Untersuchung von zahlreichen Präparaten gelungen war, eine vollständige Bewegungsperiode der Zilien in allen Einzelheiten zu rekonstruieren. Abb. 3 selbst wurde bei Berücksichtigung von mehreren Exemplaren sowie der fixierten Bewegungsformen von Zilien der verschiedensten Körperteile gezeichnet, und stellt skizzenhaft das Schema der Wimperbewegung, den *idealen Ablauf* einer vollständigen Bewegungsperiode dar. In der Wirklichkeit kann sich jedoch der Bewegungsmodus der Zilien je nach der gegebenen Art und Geschwindigkeit der Fortbewegung, und sogar an ein und demselben Tier je nach den Körpergegenden, in einem gewissen Ausmass ändern. Es kann sogar vorkommen, dass wegen der Geschwindigkeit der vollführten Bewegung auch das eine oder das andere Stadium durch die angewandte Methode nicht festgehalten wird. So besteht ein besonders charakteristischer Unterschied zwischen der Schlagweise der Körperzilien einerseits und der Peristomalzilien andererseits.

Die allgemeine Erfahrung lehrt, dass die Bewegung der Zilien in der Peristomalmulde besser koordiniert ist als an den übrigen Körpergegenden (Abb. 9 und 10). Die synchron ausschlagenden Reihen bewegen sich einheit-

licher, geordneter, und gleichzeitig ist auch das Ausmass der Phasenverschiebung hier gleichmässiger als anderswo auf der Körperfläche. Neben dem dichteren Wimperkleid (Doppelzilien!) ist dies mit ein Grund, dass sich die metachronischen Zilienwellen gerade hier am deutlichsten abzeichnen, trotz des Umstandes, dass das Ausmass der seitlichen Abbiegung der regressierenden Zilien hier am kleinsten ist. Zweitens kann auf Grund der Präparate auch festgestellt werden, dass die Zilien der Peristomhöhle immer mit einer verhältnismässig geringerer Geschwindigkeit den Wirkungsschlag ausführen als die Körperzilien. Auch der Übergang zwischen dem Ende der Regression und dem Beginn der neuen Periode ist in der Mulde weniger sprunghaft. Eben deshalb ist es hier in jedem einzelnen Fall besonders schwierig festzustellen, wo sich überhaupt die genaue Grenze zwischen den beiden Phasen befindet. Die Zilienspitze vollführt nämlich gegen das Ende des Rückschlages gleichzeitig zweierlei Bewegungen, u. zw. in entgegengesetzte Richtungen: Infolge des Kreisens des Basalteils im Sinne des Uhrzeigers bewegt sich einerseits auch die Zilienspitze selbst noch gegen das Vorderende des Tieres; anderseits aber, infolge der allmählichen Aufrichtung des Basalteiles, rückt sie gleichzeitig auch schon nach hinten, in die Richtung des Wirkungsschlages. Doch steht es zweifellos fest, dass die Dauer der progressiven Phase in der Mulde verhältnismässig immer länger ist als am Körper, und dass in der Regel nicht ein, sondern mehrere Zilienglieder zu ihr gehören.

Auf dem Körper hingegen variiert die Regressionsart der Zilie gewöhnlich deshalb, weil das Tempo der die Gestalt und die Lage der Zilie in den Endstadien der Regression bestimmenden, erwähnten viererlei Prozesse in Wirklichkeit nicht streng miteinander koordiniert ist. Auf diese Weise erhält man oft Bilder (Abb. 4), auf denen die Endstadien der regressiven Phase durch Zilien vertreten werden, die sich noch tief auf die Körperfläche herabneigen und mit ihrer konkaven Seite nach rechts vorne blicken. Hier finden sich also keine Zwischenstadien zu dem einzigen, sich zum Hinschlag aufrichtenden Zilienglied der nächsten progressiven Phase. Das zum neuen Wirkungsschlag an die Reihe kommende nächste Zilienglied richtet sich wahrscheinlich erst mit dem Hinschlag und mit dem seitlichen Ausbiegen des vorhergehenden Gliedes auf und vollzieht erst dann ihre Einschwenkung in die neue Ausgangslage. Ein andermal erfolgt die Zurückdrehung in die Ebene des Hinschlages bereits mehr oder weniger vor der Beendigung der regressiven Phase, wobei dann im weiteren zur Hauptsache nur noch die allmähliche Aufrichtung des basalen Teils der Zilie vollzogen wird. Auf Grund der sorgfältigsten Prüfung der Ziliatur von Tieren, die während der Ausführung der verschiedensten Arten der Fortbewegung fixiert wurden, ist — trotz der erwähnten und noch anderer möglicher Modifikationen — der allgemeine Eindruck vorhanden, dass sich der Verlauf des Hin- und Herschlages im Wesen immer auf die hier beschriebene Weise und auf Grund von immer gleichen Prinzipien abspielt.

Wenn man die auf Grund der Präparate rekonstruierte Art und Weise der Zilienbewegung untersucht, ist es offensichtlich, dass besonders das für die regressive Phase erhaltene komplizierte Bild *in keiner Weise dem von* L u d w i g *beschriebenen idealen, vom energetischen Standpunkt zweckmässigsten Typus entspricht.* Doch steht es auch fest, dass sich dieser Schlagmodus gleichzeitig in mehreren Eigenschaften von den Beschreibungen und Zeichnungen der älteren Verfasser wesentlich unterscheidet.

In erster Linie wurde hier festgestellt, dass 1. Hinschlag und Rückschlag nicht in derselben Ebene erfolgen, sondern dass sich die Zilie beim Zurückziehen von der Schlagebene *seitlich abbiegt.* 2. Die regressive Phase setzt nicht mit der Zurückbiegung des Basalteils ein, sondern die Krümmung tritt zuerst am *distalen Zilienabschnitt* auf; diese Krümmungswelle breitet sich dann bis zum Ende der regressiven Phase über die volle Länge der Zilie aus. 3. Die sich zurückdrehende Zilie nimmt nach einer Reihe von lokalen Kontraktionen, die auf das Endstadium des Wirkungsschlages folgen, eine charakteristische Sichel- bzw. Bogenform an und *behält diese Gestalt* mehr oder weniger *bis zum Ende der Phase bei.* Sie verhält sich also nicht wie ein schlaffer Faden, sondern bewegt sich fast senkrecht zu ihrer Achse und blickt sogar dauernd mit ihrer konkaven Seite in die Fortbewegungsrichtung. — Es kann also festgestellt werden, dass der Ablauf der regressiven Phase nicht nur von der Beschreibung der bisherigen Verfasser abweicht, sondern dass im vorliegenden Fall auch die theoretisch ideale Form des Rückschlages, die sich an die Körperfläche anschmiegende Form, nicht verwirklicht wurde.

Auf Grund der Präparate kann aber auch festgestellt werden, dass die Schlagamplitude der *Paramecium*-Zilie den theoretisch optimalen Winkel, also zumindest 120° nicht erreicht. Dieser möglichst grosse Ausschlagswinkel ist nach L u d w i g deshalb vorteilhaft, weil so die Zilie am Anfang und am Ende des Schlages nah an die Körperfläche gelangt und so auch beim Rückschlag die günstige, angeschmiegte Lage beibehalten kann. Bei der Analyse der einzelnen Stadien der Zilienbewegung stellte es sich jedoch heraus, dass die Zilie weder im Endstadium des Hinschlages und noch viel weniger in deren Anfangsstadium in eine auch nur annähernd parallele Lage zur Körperfläche gelangt. Die Zilie, die in Bereitstellung mit der Körperfläche einen Winkel von ungefähr 50—70° nach vorne zu einschliesst, schlägt mit einer Amplitude von *höchstens* 90° (die Peristomalzilien sogar noch mit einem kleinerem Schlagwinkel). Ihre tiefste Lage nimmt sie nicht am *Anfang oder am Ende des Wirkungsschlages* ein, sondern im mittleren Abschnitt der regressiven Phase (Abb. 3, *b)*, wo die Achse der stark abgebogenen Zilie zur Schlagebene mehr oder weniger normal steht. Eine Amplitude von 90 oder noch viel weniger Graden (Abb. 2, *c)* wird auch von mehreren Verfassern (Abb. 2, *a, d)* als Abart der vollen, also nahezu 180° betragenden Schlagamplitude beschrieben. Die Zilie schwingt aber in diesem Falle aus einer *senkrecht zur Körperfläche* gelegenen

Ruhestellung aus (und kehrt auch in derselben Ebene wieder zurück), um am Ende des Schlages sich ganz der Körperfläche zu nähern.

Eine dritte Abweichung tritt in bezug auf das Verhältnis zwischen der Dauer des Schlages und des Zurückziehens in Erscheinung. Da bei Gültigkeit des Stokesschen Gesetzes die einzige Voraussetzung einer produktiven Zilienbewegung darin besteht, dass der Widerstand der Zilie beim Vorschlag grösser als beim Rückschlag sei, beträgt das optimale Verhältnis der Dauer der zwei Phasen zueinander im idealen Falle nach Ludwig (am ruhenden Tier) 1 : 1 und am bewegten Tier 1 : 2—3. In der Mulde, die auch in anderer Beziehung besondere Verhältnisse aufweist, steht die Zahl der in Hin- und Herbewegung befindlichen Wimpern tatsächlich in einem ungefähr derartigen Verhältnis zueinander. Überall sonst am Körper gehört aber die überwiegende Mehrheit der die Wellenberge bildenden Zilien in Wirklichkeit noch zur regressiven Phase : entweder sind sie noch in Aufrichtung begriffen oder ist ihre Zurückdrehung in die neue Schlagebene noch nicht erfolgt. Am häufigsten wird der Wirkungsschlag nur durch eine *einzige Zilie* vertreten, die sich entweder im Endstadium der Phase oder in der Hochstellung des Schlages befindet. Das danach in der Richtung des vorderen Körperendes folgende erste Glied hat bereits die progressive Phase durchgemacht und gehört schon zur Phase des Zurückziehens. Zwischen diese zwei festgehaltenen Bewegungsformen fällt also der blitzartig schnell erfolgende Vorgang des aktiven Schlages. Nur ganz selten erhält man Bilder, aus denen auf eine progressive Phase geschlossen werden muss, die durch mehr als ein Zilienglied vertreten ist.

Auf Abb. 7 ist der optische Längsschnitt eines in rechtsgewundener Schraubenbahn (in der Richtung des Pfeiles) vorwärtsschwimmenden Exemplars dargestellt. Auf diesem können zweifellos mehrere Zilien in verschiedenen Bewegungszuständen des wirksamen Schlages (besonders am Bilde links) wahrgenommen werden. Da aber bei rechtsgewundener Bewegung die Zilien nach links hinten (von der Ebene der Abbildung schräg nach rechts aussen) ausschlagen, so stellen die mit l′ und l″ bezeichneten Zilien offensichtlich nur die Glieder der hinter der Bildebene befindlichen, zum Teil gegen den Beschauer zu ausschlagenden morphologischen Zilienreihen dar. Die einzelnen Glieder dieser benachbarten Zilienreihen erreichen nämlich — dem schraubenförmigen Verlauf der metachronischen Zilienwellen entsprechend — dieselben Stadien des Schlages um so später, je weiter sich die Zilienreihe hinter der Bildebene befindet. Die unmittelbar vor dem aktiven Schlag befindlichen, also die Endstadien des Zurückziehens vertretenden nächsten Glieder sind — zumal sie sich ausserdem aus der Schlagebene herausbiegen — auf der Abbildung nicht sichtbar. Dagegen zeichnen sich die distalen Abschnitte der sich seitlich in die Bildebene hineinbiegenden regressierenden Zilien der dahinter befindlichen Reihen ebenfalls scharf ab.

Leicht können auch Bilder, wie Abb. 8, zu Missverständnissen Anlass geben. Auf diesen Bildern wird das Wimperkleid des Körpers nicht von oben, sondern auch etwas von der Seite her gezeigt, so dass man in diesem Falle die sich dem Beschauer (übrigens nur in geringerem Ausmass) zuneigenden und im Bogen gekrümmten Zilien nur in einer Projektion sieht; infolgedessen

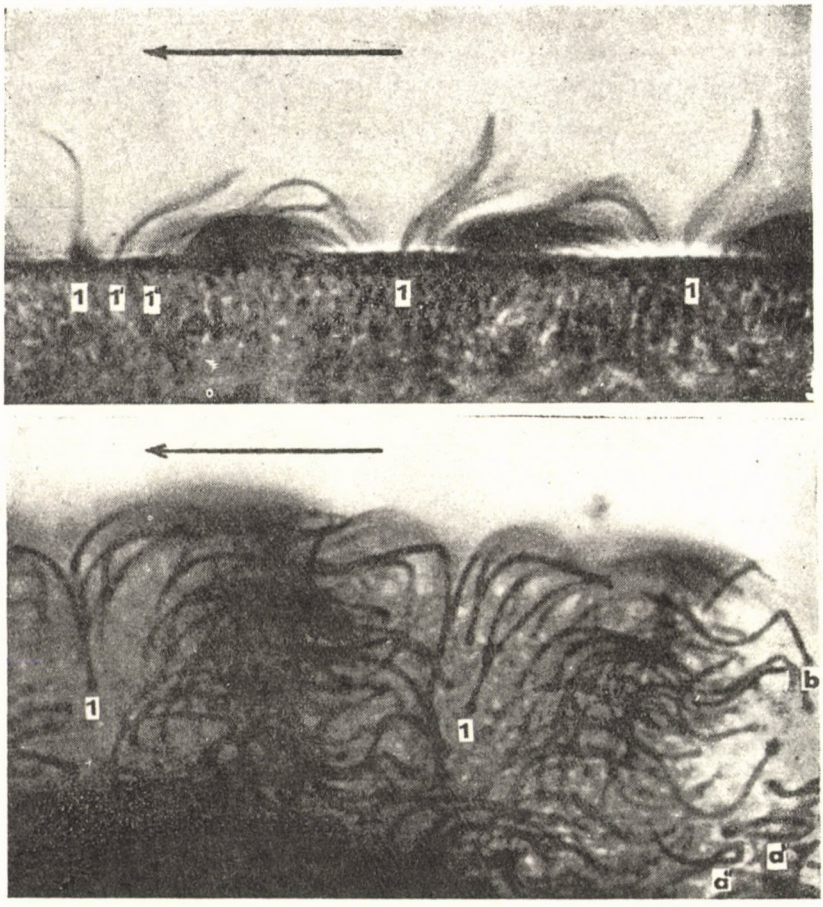


Abb. 7. und 8

Optischer Längsschnitt von Zilienwellen von der rechten Seite des Tieres aus gesehen (Abb. 7) und etwas von oben her. 1 = ausschlagende Zilien, 1' und 1'' = die entsprechenden, doch in einem etwas späteren Stadium des Hinschlages erstarrten Zilien der dahinter befindlichen Wimperreihen. *a'* und *a''* = erstes Stadium der Regression, *b* = zweites Stadium der Regression. → Richtung des vorderen Körperendes. 2000 ×

gelangt man leicht zur Folgerung, dass im Verlaufe einer Zilienreihe sich mehrere aufeinander folgende Zilien in den verschiedenen Stadien des Schlages befinden. Wenn man jedoch das Bild zu analysieren beginnt, erhellt sofort, dass die am stärksten gekrümmten Zilien am Körper auch mehr kaudalwärts anzutreffen

sind (in entgegengesetzter Richtung zum Pfeil). Die in der Richtung des vorderen Körperendes folgenden Zilien stellen hingegen immer ein früheres Stadium des Schlages dar. Nach dem letzten Glied dieser Reihe, dessen Spitze von der Körperoberfläche am meisten absteht und zweifellos den Anfangsabschnitt des Schlages darstellt (auf der Abb. mit 1 bezeichnet), folgen ohne jeden Übergang mit ihrer Länge sich an die Körperfläche anschmiegende und mit ihrer Spitze am Körper nach vorne gerichtete Zilien (siehe die links von dem mit 1 bezeichneten Glied liegenden Zilien am linken Rand des Bildes). Wenn man nunmehr dieses Stadium konsequent vielleicht als den Beginn eines Schlages von grosser (ungefähr 180° ausmachender) Amplitude betrachtet, so müsste man annehmen, dass die die Schlagtätigkeit der Zilien regelnde Erregungswelle am Tier von hinten nach vorne verläuft — was offensichtlich unmöglich ist, da ja die ausschlagenden Zilien sich ausnahmslos kaudalwärts krümmen. Das Zilienkleid war zweifelsohne auch in diesem Fall während einer Vorwärtsbewegung des Tieres erstarrt, richtiger gesagt, während einer drehenden Bewegung um einen fixen Punkt der Körpermitte (siehe den Verlauf der Zilienwellen!) mit der Ventralseite voran. Die Zurückdrehung der Zilien in die Ebene des Hinschlags erfolgte dabei bereits im Anfangsabschnitt der Regression. Infolgedessen ergeben sich für die zweite Hälfte der regressiven Phase ausnahmsweise Bilder, die dem »angeschmiegten Rückschlag« entsprechen.

Auf Grund des Obengesagten ergibt sich daher, dass am Körper die Geschwindigkeit des Wirkungsschlages die des Rückschlages meistens *um ein Mehrfaches übertrifft.* Das durchschnittliche Schlagzeitenverhältnis zwischen der progressiven und regressiven Phase kann hier annähernd auf 1 : 8 geschätzt werden.

In einem gegebenen, konkreten Fall, bei einer Ziliatenart, entspricht also der tatsächliche Mechanismus des Wimperschlages in mehrerlei Hinsicht (in bezug auf die Schwingungsebenen- und Dauerverhältnisse des Hin- und Herschlages, auf die charakteristische Form des Rückschlages, auf die Amplitude des Schlages) nicht ganz dem vom energetischen Standpunkt optimalen Schlagmodus, der sich konstruieren lässt, wenn man die Gültigkeit des Stokesschen Widerstandsgesetzes annimmt. Diese zwangsläufige Feststellung kommt um so eher überraschend, als Ludwig sich auch auf die Beobachtungen und Zeichnungen verschiedener Verfasser (Gray, Metzner, Krijgsman) zur Bekräftigung seines Standpunktes berufen kann (vgl. Ludwig, 1931; Abb. 3). Diese Zeichnungen spiegeln indessen — wie darauf auch Ludwig selbst hinweist — natürlich nur die vom Beobachter gewonnenen Eindrücke wider, ihre Beweiskraft ist also zweifelhaft.

Wenn aber die die tatsächliche Bewegung der Zilien festhaltenden objektiven, fixierten Momentaufnahmen nicht in das auf Grundlage des Stokesschen Gesetzes konstruierte Schema eingefügt werden können, so muss zwangsläufig mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass sich *irgendein Fehler in die*

theoretischen Berechnungen eingeschlichen hat. Dieser Verdacht scheint um so eher eine Berechtigung zu besitzen, als dieser als optimal dahingestellte Mechanismus der Wimperbewegung mit einem ganz auffallend — man kann geradewegs sagen: ganz unwahrscheinlich — geringen Nutzeffekt arbeitet (nach den Berechnungen Ludwigs höchstens mit einem von 1%).

Ludwig war seinerzeit dadurch zu den Eigenschaften der idealen Wimpertätigkeit bestimmenden Angaben gelangt, dass er bei Berücksichtigung des Stokesschen Gesetzes auf Grund von theoretischen Überlegungen die hydrodynamischen Bedingungen der zweckmässigsten Schlagform nur *einer einzigen Zilie* berechnet und sodann die so erhaltenen Daten mit Hilfe von Modellversuchen kontrolliert hatte, u. zw. wiederum an nur *einer einzigen* Zilie. Wahrscheinlich lag es gerade an diesem Verfahren, dass die *für die Bewegung einer einzigen Zilie* zweifellos genauen Resultate seiner Berechnungen und Versuche mit den bei Anwendung des Schnellfixierungsverfahrens erhaltenen mikroskopischen Bildern nicht im Einklang stehen.

Ludwig hatte anscheinend einen einzigen, aber wesentlichen Umstand nicht genügend in Betracht gezogen, dass nämlich *die in einem engen Verbande schlagende Zilie unter anderen physikalischen Bedingungen arbeiten kann als dieselbe Zilie, wenn sie allein ihre Bewegungen ausführt.*

Der Vorteil und die Berechtigung dieser auf das ganze Wimperkleid als solches Bezug habenden Betrachtungsweise liegen jedoch sofort auf der Hand, wenn man sich die erwähnten Widersprüche von diesem Standpunkt aus gesehen nochmals kurz der Reihe nach vor Augen führt.

Es liesse sich kaum eine Erklärung dafür finden, warum eine alleinstehende Zilie in der regressiven Phase die Schlagebene verlässt. Im Verbande hingegen ist diese phasenweise verschiedene Bewegungsbahn — worauf schon Gelei hingewiesen hatte — die einfachste Lösung der Anforderung, dass die in die Bereitstellung zurückkehrenden Zilien die soeben Hinschlagenden nicht in ihrer Bewegung behindern. Dieselbe seitliche Abbiegung kann aber, wenn man die Tätigkeit der Gesamtheit der Zilien in Betracht zieht, auch hinsichtlich der Widerstandsverminderung eine gewisse Bedeutung haben, wenn auch nicht ganz in dem von Gelei angegebenen Sinne. Auf eine einzige Zilie bezogen muss auch hier die prinzipielle Richtigkeit der Beweisführung Ludwigs anerkannt werden: vom Gesichtspunkt der nützlichen Kraftleistung einer alleinstehenden Zilie ist es vollkommen gleichgültig, ob diese in der Schlagebene oder in einer davon abweichenden Bahn in ihre Ausgangslage zurückkehrt. Offensichtlich wird sich aber die Lage im Verband eines koordiniert tätigen Zilienkleides verändern. Aus der einleuchtenden Tatsache, dass nämlich die lineare Geschwindigkeit der Zilienspitze weit grösser ist als diejenige des Basalteils, folgt, dass in der Nähe der Körperoberfläche die Geschwindigkeit der durch die Wellenkämme erregten Wasserströmung kleiner sein wird als in einem Abstand einer ganzen Zilienlänge vom Körper. Die sich

im Wellental seitlich abbiegende und am Körper vorwärtsdrehende Zilie wird also wahrscheinlich dort auf einen kleineren Widerstand treffen, als wenn sie sich auf einer senkrecht zur Körperfläche liegenden Bahn zurückzöge.

Bei Vernachlässigung einer der idealen Zilientätigkeit entsprechenden, also womöglich weiten Schlagamplitude sind wahrscheinlich ähnliche Faktoren massgebend. Jedenfalls steht fest, dass der von Ludwig angenommene Vorteil des einen grossen Schlagwinkel aufweisenden Wimperschlages (vgl. S. 195.) im hier besprochenen Falle schon deshalb nicht zur Geltung gelangen

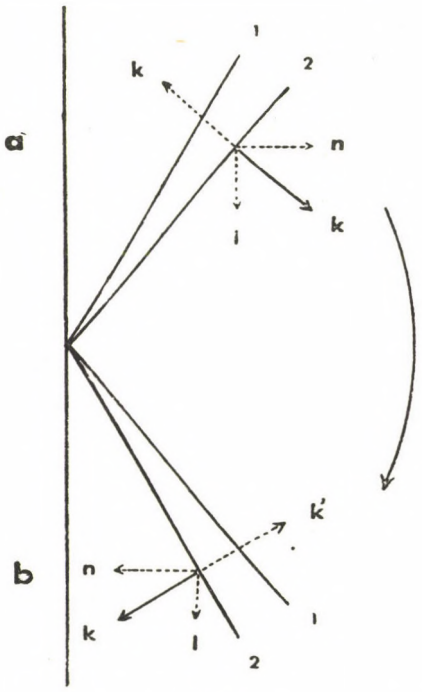


Abb. 9

Schematische Darstellung eines weitwinkligen Wirkungsschlages im Anfang *a* und Endstadium *b*. *k*=Richtung der von der Zilie ausgeübten Kraft, *l* und *n*=die Richtung der mit der Körperfläche parallelen bzw. senkrecht zu ihr verlaufenden Nebenkomponenten (K h a w k i n e, 1888, etwas abgeändert)

kann, weil die Regression der Zilie nicht dem idealen Schema gemäss erfolgt. Gleicherweise ist es leicht verständlich, dass in der Nähe einer Zilie, die mit einer Amplitude von 180° oder sogar nur 120° ausschlägt und mit seitlicher Abbiegung in die Ausgangslage zurückkehrt, die wirksame Tätigkeit von weit mehr Zilien behindert würde als im Falle eines Schwingungswinkels von 90°— ganz abgesehen davon, dass in einem solchen Falle auch die Zahl der eben ausschlagenden, also die eigentliche lokomotorische Kraftleistung ausübenden Zilien auf ungefähr die Hälfte sinken würde. Dagegen besitzt die verwirklichte,

also in enge Grenzen gezwängte Schwingungsbahn vom hydrodynamischen Gesichtspunkt auch ihren eigenen Vorteil.

Wie bereits von Engelman und Khawkine im Jahre 1880 bzw. 1888 aufgezeigt, wirkt sich die Kraft, die am Anfang und am Ende des aktiven Schlages der mit einer weiten, ungefähr 180°-igen Amplitude ausschlagenden Zilie entfaltet wird (*k* in Abb. 9), in die Richtung von Nebenkomponenten aus, die vom Gesichtspunkt der Fortbewegung keinen Vorteil bedeuten (Abb. 11). Es ist leicht verständlich, dass die senkrecht zur Körperfläche wirkende Komponente (*n*) sich zwar am Anfang und am Ende des Schlages erhöht, aber nur durch den auf die Zellwand ausgeübten Druck bzw. durch Zugwirkung — auf der Gegenseite des Tieres — in Erscheinung tritt. Diese Kraftkomponenten der auf der entgegengesetzten Körperseite spiegelbildlich schlagenden Zilien gleichen einander aus, so dass die zur Bewegung der Zilie aufgewandte Energie als Vortrieb zum grössten Teil verloren geht. Dadurch aber, dass die Zilie in Wirklichkeit auch am Anfang und am Ende des Schlages nur in einem verhältnismässig kleinen Winkel von der senkrechten Lage zur Körperfläche abweicht, werden beide mit einem überflüssigen Energieaufwand verbundenen Schlagabschnitte ausgeschaltet, wodurch dann der lokomotorische Gesamteffekt des Wimperkleides im Endergebnis gewaltig erhöht wird.

Wie wenig man übrigens auf die Gesetzmässigkeiten und die Nutzleistung der tatsächlichen Zilienbewegung auf Grund der Angaben schliessen darf, die auf Grund einer einzigen, aus ihrem natürlichen Verband herausgerissenen Zilie berechnet wurden, das beweist in erster Linie das eigentümliche Verhalten der in der Peristomhöhle tätigen Doppelzilien. Bisher hatte man angenommen, dass diese Zilienpaare genau so wirken, als ob sie eine einzige Zilie von grösserer Oberfläche wären. Die mit dem Schnellfixierungsverfahren erhaltenen Präparate erbrachten aber den Beweis, dass dies nur für die progressive Phase Geltung hat. Beim Zurückziehen *trennen sich* nämlich die einzelnen Glieder der Zilienpaare, und die die Form eines »V« bildenden Zilienglieder bewegen sich eine Zeitlang *eines hinter dem anderen*, sich stufenweise aufrichtend, um dann so in die neue Schlagebene einzuschwenken (Abb. 9 und in Abb. 10 hauptsächlich die zu der mit *b* bezeichneten Zilienreihe gehörenden Zilien). Diese *phasenweise wechselnde*, bald synchronische, bald metachronische Bewegungsweise der Doppelzilien kann offensichtlich als eine physiologische Anpassung aufgefasst werden, die beim Wirkungsschlag auf eine Erhöhung des Widerstandes und beim Rückschlag auf dessen Verminderung abzielt. Gleichzeitig erbringt der Fall der Doppelzilien auch den überzeugenden Beweis, dass die lokomotorische Gesamtleistung der Ziliatur im Endergebnis grösser sein kann als die Summe der für jede Zilie gesondert berechneten Leistung.

Diese Feststellung bezieht sich aber gewissermassen auch auf die Tätigkeit sämtlicher Körperzilien. Denn in der progressiven Phase schlägt eine zur Fortbewegungsrichtung des Körpers quer liegende *Reihe von nebeneinander*

befindlichen Zilien einheitlich aus, gleichsam als ein Wellenkamm von grosser Fläche: beim Zurückziehen kehren dagegen die sukzessiv *hintereinander* folgenden Glieder der längsgerichteten morphologischen Zilienreihen in tiefgebogenem Zustand in die Ausgangslage zurück. Die Annahme von Hoffmann (vgl. Ludwig, 1931, S. 472) ist daher überaus einleuchtend, dass auch die sich im Verband, sozusagen im Schatten der vorhergehenden zurückdrehende Körperzilie einen kleineren Widerstand zu überwinden hat, als wenn sie sich

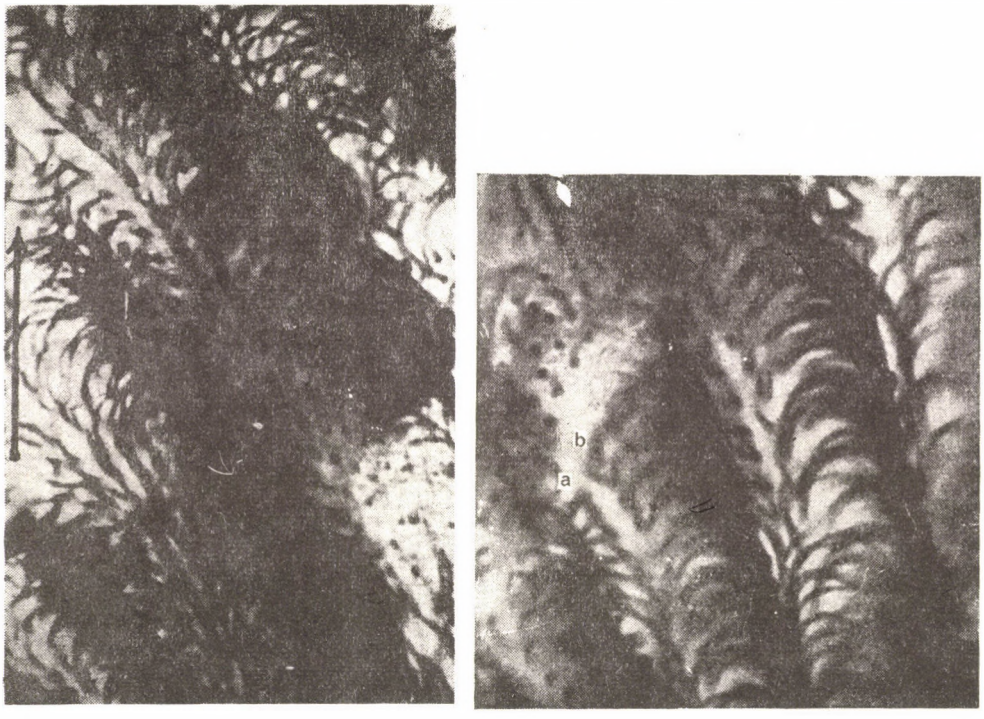


Abb. 10. und 11
Zilienwellen in der Peristommulde von zwei Exemplaren. *a* und *b* = die ersten Stadien der Regression. → Richtung des vorderen Körperendes. 1800 ×

allein bewegte. Mit anderen Worten, spielen im Verband eines koordiniert tätigen Zilienkleides wahrscheinlich auch die phasenweise variierende Gruppierung bzw. das phasenweise genau regulierte Zusammenwirken der benachbarten Zilien bei der Auslösung der produktiven Gesamtleistung eine bedeutende Rolle.

Diese Folgerung dürfte um so eher Wahrscheinlichkeit besitzen, als der sich phasenweise ändernden Bewegungsform der einzelnen Zilien wohl keine grössere Bedeutung für den durch das Wimperkleid ausgelösten Impuls zukommt. Die Gestalt der im Wellental in Querlage regressierenden Zilien ist nämlich

vom Gesichtspunkt einer Verringerung des schädlichen Rücktriebes kaum als optimal anzusprechen. Wie gezeigt wurde, scheint in dieser Beziehung nur die seitliche Abbiegung als solche eine grössere Rolle zu spielen. Doch auch dieser Faktor kann sich nur *im Verbande des gesamten Wimperkleides* auswirken, und zwar als Folge davon, dass die sich an die Körperfläche anschmiegende Zilie wahrscheinlich in geringerem Ausmass gegen die durch die ausschlagenden Zilien erregte entgegengerichtete Wasserströmung anzukämpfen hat.

Es besteht kein Zweifel, dass von den zwei Phasen des Zilienschlages — vom Gesichtspunkt der intraplasmatischen Vorgänge — die regressive den verwickelteren Vorgang darstellt, so dass man zusammen mit Ludwig annehmen kann, dass der Rückschlag schon deshalb zwangsläufig eine etwas längere Zeit beansprucht als der Wirkungsschlag. Der zwischen der progressiven und regressiven Phase zu beobachtende auffallend grosse Unterschied in bezug auf ihre Dauer lässt aber — selbst wenn man diese Möglichkeit in Rechnung stellt — den Eindruck aufkommen, dass der phasenweise voneinander abweichenden Bewegungsgeschwindigkeit vom Gesichtspunkt der produktiven Leistung der Zilientätigkeit nicht eine gewisse Bedeutung abzusprechen ist.

Das Stokes sche Gesetz kann bekanntlich (s. Ludwig, 1931) nur auf die Bewegung von sehr kleinen Objekten, auf ausserordentlich langsame Bewegungen oder auf Bewegungen in überaus zähen Flüssigkeiten angewandt werden. Die Dimensionen der Zilie entsprechen zweifelsohne den Voraussetzungen des Gesetzes. Ludwig hatte auf Grund von genauen Berechnungen sogar überzeugend nachzuweisen vermocht, dass das Gesetz auch auf die grösste, während der Zilienbewegung auftretende Geschwindigkeit, also auf diejenige der Wimperspitze beim Ausschlag, unverändert Gültigkeit hat.

Da aber von den zur Berechnung der auftretenden Höchstgeschwindigkeit notwendigen Werten die Bewegungsamplitude, wie gezeigt wurde, nicht 120°, sondern in Wirklichkeit nur 90° beträgt, wurde die lineare Geschwindigkeit der Spitze der ausschlagenden Zilie von neuem berechnet. Als Grund hierfür kam noch hinzu, dass die bisher nur durch eine annähernde Schätzung festgestellte Dauer der progressiven Phase nunmehr mit Hilfe des Schnellfixierungsverfahrens mit realeren Werten ausgedrückt werden konnte. Aus der Zahl der auf der Körperfläche gleichzeitig erscheinenden Zilienwellen kann nämlich die absolute Dauer einer ganzen Bewegungsperiode der Wimpern genau festgestellt werden, vorausgesetzt, dass die Zeit bekannt ist, die eine metachronische Welle zur Zurücklegung einer der Körperlänge entsprechenden Strecke braucht. Unter gewissen günstigen optischen Bedingungen ist bereits die Möglichkeit gegeben, diesen Zeitabschnitt durch Messung zu ermitteln. Im Falle des sich bewegenden *Paramecium* wurde beobachtet, dass eine Zilienwelle in ungefähr einer halben Sekunde über das Tier hinweghuscht. Da laut den erhaltenen Präparaten der Körper eines Tieres im allgemeinen gleichzeitig von 9—16 Wellenkämmen bedeckt ist, so vollführt

jedes einzelne Glied einer Längsreihe durchschnittlich 12mal in einer halben Sekunde einen Schlag. Demgemäss beträgt der Zeitabschnitt zwischen zwei aufeinander folgenden Hinschlägen, der gleichzeitig auch die Dauer einer vollständigen Bewegungsperiode darstellt, 1/24 Sekunde. Aus dem für die Dauer des Hin- und Herschlages der Körperzilien festgestellten Verhältnis von 1 : 8 ergibt sich nun, dass die absolute Dauer der progressiven Phase im Durchschnitt 1/216 Sek., und die der regressiven 1/27 Sek. beträgt.

Wenn nun bei Berücksichtigung dieser Schlagdauer die lineare Geschwindigkeit der Zilienspitze ausgerechnet wird, so erhält man trotz der geringeren Amplitude schliesslich 0,47cm/Sek., also einen etwas grösseren Wert als den von L u d w i g ermittelten (0,38 cm/Sek.).

Dieser für die bei der Zilienbewegung auftretende Höchstgeschwindigkeit erhaltene grössere Wert ist offensichtlich an und für sich noch nicht geeignet, Zweifel an der Gültigkeit des S t o k e s schen Gesetzes für den hier behandelten Fall aufkommen zu lassen. Doch lässt sich auch hier mit Recht die Frage stellen, ob bei der Berechnung des Wertes der R e y n o l d schen Zahl — deren Grösse letzten Endes darüber entscheidet, welches Widerstandsgesetz für die Zilienbewegung gültig ist — richtig vorgegangen wird, wenn man in betreff auf die lineare Ausdehnung und Geschwindigkeit des im Wasser sich bewegenden Körpers nur die auf *eine einzige Zilie* bezüglichen Angaben in die Gleichung einsetzt. Wenn man nämlich die kaum mehr als 1 μ betragenden Abstände zwischen den einzelnen Wimpern in Betracht zieht, so würde es sich jedenfalls lohnen zu untersuchen, ob die Wellenkämme nicht bis zu einem gewissen Grade als *einheitliche, sich lamellenartig ausbreitende Membrane* aufgefasst werden können, die also im Falle des *Paramecium* in einer Höhe von etwa 15 μ und in einer Ausdehnung von 300—500 μ in mehrfacher Schraubenwindung auf der Körperfläche dahinhuschen. Durch entsprechende Modellversuche könnte zweifellos entschieden werden, ob diese Annahme zutrifft, und wenn ja, dann in welchem Ausmasse. Dadurch könnte also die Frage bereinigt werden, ob der sich für die lineare Ausdehnung des sich bewegenden Körpers so ergebende grössere und für die Schlagdauer erhaltene kleinere Wert sowie die Berücksichtigung auch der eigenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellenkämme zusammen genügen, um die Zilienbewegung mindestens in das noch wenig erforschte Übergangsgebiet zwischen den Gültigkeitsbereichen der beiden Widerstandsgesetze zu verschieben.

Die Veränderung der Zilienbewegung infolge der Veränderung der Umweltfaktoren

Mit der weiteren Vervollkommnung der Technik des Schnellfixierungsverfahrens kann den Anzeichen nach damit gerechnet werden, dass dieses heute noch sozusagen vollkommen unerforschte, wegen seiner allgemeinen biologischen

Beziehungen jedoch besonders interessante Gebiet die Grundlage erfolgreicher Untersuchungen bieten wird. Die Versuche sind in dieser Beziehung noch im Gange, so dass die im nachfolgenden mitgeteilten Beobachtungen natürlich noch zum Teil einer weiteren Überprüfung bzw. Ergänzung bedürfen.

Wie bekannt, hält das *Paramecium* bei konstanten äusseren (physikalischen, chemischen) und inneren Bedingungen eine bestimmte Bahnform ein, — die Richtung und der Rhythmus des aktiven Schlages jeder Zilie bleibt unverändert. Im Augenblick der Veränderung eines oder mehrerer der Aussenfaktoren verändert sich jedoch sofort auch die Bewegungsweise des Tieres ; es beginnt eine neue Bewegungsbahn, die solange eingehalten wird, bis sich die Faktoren wiederum verändern.

Nach den durchgeführten Lebenduntersuchungen tritt die als Folge von Reizwirkungen zustande gekommene Veränderung der Bewegungsbahn in erster Linie als Veränderung der *Bewegungsgeschwindigkeit* des Tierchens in Erscheinung. Die Reaktion kann entweder in einer Beschleunigung oder einer Verlangsamung bis zum Stillstand der Zilienbewegung, oder aber in einer Bewegung vorher ruhender Zilien bestehen.

Wenn man die Versuchstiere vor der Fixierung einer schwachen Wärmewirkung aussetzt, was bei den Tieren eine lebhaftere Bewegung hervorruft, so erhält man in den Präparaten häufig Exemplare, an denen sich die Zahl der Wimperwellen vermehrt hat, u. zw. bis zu 18 Wellen pro Tier (Abb. 12). Es ist also wahrscheinlich, dass zwischen der grösseren Bewegungsgeschwindigkeit und dem dichteren Wellenmuster ein Zusammenhang besteht. Bei der Analyse der in ihrem Bewegungszustand festgehaltenen Zilien stellt es sich dann heraus, dass die Zahl der in der regressiven Phase befindlichen Zilienglieder abgenommen hat. Das Schnellfixierungsverfahren ist, wie gezeigt wurde, nicht mehr imstande, innerhalb einer Zilienreihe die einzelnen Zwischenstadien des sich am Körper in etwa 1/200 Sek. abspielenden aktiven Schlages zu stabilisieren. Aus diesem Grunde war es denn auch nicht möglich, bei Beschleunigung der Fortbewegung eventuell auftretende Veränderung der Dauer der progressiven Phase an den Präparaten zu registrieren.

Bei vorhergehender Behandlung der Tiere mit Narkotika wie auch bei absterbenden Individuen nimmt jedoch den Anzeichen nach die Entfernung zwischen den einzelnen Wellen an den Tieren zu, und der Vorgang der Regression verteilt sich auf weit mehr Zilienglieder, so dass an einem Exemplar oft lediglich 6—8 Wellenkämme gezählt werden können (Abb. 13). In diesem Falle lässt sich bereits feststellen, dass der Wirkungsschlag auch jetzt unverändert meistens nur durch ein einziges Zilienglied vertreten wird, d. h. dass sich die Dauer der progressiven Phase nicht verlängert hat. Es kann also auch angenommen werden, dass die Dauer des Wirkungsschlages auch mit der Beschleunigung der Fortbewegung nicht kürzer wird. Sollte sich diese Annahme als endgültig richtig erweisen, so würde dies mit anderen Worten bedeuten, *dass der*

Wirkungsschlag unabhängig von der Fortbewegungsgeschwindigkeit immer mit der gleichen maximalen Geschwindigkeit erfolgt. Die Verlangsamung oder Beschleunigung der Fortbewegung wird demnach mittelbar wahrscheinlich einzig und allein durch die Verlängerung der Dauer der regressiven Phase hervorgerufen, u. zw. so, dass z. B. am sich schnell bewegenden Tier die metachronischen Wellenkämme dichter nacheinander über den Körper ziehen, d. h. dass die Schläge in schnellerem Rhytmus aufeinander folgen. Infolgedessen nimmt die Zahl der hinschlagenden Zilien am Körper in einem gegebenen Augenblick und damit auch die lokomotorische Gesamtleistung des Wimperkleides gewaltig



Abb. 12., 13. und 14

Exemplare mit engen und weiten Wellenmustern aus Untersuchungsmaterial, das vor der Fixierung der Wirkung von Wärme bzw. von Narkotika ausgesetzt war. Abb. 14 zeigt das Wimperkleid eines während des »Zurückprallens« (?) fixierten Exemplars. 240 ×, 450 ×, 320 ×

zu. Wenn man nun die allgemeinen physiologischen Beziehungen dieser Frage in Betracht zieht, so ist es bei besonderer Berücksichtigung von Erscheinungen, die an gewisse Gesetzmässigkeiten der Muskeltätigkeit erinnern (»Alles-oder-Nichts-Gesetz«), jedenfalls wünschenswert, das Prinzip der Veränderung der Wimpertätigkeit an sich rascher oder langsamer als normal bewegenden Tieren in allen Einzelheiten zu erforschen.

Für die Verkürzung der regressiven Phase gibt es natürlich eine gewisse Grenze, über die hinaus, mindestens im Rahmen der metachronischen Zilientätigkeit, keine derartige Beschleunigung der Bewegungsgeschwindigkeit mehr erfolgen kann. Es gibt aber, wie es scheint, noch eine andere Möglichkeit zur Erhöhung der Bewegungsgeschwindigkeit, wenn auch nur für kürzere Strecken.

An energisch wirkenden Reizen ausgesetzten Tieren kann man häufig beobachten, dass ihr übrigens auch sonst schneller gewordenes Schwimmen zeitweise durch blitzschnelle, kurze, sprungartige Bewegungen in verschiedene Richtungen unterbrochen wird. Auf Grund mancher Präparate kann man eventuell folgern, dass in diesem Falle die metachronisch koordinierte Tätigkeit der Ziliatur vorübergehend aufhört und dass anstatt dessen sämtliche Zilien einen einzigen kräftigen Hinschlag ausführen. Solche am ganzen Körper dem Anschein nach synchron nach vorne schlagende Zilien sind auf Abb. 14 festgehalten. Bei dieser

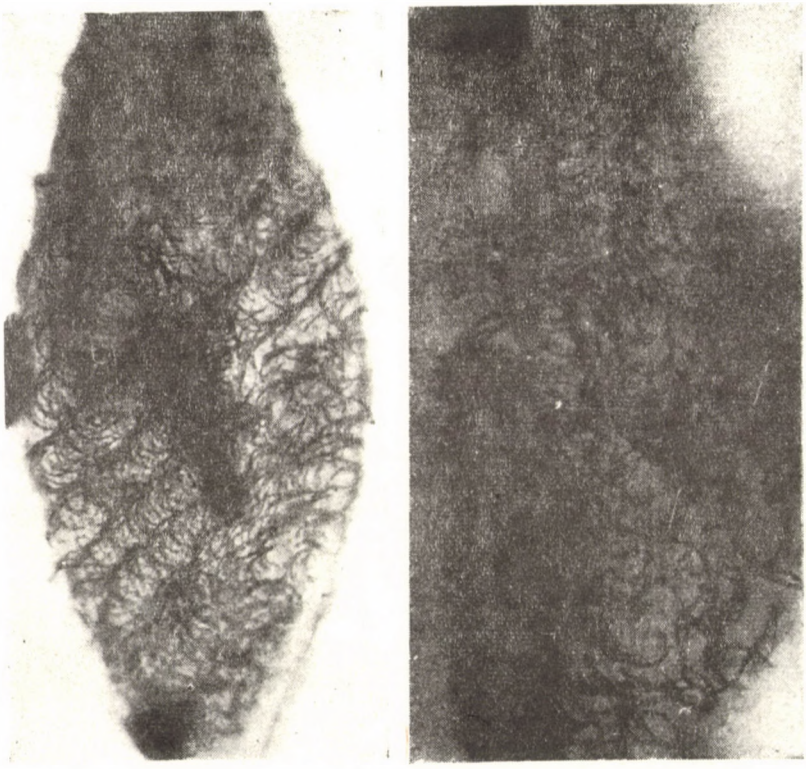


Abb. 15. und 16

Zilienwellenmuster von Tieren, die während normaler (linksgewundener) Schraubenbewegung und während Rotation nach links fixiert wurden. 450 ×

Folgerung scheint aber mit Rücksicht auf einen eigentümlichen Umstand vorläufig eine gewisse Vorsicht am Platze zu sein ; es stellte sich nämlich heraus, dass an den bisher gefundenen Exemplaren die im selben Bewegungsstadium erstarrten Zilien *ausnahmslos nach links vorne* geneigt sind. Da man aber bei der Beobachtung von lebenden Tieren nicht nur dieser Schlagrichtung entsprechende, also »Rückwärtsprallungen« antrifft, sondern auch kurze, sprungartige Bewegungen der Tiere nach vorne, so ist es leicht möglich, dass man

es in diesem Fall nicht mit einem synchronen Schlag des Wimperkleides zu tun hat, sondern mit einer ganz anders gearteten Erscheinung. Es ist nämlich in Betracht zu ziehen, dass die Neigungsrichtung der Zilien — wie gezeigt werden wird — gleichzeitig auch der Lage entspricht, aus der im Falle von normaler (linksgewundener) Bewegung der Wirkungsschlag erfolgt. Man kann also auch an die Möglichkeit denken, dass die fraglichen mikroskopischen Bilder das Zilienkleid von Exemplaren festgehalten haben, an denen die Bewegung der Wimpern — eventuell vor einer Umschaltung in eine andere Bewegungsform — im Endstadium der Regression bzw. in Bereitstellung eines neuen Schlages für kurze Zeit stillgestanden war.

Als Folge verschiedener Reizwirkungen verändert sich andererseits — bei gleichzeitiger Veränderung der Geschwindigkeit oder unabhängig davon — der *Drehungssinn der Schraubenbahn* des Tieres, wobei dann die verschiedensten Abarten der Schwimmformen zustande kommen.

Bei der Untersuchung der Bewegungsformen der einzelnen Zilien stellt es sich nun heraus, dass das Prinzip der Wimpermechanik auch an den die verschiedensten Bewegungstypen darstellenden Exemplaren gleich ist: ein kurzer rascher, wirksamer Schlag, dann aus der Schlagebene seitlich abgebogen — ein langsames Zurückkehren in die Bereitstellung. Nur die Richtung des Hinschlages ändert sich, und zwar bleibt sie immer senkrecht zum jeweiligen Verlauf der Wellenkämme.

Bei normaler Fortbewegung schwimmt das Tier — bei nach rechts gewundenen Wellenkämmen — auf einer linksgewundenen Bahn vorwärts. Die Zilien schlagen in diesem Falle nach rechts hinten (Abb. 15 und auf Abb. 20 die Richtung *a)*.

Bei der gleichfalls nach vorwärts gerichteten, doch rechtsgewundenen Bewegung gleicht der Verlauf der Wellenkämme einer linksgewundenen Spirale (Abb. 1), während der Schlag der Zilien nach links hinten zu erfolgt (Richtung *b)*.

Bei Rotation nach links verlaufen die Zilienwellen parallel zur Längsachse des Körpers (Abb. 16), wobei die Zilien seitlich, nach rechts hinschlagen (*c*).

Der translatorischen Gleitbewegung entsprechen quer verlaufende Wellenkämme (Abb. 17) und rein nach hinten hinschlagende Zilien (*d*).

Bei der Rückwärtsbewegung schwimmt das Tier, während es sich gleichzeitig rasch um seine Längsachse dreht, auf rechtsgewundener Schraubenbahn nach rückwärts. Die Wimperwellen sind in diesem Falle steil nach links gewunden (Abb. 18) und die Zilien schlagen nach rechts vorne hin (*e*). In dieselbe Richtung schlagen auch die aus dem Peristom gelegentlich nach aussen schlagenden Zilien (Abb. 19).

In letzter Zeit ist es gelungen, — wenngleich nur an einigen wenigen Exemplaren — auch das lange vergebens gesuchte und an lebenden Tieren schon von L u d w i g (1929) beobachtete, der reinen Rotation nach rechts

entsprechende Wellenmuster, also die Schlagrichtung gemäss *f* in den Präparaten anzutreffen. Wenn also die auf Abb. 14 sichtbare eindeutige Neigungsrichtung der Zilien sich dennoch in einer jeden Zweifel ausschliessenden Weise als Endstadium der progressiven Phase erweisen sollte, so wäre in diesem synchronen Schlag der Körperzilien auch die Schlagrichtung *g* der Abb. 20 realisiert ; dies ist die Schlagrichtung, die im Falle einer metachronischen Wimperbewegung der Rückwärtsbewegung der Tiere im Sinne einer Linksschraube

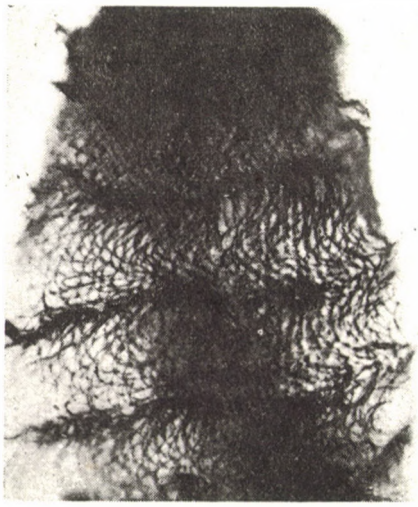




Abb. 17. und 18

Zilienwellen von translatorische (gleitende) Bewegung vollführenden und sich auf einer rechtsgewundenen Bahn nach rückwärts bewegenden Tieren. → Richtung des vorderen Körperendes. 450 × bzw. 900 ×

entsprechen würde. Eine solche Bewegungsform wurde bisher nur von Alverdes (1922) an konjugierenden Pärchen beschrieben, seine Beobachtungen wurden aber seither noch von keinem einzigen Verfasser bestätigt.

Im Endergebnis ist es also nur die rein nach vorne orientierte Schlagrichtung, in die den Anzeichen nach die *Paramecium*-Zilien nicht schlagen können. Die dieser Schlagrichtung entsprechende Bewegungsform, also die reine translatorische Bewegung nach hinten konnte noch tatsächlich von niemandem an diesen Tierchen festgestellt werden.

Auf Abb. 20 bedeuten die mit *a*—*e* bezeichneten Pfeile lediglich die häufigsten Schlagrichtungen. Im Einklang mit den Ergebnissen der Lebenduntersuchungen können an den Präparaten neben diesen Hauptrichtungen natürlich alle möglichen dazwischen liegenden Schlagrichtungen angetroffen

werden. Es ist beabsichtigt, die übrigen Bewegungsformen des *Paramecium*, sowie die verschiedenen Abarten der im obigen kurz behandelten Grundformen ausführlich in einer anderen Abhandlung zu beschreiben, wobei natürlich in erster Linie gleichfalls die mit dem Schnellfixierungsverfahren erhaltenen Präparate die Grundlage der Untersuchungen bilden sollen.

In Verbindung mit den hier besprochenen Modifikationen der Reizbewegungen soll auf eine ausserordentlich interessante Eigenschaft des Bewegungsmechanismus der einzelnen Zilien hingewiesen werden : die Seite, nach der die Zilie während der regressiven Phase von der Schlagebene ausbiegt, bleibt auf die Schlagrichtung bezogen immer unverändert. In was für Richtung auch immer der Hinschlag erfolgt, so kehrt *die Zilie immer in einem Bogen nach rechts*, also auf einer dem Gange des Uhrzeigers entsprechenden Bahn, in die Bereitstellung zurück. Um zu bewirken, dass z. B. ein in linksgewundener Schraubenbahn sich normal fortbewegendes Tier auf einen gewissen Reiz hin seine Drehrichtung nach rechts abändere, bedarf es bloss dessen, dass die nach rechts hinten hinschlagende Zilie (Abb. 20, Richtung *a)* bei der Zurückziehung nicht in der entgegengesetzten, also um 180° verdrehten Lage stehen bleibt (*g*), sondern dass nach einer Drehung von weiteren 90° der neue Wirkungsschlag aus dieser Lage (*e*) heraus erfolgt. Ähnlicherweise braucht beim Übergang von normaler Vorwärts- zur Rückwärtsbewegung die sich zurückziehende Zilie anstatt einen 180°-igen nur einen 90°-igen Bogen zu beschreiben (vgl. L u d w i g, 1929), um in die Bereitstellung für die neue Schlagrichtung (*e*) zu gelangen.

Die Zilienbewegung als modifizierte Form der Geisselbewegung

In Verbindung mit dem unter konstanten und modifizierten Umweltbedingungen verwirklichten charakteristischen Mechanismus der Wimperbewegung stellt sich schliesslich noch die Frage, ob nämlich nicht ein engerer Zusammenhang zwischen den verschiedenen Modifikationen der Zilienbewegung einerseits und der Geisselbewegung andererseits besteht. Das Aufwerfen dieser Frage scheint um so berechtigter zu sein, als sich die Geissel und die Zilie auch nach den neuesten elektronenmikroskopischen Untersuchungen (s. Seite 217.) nur durch ihre Abmessungen voneinander unterscheiden, während ihre feinere Struktur im Wesen identisch ist. Andererseits bestätigen aber auch die neueren, so vor allem die mit dem Namen von C h a t t o n verknüpften Untersuchungen immer mehr die alte Annahme, dass zwischen den schwingenden Organellen der *Ziliaten* und *Flagellaten* eine auch in genetischer Beziehung ausserordentlich enge Verbindung besteht. So ist denn die Auffassung von D o g e l j (1951) jedenfalls berechtigt, der die Zilienbewegung selbst nur als eine modifizierte Form der Geisselbe-

wegung betrachtet. Diese Folgerung würde wohl zweifelsohne stark durch Beobachtungen erhärtet werden, aus denen hervorginge, dass die Einzelheiten der Zilienbewegung nicht ausschliesslich durch funktionelle, sondern teils durch historische, eventuell auf die Tätigkeit der Flagellatengeissel hinweisende Faktoren bestimmt werden.

Ohne, dass hier auf diese interessante Frage ausführlich eingegangen werden soll, sei in diesem Zusammenhange nur auf eine beachtenswert übereinstimmende Eigenschaft der Geissel- und Zilienbewegung verwiesen.



Abb. 19

Sich nach links schraubendes Tier mit nach aussen strudelnden Peristomalzilien. 380 ×

Wie gezeigt wurde, beschreibt jede einzelne Zilie während einer vollständigen Bewegungsperiode (also während 1/24 Sek.) *eine rechtskreisende, im Wesen dem Mantel eines unregelmässigen Kegels entsprechende Bahn* (Abb. 20, *a* und *b*). Die Unregelmässigkeit ihrer Bewegungsbahn wird hauptsächlich dadurch verursacht, dass die Zilie, nachdem ihr distaler Teil einen Halbkreis beschrieben hat (Regression), plötzlich, mit erhöhter Geschwindigkeit längs

einer bestimmten Ebene in der kürzesten, also dem Durchmesser des Halbkreises entsprechenden Richtung hinschlägt (Progression). Es verdient nunmehr Beachtung, dass wie besonders die Untersuchungen von Metzner gezeigt haben, bei den Flagellaten eine reine Kegelschwingung der meistens polar inserierten Geisseln ausserordentlich verbreitet ist. Diese Geisseln rotieren um einen verschieden gestalteten, engwinkligen Schwingungsraum, und mit Hilfe dieser an die Luftschraube gemahnenden Drehung »saugt sich« der einzellige Organismus sozusagen in das Wasser »ein«, während der Körper

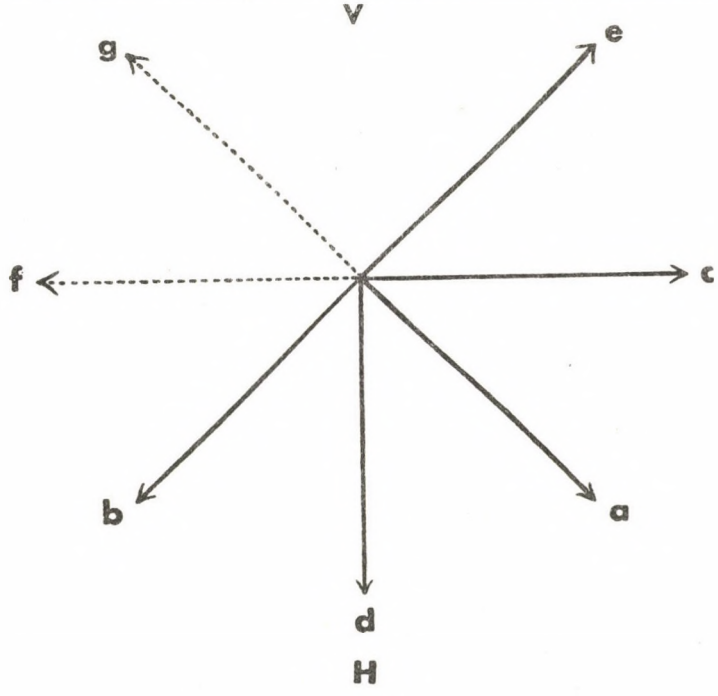


Abb. 20

Schematische Darstellung der Schlagrichtungen der Körperzilie in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit. *V* = Richtung des vorderen Körperendes

infolge des entgegenwirkenden Widerstandes gleichzeitig zu einer rückläufigen Rotation gezwungen wird. Andererseits ist auch durch die Untersuchungen von Metzner (1922) und hauptsächlich von Ulehla (1911) bekannt geworden, dass die Gestalt und Lage des gesamten Schwingungsraumes sich bereits bei den Flagellaten zwischen weiten Grenzen verändern können. So kann sich z. B. die Bahn bei manchen Formen dermassen abplatten, dass die Geissel sozusagen nur in einer Ebene von bestimmter Lage hin- und herschwingt. Diesbezüglich sei hier die Meinung geäussert, dass der von Dogelj angenommene physiologische Zusammenhang zwischen der einfachen Kegelschwingung der Geissel gewisser Flagellaten und dem, wie gezeigt

wurde, im Wesen nach ähnlich beschaffenen Kreisen der Bewegungsorganellen der Ziliaten in dieser Richtung zu suchen ist.

Die einseitig gerichtete, ruderartige Bewegungsform der Zilien dürfte im Laufe der Stammesgeschichte sich parallel mit jenem Entwicklungsgang ausgebildet haben, als die polar gelegene Geissel oder Geisseln allmählich von zahlreichen, doch kleineren, an die Oberfläche des Protistenkörpers rundherum in meridionalen Reihen angeordneten Zilien abgelöst wurden. Die regelmässige und gleichförmig rasche Kegelschwingung vermochte in diesem Entwicklungsstadium nicht mehr als motorische Triebkraft zu entsprechen, da die Saugwirkung der Zilien der einen Körperseite durch die Tätigkeit der gegenseitigen, spiegelbildlich angeordneten Zilien aufgehoben würde. Deshalb zerlegte sich die Bewegung der Zilien, was ihre Geschwindigkeit und die Form ihrer Bewegungsbahn anbelangt, in zwei immer mehr voneinander verschiedene Abschnitte: in die Phase des in einer bestimmten Ebene, mit grosser Geschwindigkeit erfolgenden Wirkungsschlages und in die langsamere regressive Phase, wobei letztere mehr oder weniger ihren früheren Charakter einer kegelförmigen Schwingungsbahn bewahrte. Nach dieser Umgestaltung des ursprünglichen Schwingungsraumes der schwingenden Organellen und nach einer solchen Zerlegung der früher einheitlichen vollen Schwingungsperiode wurde also erreicht, dass von nun an der durch die Zilienbewegung ausgeübte Impuls nicht mehr senkrecht, sondern parallel zur Körperoberfläche gerichtet ist. Im Zusammenhang mit dieser Hypothese wäre es angebracht, vor allem die Fortbewegungsart jener Flagellaten näher zu erforschen, bei denen die motorische Triebkraft durch das kegelförmige Kreisen einer polar gelegenen Geissel geliefert wird. Wenn man nämlich an das hartnäckig in bestimmte Richtung erfolgende, gerade immer im Sinne des Uhrzeigers verlaufende Kreisen der regressierenden Zilien denkt, so ist es leicht möglich, dass auch bei diesen Flagellaten eine gleichgerichtete Geisselbewegung bzw. eine entgegengesetzte, also rechtsgewundene Bewegungsbahn des Körpers vorherrscht.

Anhaltspunkte zur Theorie der Zilienbewegung

Wie auch aus den vorhergehenden Abschnitten behandelten Fragen hervorgeht, kann der mit der sog. äusseren Mechanik der Zilienbewegung zusammenhängende Fragenkomplex bis zu einem gewissen Grade analysiert werden, da diese Erscheinungen mit Hilfe von mittelbaren und unmittelbaren Methoden durch Beobachtung und sogar durch Versuche näher beleuchtet werden können. Demgegenüber bildete die mikroskopische Grösse der Zilie bis in die neueste Zeit stets ein Hindernis für eingehendere chemische Untersuchungen. Es ist also verständlich, dass man über das Wesen der sich im Inneren der tätigen Zilie abspielenden intraplasmatischen Prozesse, über die Natur und Verteilung

der entstehenden wirksamen Kräfte — also über die letzten Ursachen der Zilienbewegung heute noch sozusagen überhaupt nichts weiss. Das fast vollständige Fehlen von Angaben über die innere chemisch-energetischen Vorgänge öffnet natürlich der Phantasie Tür und Tor, und so ist die auffallend grosse Zahl der auf die Zilienbewegung bezüglichen Theorien erklärlich. Unter diesen sind besonders die Theorien von Schäfer (1891), Heidenhain (1911), Gray (1928) und Ludwig (1931) die bekanntesten.

Jedenfalls steht fest, dass mangels exakter, in erster Linie auf genauen chemischen Analysen beruhender Anhaltspunkte letzten Endes keine der bisher ausgearbeiteten Theorien geeignet erscheint, für die sich während der Zilienbewegung abspielenden, verwickelten Erscheinungen, vor allem für die verschiedenen Modifikationen der Bewegung eine allgemein gültige Erklärung zu bieten. Eben deshalb hätte es wenig Sinn, die Auffassung der verschiedenen Verfasser der Reihe nach aufzuzählen und in ihnen diejenigen Punkte aufzuzeigen, mit denen das eine oder das andere Ergebnis der auf Grund des Schnellfixierungsverfahrens durchgeführten Untersuchungen am ehesten in Übereinstimmung gebracht werden kann. Noch weniger möge hier der Fehler begangen werden, auf Grund der bisherigen, nur einen informativen Charakter aufweisenden Untersuchungen, die Zahl der ungenügend begründeten Theorien durch eine weitere zu erhöhen. Anstatt dessen seien hier nunmehr diejenigen wenigen Angaben und Beobachtungen kurz zusammengefasst, auf Grund deren es möglich ist, *auf die Natur* der sich bei Bewegung im Inneren der Zilie abspielenden *Prozesse*, und hauptsächlich *auf die Verteilung der wirkenden Kräfte* irgendwie geartete Folgerungen zu ziehen.

Unter den Problemen von prinzipieller Bedeutung, die auf die letzte Ursache der Zilienbewegung Bezug haben, scheint noch am ehesten jene Auffassung begründet zu sein, nach der die Zilie auch ohne die Mitwirkung des Zellplasmas *imstande ist, autonome Bewegungen auszuführen.* Wie verschiedene andere Forscher hat auch der Verfasser der vorliegenden Abhandlung wiederholt die interessante Erscheinung beobachtet, dass die vom Protistenkörper losgetrennte Zilie noch eine Zeitlang schlagartige Bewegungen ausführt. Nur mit dieser Erklärung können jene auf die Regression bezüglichen Bilder befriedigend gedeutet werden, laut denen z. B. die *Zilienspitze* besonders im Anfangsabschnitt des Zurückziehens *sich mit einer grösseren Winkelgeschwindigkeit bewegt als der Basalteil*, des weiteren, laut denen die im distalen Abschnitt der Zilie wahrnehmbare Krümmungswelle sich in den späteren Stadien der Phase in die Richtung des Basalteils, also *gegen den Körper zu* ausbreitet. Alle diese Erscheinungen können nur auf eine einzige Weise erklärt werden: der Ort, wo sich die die Schlagtätigkeit der Zilie auslösenden chemisch-energetischen Prozesse abspielen, muss im Plasma der Zilie gesucht werden, wobei nur die Ergänzung der Betriebsstoffe aus dem Zellinnern und die Regelung der Schlagtätigkeit unter Mitwirkung des Zellkörpers erfolgen.

Die bezüglich der verschiedenen Bewegungsformen der Zilien erhaltenen fixierten Bewegungsbilder erbringen andererseits den klaren Beweis, dass nicht nur der Wirkungsschlag, sondern *auch die regressive Phase einen aktiven Vorgang darstellt.* Keinesfalls kann also die hauptsächlich mit dem Namen von Heidenhain (1911) verknüpfte und ziemlich verbreitete Auffassung als richtig anerkannt werden, nach der die aus ihrer Ruhe- bzw. Gleichgewichtslage sich ausbiegende Zilie passiv, d. h. einfach infolge ihrer Elastizität

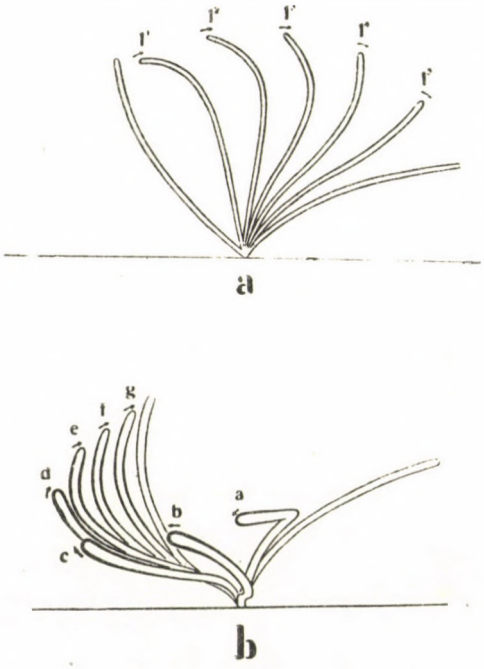


Abb. 21

Aufeinander folgende Bewegungsformen der gleichen Zilie auf Grund des Schnellfixierungsverfahrens; *a*=in der progressiven Phase, *b*=in der regressiven Phase.

in die Ausgangsstellung zurückkehrt. Die für den Ablauf der Regression erhaltenen Bilder widersprechen von mehreren Gesichtspunkten jener primitiven Vorstellung, dass die Bewegungsphänomene einer Zilie aus dem Wechselspiel der einseitigen Zusammenziehung der Rinde und dem Widerstande der elastischen Achse während der Zurückziehung erklärbar sind. 1. Verlässt nämlich die Zilie die Schlagebene, 2. biegt sich ihr distaler Abschnitt längere Zeit in die Fortbewegungsrichtung, also nach vorne, 3. ist ihre Geschwindigkeit veränderlich, 4. entsteht auf ihr eine starke, auf eine einseitige Kontraktion hinweisende Krümmung. Es steht fest, dass eine kräftige Biegung mit einem schlaffen Zilienkörper unmöglich ist. Man muss demzufolge notwendigerweise annehmen,

dass sowohl der Hin- wie auch der Rückschlag als gleicherweise durch einseitige Kontraktionen hervorgerufene Vorgänge nur infolge der natürlichen Elastizität der Zilien möglich sind. Durch diese elastiche Gegenkraft wird aber nur der erforderliche Widerstand für die Kontraktionskräfte *beider* Phasen geliefert.

Verschiedene Erscheinungen, wie z. B. die sichere Einhaltung einer bestimmten Schlagrichtung, die vollständige, aber gleichzeitig streng regulierte Umkehrbarkeit bzw. Veränderlichkeit der Schlagrichtungen, die aktive Beschaffenheit der regressiven Phase und schliesslich die ausserordentlich kurze Dauer des Hinschlages weisen alle darauf hin, dass die Kontraktion der Zilie mit Hilfe von *präformierten* und voneinander in einem gewissen Ausmass *isolierten Elementen* erfolgt. Diese Folgerung lässt, wenn auch in veränderter Form, wieder die sich zum Teil auch auf Beobachtungen stützende Auffassung einiger, noch um die Jahrhundertwende wirkender Verfasser (Engelmann, 1881; Ballowitz 1890; Heidenhain, 1911) aktuell erscheinen, dass nämlich die Kontraktionsfähigkeit der Zilie (genau so wie die des Muskels) an eine submikroskopische, längsgerichtete Feinstruktur gebunden ist.

In den letzten Jahren haben auch auf diesem Gebiete elektronenmikroskopische Untersuchungen eingesetzt, die — soweit es auf Grund der dem Verfasser zugänglichen Literatur festgestellt werden konnte — diese alte, viel bekämpfte und in den letzten Jahrzehnten ganz in den Hintergrund geratene Auffassung anscheinend in mehrfacher Beziehung bereits bestätigen.

In den Undulipodien gelang es zuerst Ruska (1939), Schmitt, Hall und Jakus (1943), Brown (1945—46; 1947), Jakus und Hall (1946), sowie Foster, Baylor, Meinkoth und Clark (1947) Feinstrukturen nachzuweisen, die unterhalb des Auflösungsvermögens des Lichtmikroskops liegen. Die Untersuchungen dieser Verfasser an verschiedenen Objekten (an der Schwanzgeissel von männlichen Keimzellen, an den Zilien bzw. Geisseln verschiedener Protistenarten) ergaben, dass die schwingenden Organellen eine komplizierte längsgerichtete, bei gewissen Flagellaten eine seilförmig gedrehte Innenstruktur besitzen und sich überall aus im grossen und ganzen gleich vielen und gleich dicken submikroskopischen Fibrillen zusammensetzen.

Über das hier zum Versuchsobjekt gewählte *Paramecium* enthalten die bereits erwähnte Abhandlung von Schmitt, Hall und Jakus und die sich bereits auf eine feinere Technik stützende Arbeit von Jakus und Hall, des weiteren die Untersuchungen von Bretschneider (1950) und Krüger (1952) wertvolle Angaben. Leider weichen aber die Beobachtungen der genannten Verfasser hinsichtlich der Zilienstruktur in mehrfacher Beziehung voneinander ab.

So hatten Jakus und Hall, sowie Krüger bei Anwendung von Metallbedämpfung gefunden, dass am Aufbau einer *Paramecium*-Zilie in der Regel 11 Elementarfibrillen teilnehmen. Diese ziehen sich über die ganze Länge der Zilie hin, ihre Länge ist mit derjenigen der Zilie identisch (9—15 μ), während ihr Durchmesser zwischen 300—600 Å schwankt. In mit Osmiumperoxyd fixierten Präparaten sind die Komponentfibrillen meistens zu kompakten Bündeln geordnet, während die unfixierten (nur eingetrockneten) und besonders die abgeworfenen Zilien mehr oder weniger zu Komponentfibrillen aufgesplittert sind. Krüger gelang auch die elektronenoptische Darstellung normaler, noch an der Zelle befindlicher Zilien ohne Fixierung, nach einer einfachen Eintrocknung des ganzen Einzellers. Auch an diesen »nativen« Präparaten vermochte er die Fibrillenstruktur der Zilie nachzuweisen. Im Gegensatz zu Jakus und Hall bzw. zu Krüger fand Bretschneider bei Anwendung einer besonderen, neu ausgearbeiteten Schnittechnik, dass die *Paramecium*-Zilien nur aus einer einzigen Längsfibrille bestehen. Nach ihm wird diese axiale Fibrille von einem Plasmamantel umgeben, der nach aussen zu von einer elektronenoptisch dichteren Zilienscheide bekleidet wird. Nach der Meinung von Krüger sind aber die Ergebnisse von Bretschneider bezüglich des Aufbaus der Zilien nur mit grösster Vorsicht zu bewerten, weil sie auf Artefaktbildungen beruhen, die durch die angewandte Präparationstechnik verursacht wurden.

Bisher gelang es auch noch nicht, jene interessante Frage eindeutig zu klären, was die Faserbündel in den lebenden Zilien zusammenhält. Jakus und Hall konnten noch keinerlei Hülle um die Elementarfibrillen nachweisen. Bretschneider beschreibt dagegen in den Zilien von *Paramecium* und *Opalina* nicht nur eine Zilienscheide, sondern — in Analogie mit den Beobachtungen verschiedener Forscher an den Geisseln einzelner Flagellaten bzw. Schwanzgeisseln von männlichen Keimzellen — in dieser Scheide noch eine rechtsgewundene (auf Grund der veröffentlichten Abbildung wohl richtiger: links gewundene) Spiralfibrille. Krüger hatte an abgeworfenen *Paramecium*-Zilien gleichfalls die Existenz eines die Elementarfibrillen umgebenden dünnen Plasmamantels festgestellt, doch konnte er nirgends eine Spiralstruktur entdecken.

Wie sehr auch die Ergebnisse der elektronenmikroskopischen Untersuchungen über den feineren Aufbau der Zilie vorläufig voneinander abweichen, so kann auf Grund der bisherigen Forschungen zumindest eine Frage als höchstwahrscheinlich geklärt angesehen werden: die Zilie, die Flagellatengeissel und der Spermiumschwanz stimmen im Wesen nicht nur in ihrer Funktion, sondern auch in ihrem submikroskopischen Aufbau miteinander überein. Alle diese schwingenden Organellen enthalten oder bestehen aus 10—12 Elementarfibrillen.

Wenn — ebenfalls dem Gedankengang der älteren Forschern folgend — angenommen wird, dass die am Aufbau der Zilie teilnehmenden Subfibrillen

oder Fibrillenkomplexe auch in physiologischer Beziehung eine gewisse relative Selbständigkeit besitzen, dann ist es offenbar, dass auf Grund dieser monoaxial gerichteten Feinstruktur auch schon die komplizierteren Bewegungsphänomene der Zilie erklärt werden können; so z. B. kann die sichere Einhaltung einer bestimmten Schlagrichtung (deren Erklärung bisher die grössten Schwierigkeiten bereitete) durch die Kontraktion der Fibrillen (oder Fibrille) der betreffenden Seite ohne weiteres gewährleistet werden. Die lokale Zusammenziehung der einzelnen Fasern (eventuell Fibrillenkomplexe) kann durch den die Zilie mit dem sog. Neuronemensystem verbindenden und hauptsächlich durch die Untersuchungen von Gelei, Chatton und Klein bereits als überaus kompliziert erkannten Basalapparat der Zilien äusserst empfindlich reguliert werden. Zweifelsohne würde eine Methode, welche die elektronenmikroskopische Untersuchung der die Zilienbasen umspinnenden Elemente des Neuronemensystems ermöglichen würde, die Kenntnisse auf diesem Gebiete um einen bedeutenden Abschnitt erweitern.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Abhandlung werden Ergebnisse in bezug auf den Mechanismus der Flimmerbewegung mitgeteilt, zu denen der Verfasser durch Anwendung eines neu ausgearbeiteten Schnellfixierungsverfahrens gelangt ist. Das Wesen dieses Verfahrens besteht darin, dass das angewandte, ausserordentlich energisch wirkende Fixierungsmittel (Osmium-Sublimat) das Protoplasma der Zilien praktisch im Augenblick der Wirkung erstarren lässt. Die so erhaltenen und nachträglich gefärbten Präparate stellen sozusagen je eine lebensgetreue Momentaufnahme der im Zeitpunkt der Fixierung eingenommenen Lage und Bewegungsform der einzelnen Zilien während der Ausführung der verschiedensten Bewegungsarten des Untersuchungstieres *(Paramecium)* dar. Da aber die im Verband tätigen Zilien sich mit einer regelmässigen Phasenverschiebung (metachronisch) bewegen, ist so auch die Möglichkeit gegeben, den Ablauf der blitzschnellen Zilienbewegung zu rekonstruieren. Das Verfahren ist derart empfindlich, dass es eine Analyse der einzelnen Zwischenstadien einer vollen Schwingungsperiode der Zilienbewegung ermöglicht.

Auf Grund dieser »fixierten Momentaufnahmen«, weiters der parallel dazu ausgeführten Lebenduntersuchungen gibt der Verfasser: 1. die Analyse einer vollständigen Bewegungsperiode der Zilien bei gleichbleibenden äusseren Verhältnissen, 2. die Bestimmung des relativen Dauerverhältnisses der beiden Bewegungsphasen einer Periode, sowie die absolute Geschwindigkeit der progressiven bzw. regressiven Phase, 3. eine Folgerung auf die grundlegenden Gesetzmässigkeiten der produktiven Zilienbewegung auf Grund der in seinen Untersuchungen erhaltenen, von den in der Literatur vorkommenden in mancherlei Beziehung abweichenden Angaben. 4. eine Übersicht über manche Veränderungen im Ablauf der Zilienbewegung als Folge von veränderten Aussenbedingungen.

Die für den sogenannten äusseren Mechanismus der Zilienbewegung gewonnenen obigen Angaben bieten dem Verfasser bis zu einem gewissen Grade auch die Möglichkeit, aus ihnen auf die inneren chemisch-energetischen Prozesse, vor allem auf die Verteilung der Wirkungskräfte während der Bewegung gewisse Schlüsse zu ziehen.

LITERATUR

1. *Alverdes, F.:* Untersuchungen über begeisselte und beflimmerte Organismen. Arch. Entw. Mech. 52, 221, 1922a.

2. *Alverdes, F.:* Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung, Arb. aus dem Gebiet der experim. Biologie. H. 3. Berlin 1922b.

3. *Ballowitz, E.:* Fibrilläre Struktur und Contraktilität, Pflüger's Archiv 46, 433, 1889.

4. *Bretschneider, L. H.:* Elektronenmikroskopische Untersuchung einiger Ziliaten. Mikroskopie 5, 1950.

5. *Brown, H. P.:* On the Structure of the Protozoan Flagellum, Ohio State Univ., Absts. Doctoral Diss. 49, 25, 1945/46.

6. *Brown, H. P.:* On the Structure and Mechanics of the Protozoan Flagellum, Ohio J. Sci. 45, 247, 1947.

7. *Chatton, E., u. Lwoff A.:* Les Ciliés apostomes. Morphologie, éthologie, cytologie, évolution, systématique. 1. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces. Arch. Zool. expér. gén. 77. 1935.

8. *Dembowski, J.:* Über die Nahrungswahl und die sog. Gedächtniserscheinungen bei P. c. Trav. Labor. biol. Naucki, Varsovie T. 1. 1921.

9. *Doflein, F., und Reichenow, E.:* Lehrbuch der Protozoenkunde, Jena, 1927.

10. *Dogelj, V. A.:* Общая протистология, Moskau, 1951.

11. *Engelmann, Th. W.:* Über die Flimmerbewegung. Z. Med. u. Naturwiss. 4. 321—478, 1868.

12. *Foster, E., Baylor, M. B., Meinkoth, Fr. A., Clark, G. L.:* An Electron Microscope Study of Protozoan Flagella. Biol. Bull. 93. 114—121. 1947.

13. *Gelei, J.:* Zilienstruktur u. Zilienbewegung. Verh. zool. Ges. Kiel Zool. Anz. 2. Suppl. 1926.

14. *Gelei, J.:* Eine neue Osmium-Toluidinmethode für Protistenforschung. Mikrokosmos. 20, 5, 1926—27.

15. *Gelei, J.:* Eine mikrotechnische Studie über die Färbung der subpelliculären Elemente der Ziliaten. Z. Mikrosk. 51. 1934.

16. *Gray, M. A.:* Ciliary Movement, Cambridge, 1928.

17. *Hartmann, M.:* Allgemeine Biologie, 2. Aufl. Jena, 1933.

18. *Heidenhain, M.:* Plasma und Zelle, I. II. Jena, 1911.

19. *Jakus, M. A.* und *Hall, C. E.:* Electron Mikroscope Observations of the Trichocysts and Cilia of Paramecium. Biol. Bull., 91, 1946.

20. *Kalmus, H.:* Paramecium, Das Pantoffeltierchen. Jena, 1931.

21. *Khawkine, M. W.:* Le principe de l'hérédité et les lois de la mécanique en application à la morphologie de cellules solitaires. Arch. Zool. exper. (II.) T. 6. 1888.

22. *Klein, B. M.:* Das Ziliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ziliaten. Erg. d. Biologie, 8., 1932.

23. *Krüger F.* u. *Wohlfarth-Bottermann K. E.:* Elektronenoptische Beobachtungen an Ziliatenorganellen, Mikroskopie, 7, 1952.

24. *Krijgsmann, B. J.:* Beiträge zum Problem der Geisselbewegung, Arch. Prot. Bd. 52, 1925.

25. *Kühn, A.:* Grundriss der Allgemeinen Zoologie, Stuttgart, 1949.

26. *Ludwig, W.:* Untersuchungen über die Schraubenbahnen niederer Organismen. Zeitschr. vergl. Physiol. 9, H. 5, 1929.

27. *Ludwig, W.:* Zur Theorie der Flimmerbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz) Zeitschr. vergl. Physiol. 13, 1931.

28. *Ludwig, W.:* Das Rechts-Links-Problem im Tierreich u. beim Menschen. Berlin, 1932.

29. *Merton, H.:* Experimentelle Untersuchungen des Kinoplasmas der Flimmererzeugung, Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. 2, H. 3, 1925.

30. *Metzner, P.:* Stroboskopie, Z. für Wiss. Mikr. u. wiss. Technik 36, 1920a.

31. *Metzner, P.:* Zur Mechanik der Geisselbewegung. Biol. Zbl. 40, 1920b.

32. *Metzner, P.:* Studien über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen. Naturwissensch. 11, 1923.

33. *Párducz, B.:* Új gyorsrögzítő eljárás a véglénykutatás és oktatás szolgálatában. Neues Schnellfixierungsverfahren im Dienste der Protistenforschung und des Unterrichtes (Deutsche Zusammenfassung). Annales Nat. Mus. Nation. Hung. T. II. 1952a.

34. *Párducz, B.:* Die Fixation als Reizwirkung in der Tätigkeit der Zellorganellen. Acta Biol. Hung. 1952b.

35. *Peter, K.:* Das Zentrum für die Flimmer- und Geisselbewegung. Anat. Anz. 15, 1899.

36. *Prandtl, L.:* Zur Hydrodynamik der Infusorien. Naturwissensch. 11, 1923.

37. *Pütter, A.:* Die Flimmerbewegung. Erg. Physiol. 2, II. 1903.

38. *Reichert, K.:* Über die Sichtbarmachung der Geisseln und die Geisselbewegung der Bakterien. Centralb. f. Bakter. I. Abt. 51, 1909.

39. *Ruska, H.:* Übermikroskopische Bilder zu Strukturproblemen. Verk. Deutsch. Zool. Ges. 41. 1939.

40. *Schäfer, E. A.:* On the Structure of Amoeboid Protoplasm, with a Comparison between the Nature of the Contractile Process in Amoeboid Cells and in Muscular Tissue, and a Suggestion regarding the Mechanism of Ciliary Action, Proc. Roy. Soc. 49, 1891.

41. *Ulehla, V.:* Ultramikroskopische Studien über Geisselbewegung. Biol. Zbl. 31, 1911

42. *Valentin, G.:* Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 1, 1842.
43. *Verworn, M.:* Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflüger's Archiv, 48, 1890.
44. *Verworn, M.:* Allgemeine Physiologie, Jena, 1909.
45. *Williams, L. W.:* The Structure of Cilia, especially in Gastropods. Amer. Naturalist. 41, 1907.

О МЕХАНИЗМЕ ДВИЖЕНИЯ РЕСНИЧЕК

Б. Пардуц

Государственный музей естествознания, Будапешт

Резюме

В данной статье приводятся результаты исследования механизма движения ресничек, полученные автором применением нового метода быстрой фиксации. Сущность метода состоит в том, что применением чрезвычайно эффективного фиксатора (сулема осмия) протоплазма реснички практически застывает в момент воздействия. Полученные таким способом и окрашенные впоследствии препараты дают точное представление о положении и способах движения отдельных ресничек произвольно движущегося объекта *Paramecium* в момент фиксации. А так как реснички, двигающиеся группами, производят свои функции по отношению друг к другу метахронически, то представляется возможность реконструкции их молненосных движений. Данный метод является настолько чувствительным, что его применением можно анализировать движение реснички, происходящее в двухсотую часть секунды.

На основании анализа этих »фиксированных моментальных снимков«, а также при помощи параллельно примененных современных методов прижизненного исследования ресничек, автор сперва устанавливает закономерности функционирования ресничек при нормальных, константных внешних условиях: 1. возвращение ресничек в исходное положение не происходит в плоскости резкого взмаха, а при влево выгибающихся движениях в боковом направлении от этой плоскости; 2. качание ресничек не характеризуется теоретически оптимальной амплитудой, т. е. образующим углом не меньше 120° а ширина их размаха заключает в лучшем случае угол в 90°; 3.) в противоположность теоретически установленным требованиям, скорость эффективного размаха гораздо выше, чем движения в исходное положение. (Соотношение длительности двух фаз прибл. 1 : 8) На основе этих наблюдений, а также и анализа характерного течения регрессивной фазы автор устанавливает, что характер взмахов ресничек в действительности во многих отношениях не соответствует той, из точки зрения энергетики, оптимальной форме движений, реконструированной за последнее время некоторыми авторами на основе теоретических соображений, расчетов и опытов на модели. В объяснение этого противоречия, автор указывает на то, что эти исследователи при своих расчетах и опытах на модели принимали во внимание лишь один маленький орган движения, действующий как бы независимо от движений соседних им ресничек. Они не учли то существенное обстоятельство, согласно которому одна ресничка, в совокупности с несколькими тысячами ресничек, движется при совершенно иных физических условиях, чем та же самая ресничка отдельно. На основе различных наблюдений, автор пришел к выводу, что движения ресничек как физическое явление, относится в область законов сопротивления Ньютона и Стокса, т. е. в переходную область, исследование которой до сих пор еще не проведено в достаточной мере.

Во второй части своей статьи автор подробно обсуждает вопрос, каким образом ресничка, — отчасти путем изменения ритма размахов, а отчасти поворотом плоскости эффективных взмахов — реагирует на изменение внешних факторов.

Данные, полученные относительно так называемого наружного механизма движения ресничек, предоставляют автору, до известной степени, возможность обратить внимание на явления, объяснимые лишь на основе филогенетических зависимостей, указывающих на функционирование жгутиков жгутиконосцев, далее и на природу химико-энергетических процессов, происходящих внутри движущихся ресничек, а главным образом сделать заключения относительно распределения действующих сил.

В заключение автор занимается вопросом согласования более тонкой структуры ресничек, обнаруженной новейшими электронно-микроскопическими исследованиями, со своими собственными установлениями в области движений ресничек.

PTEROMALIDAE HUNGARICAE NOVAE

J. ERDŐS (Tompa)

(12. VIII. 1952.)

In revisione familiae Pteromalidarum maximas expertus sum difficultates. Haec familia enim valde extensa est, species habent characteres minutissimos, quibus ab invicem distinguuntur. Characteres genera vel etiam tribus dividentes sunt saepe disputabiles, uti numerus dentium mandibularum, qui maximi momenti est apud celeberrimos Thomson, Ashmead et Schmiedeknecht, a clarissimo Kurdjumov vero vilipenditur. — Difficultas maxima oritur insuper ex eo, quod permulta genera et species sint indescripta. Desiderantur etiam observationes biologicae de speciebus multis antiquitus descriptis.

Hae considerationes ducunt me, cum genera nova et species novas praesertim collectionis propriae publicitati tradere contenderim. Fateor, quod me'ius esset totam familiam, vel saltem genus quoddam accurate revidere, sed a tali revisione procul sumus, cum adhuc tam multa genera et species sint indescripta. Huic revisioni instituendae velim servire, cum nunc illa genera et species, quae praesertim observatione biologica instituta clare paterent, praesentibus describerem.

Gratiis debeo imprimis Museo Nationali Hungarico, e cuius Bibliotheca opera necessaria mihi praesto erant, dein Gustavo Szelényi (Budapest) pro concessione speciminis ♀ *Homoporus fulviventris* Walk., et Joanni Győrfi (Sopron), qui complura specimina *Tomicobiae seitneri* Rschk. mihi conspicienda misit, item celeberrimo Svatislao Novicky (Vindobonae), qui me certiorem fecit de synonymia generum *Tomicobia* Ashm. et *Ipocoelius* Rschk.

Gen. **Eunotus** Walk.

Walker, Monographia Chalciditum, II. — Ent. Mag. II. 1834. p. 297—298.

Genus delicatum et qua in Coccidis parasitans, dilectum, de quo in Europa 6 species sunt cognitae, quibus accedit nunc species, quam novam teneo et hic describo.

Eunotus Walk. cum generibus affinibus subfamiliam propriam in familia Pteromalidarum constituit, adusque saltem a classificatione Ashmead-i

(1904) ita computatur. Attamen certum est, quod genera in subfamiliam Eunotinarum pertinentia in metatibiis plerumque 2 calcaria possident, qua et aliis rationibus aliam positionem systematicam postulant. Quaestionem hanc sine dissolutione tractavit M a s i in articulo suo : Contributo alla sistematica degli Eunotini (Hym. Chalc.) — Eos, VII. 1931. p. 412—459. (Cf. Kurdjumov, Notes on the Pteromalinae, Rev. Russe d'Ent., XIII. 1913. p. 1—2.)

Eunotus subcyaneus spec. n.

1 ♀.

♀. — Niger, paullulum, in abdomine fortius, cyaneo-micans, scapo antennarum brunneo, basi apiceque fulvo, oculis et ocellis brunneis, pedibus

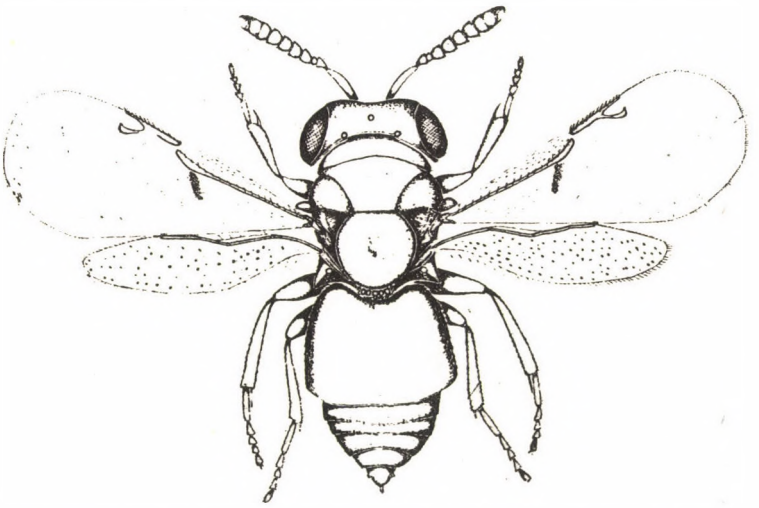


Figura 1. — Eunotus subcyaneus sp. n. ♀. (Cca 30-ies augmentata.)

brunneis, genubus, apice tibiarum, tarsis 1. propedum, 1—4. meso- et metapedum fulvis. Alae parum fumatae, praesertim in disco et sub praestigmate proalarum, nervis brunneis.

Caput antice conspectum subtriangulare, peristomio leniter emarginato, antennis supra clypeum, prope invicem, insertis, supra insertiones deplanato, vix impresso, genis fere sesqui longioribus, quam diametrum oculorum rotundorum, rotundato-convergentibus : vertex valde brevis, latus, thorace latior, postice acute marginatus, ocellis in triangulum valde obtusum dispositis, posticis margini contiguis, ab orbitis fere duplo diametri sui distantibus, oculis glabris. Totum dense coriaceo-punctatum, parum nitens, vix pilosum. — Antennae sat crassae, scapo parum dilatato, non elongato, pedicello sesqui longiore, quam apice

lato, annello fere invisibili, funiculo 5-articulato, articulo 1-o minimo, parum angustiore et duplo breviore, quam articulus 2-us, annelliformi, articulis 2—5. fere aeque longis, parum dilatescentibus, clava ovata, 3-articulata, articulo 3-o oblique truncato, superficie ovali truncaturae albo-tomentosa.

Thorax crassus, fere tam longus quam latus, pronoto, scuto mesonoti, scapulis et axillis dense coriaceo-punctatis et breviter brunneo-pilosis; pronotum breve, mesonotum suturis parapsidum perfectis, tenuibus, scutello magno, longitudine pronoti et scuti mesonoti simul sumpta, postice supra metanotum producto; metanotum breve, declive, angulis postico-lateralibus acutis, insuper a spiraculis acute carinatis, parte mediali parum producta, ibidemque laquearatum, basi media fortiter dentatum, nitidum, spiraculis magnis, rotundis. — Alae bene evolutae, superficie tota dense piloso-punctatae, excepto triente basali cellulae costalis et area parva ovata in triente basali proalarum; marginali, radio et postmarginali fere aequilongis. — Pedes sat crassi, metatarsis elongatis, calcaribus pro- et meso-tibiarum longis, tenuibus, metatibiarum unico, brevi.

Abdomen robustum, fere longitudine capitis et thoracis, superne parum deplanatum, segmento 2-o maximo, polito, lateribus albo-pilosis, sequentibus brevibus, singulis margine apicali leniter punctatis, terebra fere recondita.

Longitudo corporis 1,73 mm.

Species haec proportione nervorum vicina est speciei *E. nigriclavis* Först., a qua discedit praesertim antennis integre nigris, articulo 1-o funiculi abrupte minore.

Unicum specimen ♀ legi Kelebiae die 19. Aprilis anni 1950. de frondibus *Pini nigrae* Arn.

Typus in collectione mea conservatur.

Tomicobia seitneri Rschk.

16 ♂♂, 14 ♀♀.

Ipocoelius Seitneri Ruschka, Kleine Beiträge zur Kenntnis der forstlichen Chalcididen und Proctotrupiden von Schweden. — Ent. Tidskr., Stockholm, XLV., 1924., pag. 7—11.

Color corporis ater, paullulum aeneo-, vel in ♂♂ cupreo-micans.

♀. Caput facie transversali, superne lato, inferne parum angustiore ibique mutico, clypeo parvo, paullulum producto, apice medio emarginato; antennis fere in medio faciei evidenter supra lineam ocularem insertis, insertiones ab invicem dimidio distantiae marginis oculorum recedentes, tuberculo nullo, supra insertiones vix impressa; oculis magnis, nudis, parum exstantibus; vertex thorace latior, brevis, ocellis in triangulum obtusissimum (120°) dispositis, postice immarginatus, leniter excavatus, genis pone oculos sat latis. Totum caput subtilissime et aeque squamosum, punctis paucis maioribus setigeris inspersum. — Antennae (Fig. 2c) filiformes, scapo

tenui, basi parum tenuiore, fulvo, ocellum anteriorem attingente, pedicello triangulari, fere duplo longiore quam apice lato, nigro-piceo, annellis bene distinctis, 1-o duplo latiore quam longo, piceo, 2-o maiore, sesqui latiore quam longo, nigro-piceo, funiculo 6-articulato, articulis parum longioribus quam latis, 6-o fere quadrato, fusco, clava brevi-ovata, 3-articulata, articulis duobus praecedentibus unitis aequilonga, brunnescens (saepe etiam articuli funiculi, praesertim ultimi, medio brunnescentes). — Organa oralia : mandibulae (Fig. 2d) validae, brunneae, plica arcuata transversali nigra munitae, 3—3-dentatae ; maxillae nigrae, apice fuscae, pilis longis albis instructae, palpis fuscis, validis, 3-articulatis articulis 1-o et 3-o longis ; labium cylindricum, longum, angustum, nudum, nigrum, palpis item 3-articulatis, crassis, articulo medio minimo.

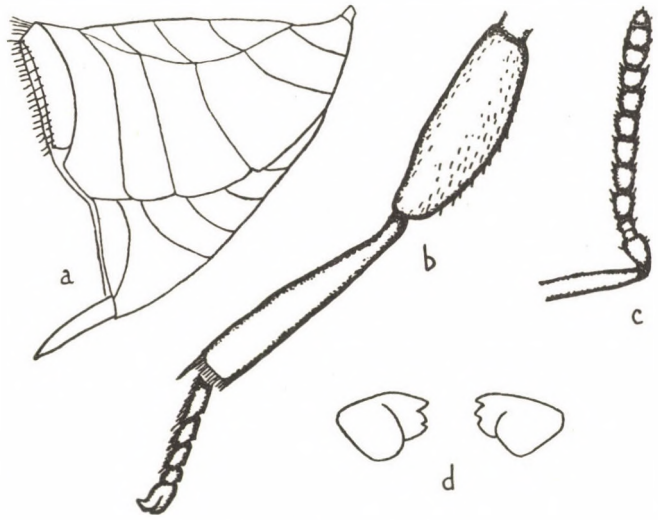


Figura 2. — *Tomicobia seitneri* Rschk. : *a)* ♀ abdomen a latere conspectum, *b)* ♀ metapes, *c)* ♀ antenna, *d)* ♀ mandibulae. (Cca 40-ies augmentata.)

Thorax niger, vix aeneo-micans, crassus, ovatus, convexus ; pronotum parvum sed non lineare, antice medio tantum marginatum ; mesonotum suturis parapsidum in dimidio anteriore leniter impressis, scutello quam scutum mesonoti breviore, ovato, freno vix distincto, punctulatione totius pro- et mesonoti dense, aequaliter, obsolete impressa ; metanotum fortiter declive, sat longum, medio dense et fortiter punctatum, carina media acuta, nucha nulla, plicis lateralibus perfectis et leniter sinuatis, basi et apice interne fovea magna et sat profunda iacente, spiraculis sat magnis, brevi-ovalibus, callo fere laevi, pilis tenuissimis, longis parce ornato. — Pedes (Fig. 2b) brunneo-fulvi, coxis femoribusque nigris, vix metallicis, his apice sat late fulvis, tarsis ultimis fuscis, femoribus praesertim profemoribus, tibiis et tarsis sat crassis, tarsis metapedum notabiliter curtis, dimidium metatibiarum parum superantibus. — Alae (Fig. 3b)

hyalinae nervis pallide fulvis, clava radii brunneo-fulva, praestigmate fusco-brunneo, cellula basalis et speculum nuda, item nervi basalis et cubitalis nudi, reliqua superficies sat parce et breviter brunneo-pilosa, fimbria brevissima, proportiones M : R : P = 7 : 4 : 7.

Abdomen metallico-nigrum absque reflexu aeneo, nitidum, ovatum longitudine et latitudine thoracis, petiolo inconspicuo, segmento 2-o trientem abdominis occupante, ceteris inter se fere aeque longis, parce, apice densius, pallide brunneo-pilosis. Apex post mortem singularis (Fig. 2a) : terebra fulva, crassa, verticaliter amplissime distendit apicem ita, ut segmenta dorsalia et ventralia ex invicem extraherentur, ultima ventralia vero instar vomeris protenderentur, quod in cunctis ♀♀ scrutatis expertus sum.

Longitudo corporis 2,33—2,53 mm.

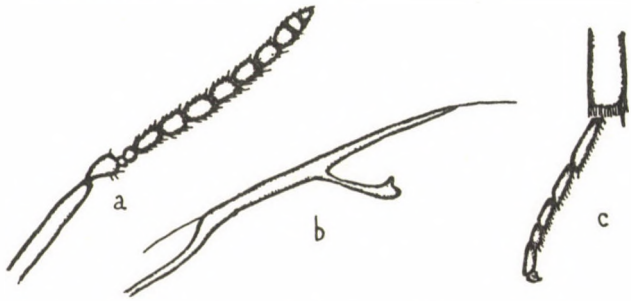


Figura 3. — *Tomicobia seitneri* Rschk. : *a)* ♀ antenna, *b)* ♀ nervatura proalae, *c)* ♀ metapedia tarsi. (Cca 40-ies augmentata.)

♂ valde similis ♀, differt antennis parum longioribus (Fig. 3a), apice scapi fusco, tarsis metapedum longioribus et magis tenuibus (Fig. 3c), abdomine longiore, deplanato.

Longitudo corporis 2,45—2,86 mm.

Hanc speciem minus cognitam in paucis exemplaribus ex *Ipe typographo* L. in corticibus *Piceae excelsae* Lk. ex horto archiepiscopali Colocae (Kalocsa) ortis obtinui. Specimina 10 ♂♂ diebus 14—20. Aprilis, 6 ♀♀ vero diebus 2—19. Maii anni 1945. provenerunt. Simul cum eis exclusi sunt : *Rhopalicus tutela* Walk. (= *Rh. maculifer* Först. = *Rh. suspensus* Ratzb.) sat copiose, praesertim vero *Pachyceras xylophagorum* Ratzb. copiosissime. — Dein in collectione dr-is J. Győrfi (Sopron) ad determinandum mihi missa recognovi hanc speciem in 4 ♂♂ et 8 ♀♀ exemplaribus ex Fáberrét item ex *Ipe typographo* L. diebus 20—30. Maii anni 1947. et 2 ♂♂ in Ultra ex *Ipe typographo* L. ortis.

Neanica gen. n.

A vocabulo *νεανικός* 3 = iuvenilis, alacer, amoenus, suavis, etc.

♀. — Caput antice conspectum amplius quam altum, mandibulis dextris 4-, sinistris 3-dentatis, palpis maxillaribus 4-, labialibus 2-articulatis. Vertex

postice immarginatus. Antennae in medio faciei insertae, funiculo 6-, clava 3-articulata. Metanotum non carinatum, neque sulcatum, nitidum, spiraculis rotundis. — Alae infra marginalem maculatae, nervis sat longis, marginali paullulum, at evidenter, dilatato, radio brevi, clavato, postmarginali longo, duplo longitudinis radii. — Femora anteriora tumida, metatibiae unicalcaratae. — Abdomen sessile, conicum. — Totum corpus lenissime punctatum, fere laeve, nitens.

His characteribus genus novum valde affine est generi *Metacolo* Först., sed distinguitur ab eo: alis oblique maculatis, marginali vix dilatato, postmarginali longo, demum sublaevitate corporis.

Typus generis novi:

Neanica clavalis spec. n.

2 ♀♀.

♀. — Corpus metallicum, violaceo-nigrum, facie subtus viridi-micante, oculis et ocellis griseo-rubiginosis, mandibulis flavis, apice brunneis, scapo antennarum testaceo, funiculo fusco, clava abrupte alba, petiolo abdominis testaceo. Alae fumatae, praesertim fascia valde obliqua a triente basali marginis interioris ad postmarginalem ducta; nervis fusco-testaceis. — Pedes fusco-testacei, coxis extus, meso- et metafemoribus, fere dimidio basali metatibiarum violaceo-nigris, tarsis ultimis fuscis.

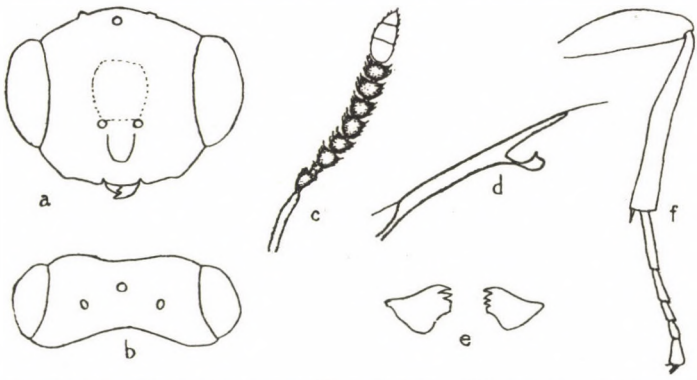


Figura 4. — *Neanica clavalis* gen. n., sp. n., ♀. : *a)* facies, *b)* vertex, *c)* antenna, *d)* nervatura proalae, *e)* mandibulae, *f)* metapes. (Cca 50-ies augmentata.)

Caput thorace latius proportione 31 : 23, facie (Fig. 4a) latiore quam alta proportione 3 : 2,4, orbitis internis fere parallelis, antennis infra medium, at evidenter supra lineam ocularem insertis, clypeo radialiter striato, margine anteriore orbiculato, lateribus incisione limitatis, genis convergentibus, dimidio diametri longitudinalis oculorum brevioribus, intra insertiones antennarum vix tuber-

culata, supra vero leniter impressa; vertex (Fig. 4b) brevis, latus, immarginatus, postice leniter emarginatus, ocellis in triangulum obtusum (127°) dispositis, oculis parum exstantibus, nudis. — Antennae (Fig. 4c) longae, scapo lineari, pedicello piriformi, annellis 2 minimis, funiculo 6-articulato articulis fere aeque latis, quadratis, 5-o et 6-o vix transversis; clava ovata, 3-articulata, articulis 3 praecedentibus breviore ; totum flagellum breviter pilosum. — Organa oralia: mandibulae (Fig. 4e) dextera 4-, sinistra 3-dentata denticulis basalibus obtusis; maxillae sat breves, latae, obscure metallicae, lenissime punctatae, palpis longis, angustis, nigris, 4-articulatis; labium angustum, fuscum, palpis nigris, brevibus, biarticulatis.

Thorax tenuis, fere duplo longior quam latus, etiam scuto et scutello superficialiter tantum punctatis, sicut caput, fere laevis, nitens; pronotum brevissimum, immarginatum, collo parum producto, propleuris concavis; scutum mesonoti convexum, suturis parapsidum antice tantum indicatis; scutello breviore, ovato; metanoto convexo, aequo, laevissimo et nitidissimo, sine ulla carina vel plica, nucha nulla, spiraculis parvis, rotundis. — Alae sat angustae, basi, speculo, nervis basali et cubitali nudis, fimbria brevissima, nervis (Fig. 4d) sat longis, marginali crasso, postmarginali longo, radio fere huius dimidii, clavato et uncato. — Pedes (Fig. 4f) sat robusti, praesertium profemora crassa, tibiae longae, postremae in medio parum curvatae, unicalcaratae, tarsis debilibus, elongatis.

Abdomen fere sessile, ovatum, parum acuminatum, thorace vix longius et latius, nitidum, postice moderate pilosum, terebra fere recondita.

Longitudo corporis 1,66—1,86 mm.

Species haec nova excellit clava antennarum nivea, nitore corporis et alis maculatis.

Legi 2 ♀♀ Tompae die 7. Maii 1949. de florentibus *Lepidium draba* L.

Cotypi in collectione mea conservantur.

Gen. **Cecidostiba** Thoms.

Thomson, Hymenoptera Scandinaviae, V. 1878. pag. 92—94.

Mayr, Hymenopterologische Miszellen II. Einiges über Pteromalinen. Verh. der zool. bot. Ges. Wien, LIII., 1903. pag. 395—397.

Kurdjumov, Notes on the Pteromalinae. Rev. Russe d'Ent. XIII., 1913. pag. 16.

Vicinissimum generi *Habrocytus* Thoms., a quo genotypus quidem *C. rugifrons* Thoms. clava radii maxima faciliter distinguitur, sed adsunt species clavae minoris, uti *C. collaris* Thoms., *C. gallica* Ratzb.: quae species aegre tantum a speciebus generis *Habrocytus* Thoms. discerni possunt. Tamen in his clava alius formae est, ac in *Habrocytus*, paullo saltem maior et magis rotundata. Observavi, quod in *Cecidostiba* Thoms. etiam metanotum perbreve sit, quod accedere potest

ad distinctionem genericam. — Apud auctores magni momenti est vitae modus, cum species generis *Cecidostiba* Thoms. fuissent gallicolae: nunc vero detectis novis speciebus praesertim in America septemtrionali (*Cecidostiba dendroctoni* Ashm., *C. polygraphi* Ashm.) in Scolytidis viventibus patet, quod circulus huius generis ultra species in gallis viventes extendi debeat.

Pro speciebus ♀♀ europaeis hanc tabellam constituere tentavi:

1. Clava radii magna, alis hyalinis, metatibiis pallide testaceis, e diversissimis gallis quercinis *C. leucopeza* Ratzb.
   Clava mediocri 2
2. Alae hyalinae 3
   Alae fumatae vel leniter maculatae 6
3. Metanotum punctatum 4
   Metanotum laevissimum, interdum transverse costulatum 5
4. Funiculo incrassato, articulo 1-o fortiter transversali, carina media distincta, vertice longo, metatibiis fulvis medio vix infuscatis, e diversis gallis quercinis *C. collaris* Thoms.
   Funiculo longiore, articulo 1-o quadrato, metatibiis nigris, carina media absente, vertice brevissimo, in floribus *Lactucae sativae* L. *C. lactucae* Szel. & Erd.
5. Metatibiae medio fuscae, vertice sat longo, metanoto costula transversali a basi carinae oblique ducta, e capitulis *Cardui acanthoidis* L. *C cardui* sp. nov.
   Metatibiae sulphureae, metanoto costula transversali indistincta, e *Ciono thapsi* F. *C. cionobia* sp. nov.
6. Alae hyalinae, macula sub clava radii oblitterata, e paucis gallis quercinis *C. gallica* Ratzb.
   Alae leniter fumatae, radio in forma S iacentis leniter flexo, e *Rhodite rosae* L. *C. inflexa* Ratzb.

Non cognosco speciem *Pteromalus naubolus* Walk. (Descriptions of Chalcidites, Trans. of the Lin. Soc. of London, XX. 1845. pag. 159.), quam Kurdjumov opere et pagina supra allecta posuit in genus *Cecidostiba* Thoms. Species haec in Europa late divulgata clava mediocri et tibiis flavis speciebus *collaris* Thoms. vel *cionobia* m. est affinis.

Cecidostiba cionobia spec. nova.

5 ♂♂ 2 ♀♀.

♀. Aeneo-viridis, antennis brunneis, scapo fulvo, tibiis tarsisque pallide flavis.

Caput facie transverso-elliptica, antennis valde prope ad invicem in medio faciei insertis, scrobe supra insertiones leniter impressa, dense obsolete squamoso-punctata, punctis maioribus setas argenteas breves gerentibus praesertim infra

insertiones antennarum inspersis, versus os dense radialiter strigosa, clypeo fere indistincto, apice denticulis duobus obtusis munito, medio vero profunde orbiculariter emarginato, sulco genali tenuissimo. Vertex brevissimus et valde latus, thorace parum latior, postice immarginatus, ocellis in triangulum valde obtusum (130°) dispositis, in medio inter ocellos antice et postice compressus, oculis vix exstantibus, brunneis, nudis. — Antennae (Fig. 5g) scapo lineari, fulvo, pedicello fusco, annellis laminaribus, funiculo sensim lenissime incrassato, articulo 1-o vix longiore quam apice lato, 6-o evidenter transversali, brunneo, clava brevi-ovata, triarticulata, brunnea. — Mandibulae (Fig. 5d) apice piceo-brunneae basi pallidae, dextra 4-, sinistra 3-dentatae dente basali obtuso ; maxillae fusco-aeneae, palpis fuscis, longis, tenuibus, 3-articulatis ; labium item fusco-aeneum, angustum, palpis piceis, 2-articulatis.

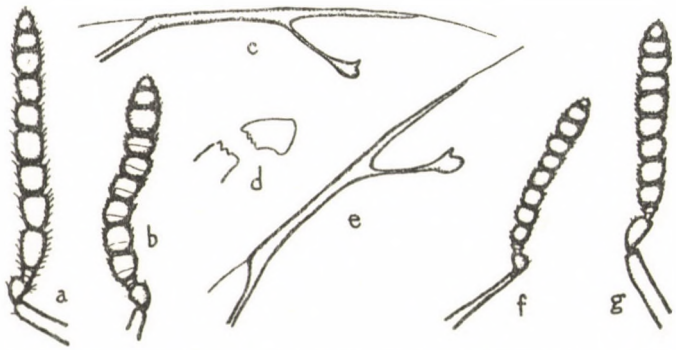


Figura 5. — *Cecidostiba cardui* sp. n.: *a)* ♂ *b)* ♀ antenna, *c)* ♀ nervatura proalae ; — *Cecidostiba cionobia* sp. n. : *d)* ♂ mandibulae, *e)* ♀ nervatura proalae, *f)* ♂ *g)* ♀ antenna. (Cca 40-ies augmentata.)

Thorax sat longus, dense squamoso-punctatus, parce pallide hirtus ; pronotum breve, acute marginatum ; mesonotum suturis parapsidum antice tantum lenissime impressis, scutello brevissime ovato, freno non nisi punctulatione grossiore distincto, tegulis basi pallidis apice fuscis; postscutellum et metanotum laevissima et nitidissima, hoc breve, nucha nulla, carina media brevi et tenui, plicis obsolete emergentibus, basi et apice foveatis, costula transversali nulla, at nonnunquam rima transversali lenissima instar costularum instructa, spiraculis oblongis, callo laevi, parce argenteo-piloso. — Alae (Fig 5e) hyalinae, basi, speculo nervisque basali et cubitali nudis, etiam reliqua superficie parce et breviter pilosa, fimbria brevissima, nervis pallidis, clava radii fusca, proportione M : R : P = 10 : 7 : 10; radio valde tenui, clava mediocri. — Pedes femoribus nigro-aeneis, apice anguste pallidis, coxis magis viridibus, trochanteribus brunneis, tibiis abrupte pallide flavis, protibiis magis fulvis, item tarsis flavis, solis ultimis nigris.

Abdomen conicum, capite et thorace simul sumptis longius proportione 24 : 21, thorace latius, cyaneo-viride fasciis obscurioribus in apice singulorum segmentorum, laeve, a medio obsolete coriaceum, parce pilosum, terebra occulta.

Longitudo corporis 2,62—2,80 mm.

♂ differt corpore tenuiore, antennis (Fig. 5f) angustioribus, clava radii parum maiore, femoribus sulphureo-fulvis, posticis vix obscurioribus, abdomine breviore, medio apice segmentorum 2-i et basi 3-i interdum brunneo-pellucidis.

Longitudo corporis 2,08—2,84 mm.

Exemplaria cuncta e cunabulis *Cioni thapsi* F. in fructubus *Verbasci phlomoidis* L. de confinibus oppidi Hőgyész ortis diebus 21—23. Augusti anni 1947. obtinui. Collectio fructuum cum suis caulibus in ipsa aestate mense Iulio instituta est. In caulibus *Gymnetron asellus* Grav. inveniebatur, in multis cunabulis vero parasita eius *Entedon cioni* Thoms. — Cotypi utriusque sexus in collectione mea conservantur.

Cecidostiba cardui spec. nova.

1 ♂ 1 ♀.

Praecedente maior et obscurior, metanotum costula transversali acuta tibiis medio fuscis.

♀. Caput thorace parum latius, dense punctatum, parce pilosum, scrobibus vix impressis, antennis in medio faciei valde prope ad invicem insertis, oculis non exstantibus, glabris, ocellis in triangulum obtusum (125°) dispositis, vertice parum longiore, quam in praecedente. — Antennae (Fig. 5b) scapo lineari, fulvo, pedicello dilute fusco, annellis 2 laminaribus, funiculo sat crasso, non dilatescente, articulo 1-o fere quadrato, 6-o conspicue transversali, articulis singulis basi late, apice angustius fuscis, medio vero fulvis, clava brevi, ovata, 3-articulata, basi fusca, in iunctura articulorum fusco-lineata, ceterum brunneo-fulva.

Thorax brevis, robustus; pronotum breve, antice marginatum, dense et grosse punctatum; mesonotum suturis parapsidum imperfectis, freno scutelli dure, scutello ipso densius et subtilius punctato, tegulis brunneis; metanotum breve, nucha nulla, laeve sed iniquum, carina media acuta, plica transversali forti et acuta, fere a basi carinae mediae usque ad dimidium plicae lateralis oblique ducta, in spatio basali carina media plica transversali et plica laterali limitato costulis 3 longitudinalibus instructum, plica laterali, ubi a transversali traiicitur, sat fortiter prominente, foveis basali et apicali magnis et profundis, spiraculis oblongis, callo fere laevi, parce piloso. — Alae (Fig. 5c) hyalinae, basi et speculo nudis, superficie breviter ac parce hirta, fimbria brevissima, nervis pallide brunneis, proportione M : R : P = 19 : 13 : 19, radiali tenuissimo, clava fere a dimidio radii sensim dilatescente. — Pedes obscuri coxis et femoribus

aeneis, his apice angustissime fulvis, tibiis medio sat late infuscatis, basi brunneo-, apice late pallide testaceis, tarsis flavis, solis ultimis nigris.

Abdomen crassum, thorace latius, superne convexum (nec post mortem immersum!), obscure aeneum, vix cupreum, basi viride, capite et thorace simul sumptis fere longius, fere integre laeve, parcissime pilosum, conicum, terebra occulta.

Longitudo corporis 3,3 mm.

♂ differt flagello (Fig. 5a) tenuiore et dense rigide griseo-piloso, integre fusco, clava radii maiore, metanoti plicis transversali et lateralibus acutioribus, costulis basalibus plicam transversalem non attingentibus, tibiis pallidioribus, abdomine angustiore et breviore, medio late obscure cupreo-fasciato.

Longitudo corporis 2,78 mm.

Par unicum e capitulis *Cardui acanthoidis* L. Colocae (Kalocsa) eadem aestate collectis die 18. Augusti 1946. obtinui. — Holotypi in collectione mea conservantur.

Cecidostiba lactucae Szel. & Erd. spec. nova.

40 ♂♂ 28 ♀♀.

Nigro-aenea, pedibus nigris, metanoto fortiter punctato, carina media absente.

♀. Caput thorace fere latius, facie transversaliter elliptica, obscure aenea, dense squamoso-punctata punctis maioribus setas argenteas ferentibus inspersa, clypeo tenuissime radialiter strigoso, apice medio parum sinuate emarginato (in speciminibus minoribus fere mutico), antennis in medio faciei valde prope ad invicem insertis, supra insertiones lenissime impressa; vertex brevis, latus, immarginatus, ocellis in triangulum obtusum (126°) dispositis, oculis non exstantibus, nigro-brunneis, glabris. — Antennae (Fig. 6a) sat breves, scapo lineari, fulvo, pedicello brevi, piceo, annellis 2 minutis, laminaribus, piceis, funiculo vix dilatescente, articulo 1-o quadrato, 6-o transversali, in iuncturis fusco, medio late pallide brunneo, clava brevi-ovata, 3-articulata, coloris funiculi. — Mandibulae (Fig. 6b) brunneae, apice vix obscuriores, dextra 4-, sinistra 3-dentatae dentibus basalibus truncatis; maxillae fuscae, palpis linearibus, longis, fuscis, 3-articulatis; labium angustissimum, lineare, nitens, palpis longis, fuscis, 2-articulatis.

Thorax globosus, dense punctatus; pronotum breve, marginatum, basi linea glabra, nitida a scuto mesothoracis divisum; mesonotum suturis parapsidum antice leniter impressis, scutello crebrius punctato, freno punctulatione fortiore tantum discreto, tegulis fuscis; metanotum breve, pone medium transversaliter impressum, inde nucham brevissimam formans, ibidem transversaliter lenissime strigosum, in impressione et supre impressionem vero acute punctatum,

absque carina media, plicis lateralibus sat distantibus, fovea basali et apicali magnis profundisque, spiraculis oblongis, callo fere laevi, sparsim griseo-piloso. — Alae (Fig 6c) hyalinae, basi et speculo, immo infra marginalem et postmarginalem nudis, ceterum pilis brevibus, albis, vix visibilibus parce hirtae, fimbria brevissima, nervis pallide testaceis, praestigmate et clava radii brunnescentibus, proportione M : R : P = 8 : 7 : 10, clava radii oblonga, maiuscula. — Pedes breviter albo-setosi, piceo-nigri, genubus anguste, apice tibiarum late, necnon tarsis 3 primis fulvis, tarsis anticis et singulis quartis meso- et metapedum parum brunnescentibus, ultimis nigris.

Abdomen sat breve, ovatum, vix acuminatum, capite et thorace unitis paullo brevius, thorace latius, nigro-violaceo-metallicum, basi viridescens, laeve, vix pilosulum, terebra crassa, in longitudine metatarsi exserta.

Longitudo corporis 2,21—3,14 mm.

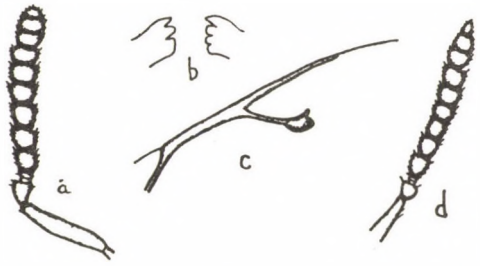


Figura 6. — *Cecidostiba lactucae* Szel. & Erd. : *a)* ♀ antenna, *b)* ♀ mandibulae, *c)* ♀ nervatura proalae, *d)* ♂ antenna. (Cca 40-ies augmentata.)

♂ differt antennis (Fig. 6d) parum longioribus, punctulatione metanoti nonnunquam obsoletiore, clava radii proportionate maiore, tibiis cunctis pallidioribus, fulvo-brunneis, abdomine thorace angustiore, obovato.

Longitudo corporis 1,96—2,28 mm.

Biologiam huius speciei novae ill. Szelényi ita expertus est. Observavit inflorescentiam *Lactucae sativae* L. ex oppido Átány (com. Heves in Hungaria) ortam, quam in pluribus millibus exemplarium in institutum phytopathologicum (Budapest) miserunt. In capitulis eius consedit *Trypanea amoena* Frauenf. (Trypetidae, Dipt.), cuius parasita est *C. lactucae* nob. Imagines diebus 15—17. Iulii 1935. exclusae sunt. Ex hac educatione exemplaria 9 ♂♂ et 9 ♀♀ in collectione instituti phytopathologici conservantur. — Ipse specimina 5 ♂♂ et 13 ♀♀ in floribus *Lactucae sativae* L. Colocae diebus 24—25. Iulii 1946., dein ibidem una cum hospite eius diebus 13—17. Iulii 1948. 24 ♂♂ et 6 ♀♀ exemplaria legi. — Cotypi utriusque sexus in Museo Nat. Hung. (Budapest), in collectione inst. phytopathologici (Budapest), Novickyi (Vindobonae in Austria), Ferrière-i (Genavae in Helvetia) et mea conservantur.

Halomalus gen. nov.

E vocabulis ἅλς, ἁλός, ὁ = sal, mare, μαλός = mollis.

Hoc genus suppositum novum transitum format inter genus *Caenacis* Thoms. et tribum Eutelinorum. Habet enim mandibulas dextra 4-, sinistra 3-dentatas dente tamen basali minus obtuso. Structura metanoti, quod est valde longum, carina media, plicis lateralibus et costula transversali instructum, insuper in nucham sat magnam productum, vicinum est generi *Caenacis* Thoms. et alienum ab Eutelinis. At adsunt characteres, quibus certe iam in tribum Eutelinorum pertinet: praesertim quia antennae infra medium faciei sunt insertae. Dein exhibet characteres insignes: ♂♂ habent antennas sat breves, luteas clava abrupte nigra, rotunda, uti ♂♂ plurimi Eutelinorum: item ♂♂ habent genas magnas, lateraversus et ultra apicem clypei valde productas. Abdomen sat breve in utroque sexu, segmento 2-o dimidium abdominis occupante.

A *Mormoniella* Ashm. imprimis occipite immarginato, a genere vero *Isocyrtus* Walk., cui ♂♂ structura antennae et genis elongatis vicini sunt, mandibulis 4-3-dentatis et callo metanoti parce piloso discedit. *Halomalus* igitur characteribus supra enumeratis primum locum inter genera Eutelinorum occupat.

Typus generis novi: *Halomalus crucifer* sp. nova.

Halomalus crucifer spec. nova.

2 ♂♂ 6 ♀♀.

Aeneo-viridis, coxis aeneis, pedibus fulvo-testaceis.

♀. Caput facie transverso-elliptica, clypeo producto, apice late leniter emarginato, antennis infra medium faciei paullo supra lineam ocularem insertis, insertionibus a margine oculorum duplo distantiae quam inter se recessis, infra insertiones leniter tuberculata, supra insertiones vix impressa, dense squamoso-punctata. Vertex sat longus, thorace latior, oculis vix exstantibus, nigris, fere glabris, postice immarginatus, medio emarginatus, insuper pro suscipiendo collo longo in medio occipitis profunde excavatus, genis pone oculos sat latis, ocellis in triangulum obtusum (122°) dispositis. — Antennae (Fig. 7c) breves, sensim dilatescentes, scapo lineari, vix curvato, pedicello sat brevi, annellis 2 laminaribus, his cunctis fulvis, flagello vero toto piceo, funiculo 6-articulato, articulis cunctis fortiter transversalibus, ad invicem isthmo coniunctis, sat longe pilis albis tenuibus hirtis, clava 3-articulata, ovata. — Mandibulae (Fig. 7d) longae, brunneae, dextra 4-, sinistra 3-dentatae; maxillae fuscae palpis pallidis 4-articulatis; labium obscurius, angustum, palpis pallidis, 3-articulatis.

Thorax longus, sat dure punctatus; pronotum breve, antice marginatum, versus latera dilatatum, collo sat longo; mesonotum suturis parapsidum antice tantum inchoatis, scutello postice dilatato, freno distincto, subtilius punctato,

squamulis fulvis; metanotum (Fig. 7b) longum, nucha maxima, globosa, grosse punctata instructum, carina media sat tenui, costula transversa acuta, plicis lateralibus confluente, immediate sub costula coarctatum, ante costulam sat iniquum, ubique dense punctulatum, stigmate parvo, brevi-ovato, callo punctato, parcissime piloso. — Alae (Fig. 7e) hyalinae, basi et speculo nudis, superficie reliqua breviter et sat parce griseo-pilosa, fimbria sat longa, nervis pallide fuscis proportione M : R : P = 14 : 7 : 9. — Pedes unicolores, fulvo-testacei solis coxis viridibus et unguibus infuscatis.

Abdomen brevi-ovatum, dimidium tantum longitudinis capitis et thoracis unitorum efficiens, nigro-aeneum, laeve, segmento 2-o dimidium abdominis occupante, terebra vix exserta, fulva, in exemplaribus maioribus parum infuscata.

Longitudo corporis 1,78—1,87 mm.

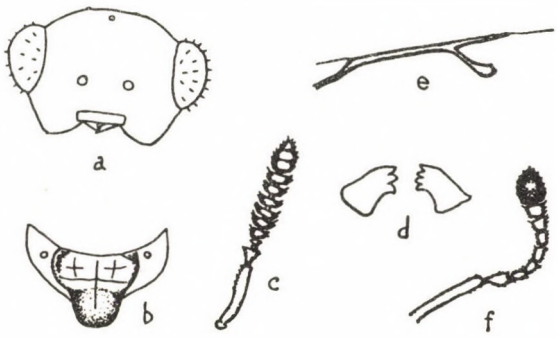


Figura 7. — Halomalus crucifer gen. n., sp. n.: *a)* ♂ caput antice conspectum, *b)* ♀ metanotum, *c)* ♀ antenna, *d)* ♀ mandibulae, *e)* ♀ nervatura proalae, *f)* ♂ antenna. (Cca 40-ies augmentata.)

♂ differt scapo antennarum (Fig. 7f) longiore, fortius curvato, articulis funiculi longioribus, clava rotunda sola nigra, ceterum antennis totis flavis, genis (Fig. 7a) lobi instar productis, nervo marginali parum dilatato.

Longitudo corporis 1,82 mm.

Legi in confinibus oppidi Soltvadkert die 14. Augusti 1945. in plantis ripariis gramineis stagnorum salinorum Hosszúvíz et Városi-tó dictorum.

Cotypi in collectione mea conservantur.

Lanceosoma gen. nov.

E vocabulis lancea et σῶμα, τό = corpus.

Characteres generis novi: antennae paullo supra medium faciei insertae, 13-articulatae: scapus, pedicellus, annelli 2, funiculus 6-articulatus, clava 3-articulata; ambae mandibulae 4-dentatae, oculi glabri, pronotum margine antico acuto, mesonotum suturis parapsidum imperfectis, metanotum breve,

carina media et plicis lateralibus instructum, absque nucha, callo parce piloso; abdomen sessile, longum, in ♀♀ lanceolatum.

Locus eius in familia Pteromalidarum, in subfamilia Pteromalinarum, in tribu Pteromalinorum, post genus *Trichomalus* Thoms. designandus est. Ab hoc genere distinguitur novum genus praecipue callo metanoti parce piloso et abdomine elongato.

Typus generis novi:

Lanceosoma althaeae spec. nova.
1 ♂ 6 ♀♀.

Laete viridis, nitens, hic-illic fere aureo-micans, basi antennarum et pedibus luteis, coxis viridibus, alis hyalinis.

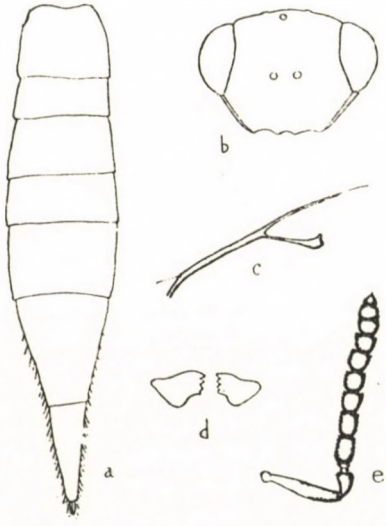


Figura 8. — *Lanceosoma althaeae* gen. n., sp. n.: *a)* ♀ abdomen, *b)* ♀ caput antice conspectum, *c)* ♀ nervatura proalae, *d)* ♀ mandibulae, *e)* ♀ antenna. (Cca 30-ies augmentata.)

♀. Caput (Fig. 8b) dense squamoso-punctatum, in impressione faciali et genis subtilius punctulatum, facie trapezoidali superne latissimo, antennis fere in medio faciei insertis, impressione supra insertiones leni, clypeo sat distincto, dense longitudinaliter strigoso, apice leviter emarginato, oculis globosis, glabris, piceis. Vertex brevis, thorace latior, postice immarginatus, ocellis in triangulum obtusum (121°) dispositis. — Antennae (Fig. 8e) sat longae, filiformes, scapo lineari, dimidio basali luteo, apicali violaceo-fusco, pedicello sat longo, fere duplo longiore, quam apice lato, nigro violaceo-micante, annellis 2 parvis, nigris, funiculo 6-articulato, articulis cylindricis, 1-o sesqui longiore, quam lato, 6-o quadrato, clava 3-articulata, longi-ovata, toto flagello nigro, breviter albo-piloso.

— Mandibulae (Fig. 8d) 4-4-dentatae, basi pallidae, apice brunneae; maxillae viridescentes, cardine triangulari, stipite sat lato, palpis 4-articulatis, linearibus, articulo 1-o et basi 2-i fuscis, ceterum albis, 4-o valde longo; labium angustum, viride, nitidissimum, palpis fuscis, 2-articulatis.

Thorax sat longus, dense squamoso-punctatus; pronotum breve, antice acute marginatum; mesonotum suturis parapsidum antice tantum indicatis, scutello convexo, ovali, freno sutura tenuissima discreto et fortius punctato, squamulae pallidae apice vix infuscatae; metanotum breve, nucha omnino absente, laevissimum et nitidissimum, carina media acuta, spatio medio parvo, cordiformi, plicis lateralibus sat acutis, basi et apice intus profunde foveatis, spiraculis oblongis, callo laevi, parcissime albo-piloso. — Alae (Fig 8c) longae, hyalinae, basi et speculo nudis, etiam nervis basali et cubitali nudis vel setis paucis instructis, superficie reliqua dense breviter fusco-pilosa, fimbria brevissima, nervis pallidis, proportione M : R : P = 12 : 8 : 11. — Pedes longi, tarsi metapedum longitudinem metatibiae attingentes, pallide testacei coxis viridibus et tarsis ultimis nigris.

Abdomen (Fig. 8a) valde elongatum, capite et thorace unitis fere duplo longius, viride, laeve, apice sat dense pilosum, terebra vix exserta.

Longitudo corporis 3,51—3,84 mm.

♂ valde similis feminae, differt antennis longioribus, pedicello breviore, articulo 1-o funiculi duplo, 6-o fere sesqui longiore, quam lato, clava longa, articulis singulis longioribus, quam latis, abdomine breviore, basi pallide maculato macula in medio segmentorum 2—4 extensa.

Longitudo corporis 3,21 mm, in quo caput cum thorace 1,41 mm, abdomen vero 1,8 mm efficit.

Cuncta mea exemplaria e cunabulis *Apionis validi* Germ. (Curc. Coleopt.) e caulibus *Althaeae officinalis* L. Colocae lectis obtinui. Caules primo vere collegi, hospites iam aestate antecendente reliquerunt cunabula, nonnulla tantum cadavera remanserunt in paucis cunabulis. Parasitae autem hospitis aderant: *Entedon apionis* Erd. in stadio pupali, *Lanceosoma* vero partim in stadio larvali perfecto, partim in stadio pupali. Prima specimina ♂ ♀ die 2. Maii 1947. apparuerunt, cetera ♀♀ diebus 5., 12. et 15. Maii. Pauca exemplaria in statu pupali mortua sunt.

Cotypi in collectione mea conservantur.

Pseudomerisus Erd. & Nov., gen. n.

Characteres generis novi: corpus metallicum, elongatum. Caput thorace latius, vertex postice immarginatus. Antennae infra medium faciei, in linea oculari insertae, in utroque sexu valde similes, scapo in ♂ incrassato, pedicello, annellis binis, funiculo 6-articulato et clava in ♂ 3-, in ♀ 2-articulata constantes, clava ovali, parum acuminata, at minime subulato-extracta. Mandibulae validae

4-dentatae, palpi maxillares 4-, labiales 2-articulati. — Thorax pronoto terete, sulcis parapsidum imperfectis, antice tantum incisis, metanotum medio carinatum, absque plicis et sulcis lateralibus et absque nucha. — Pedes metatibiis unicalcaratis. — Alae hyalinae, marginali et postmarginali elongatis, aeque longis, radio fere dimidio marginalis. — Abdomen sessile, in ♀ longum, acuminatum, capite et thorace simul sumptis longius, superne deplanata, terebra recondita; in ♂ elongato-ovatum, thoraci soli aequilongum.

Videtur in culmis Graminearum, in *Harmolitis*, vitam parasiticam degere.

Hoc genus novum structura metanoti inter Merisinos computatur. A *Meriso* Walk. differt clava antennarum non subulato-producta et abdomine minime cylindrico. Maxime vicinum est speciebus *Homopori* Thoms. aeneiventribus, at faciliter distinguitur clava ovata, nec subulato-producta.

Typus generis:

Pseudomerisus stipae Erd. & Nov., spec. n.

112 ♂♂ 56 ♀♀.

♀. — Laete viridis, capite magis cyaneo, abdomine fasciis violaceo aureoque micantibus. Oculi et ocelli ferrugineo-fulvi. Mandibulae brunneae. Antennae funiculo fulvo, singulis articulis supra et in extremitatibus fusco-umbratis, clava testacea, basi parum umbrata. Tegulae pallidae, nervi alarum pallide flavi. Pedes laete flavi, exceptis coxis et 2 trientibus basalibus femorum metallicis, tarsis ultimis fulvis.

Caput thorace latius, facie (Fig. 9d) parum transversa, orbitis internis fere parallelis, inferne parum emarginatis, antennis infra medium, fere in linea oculari insertis, clypeo apice parum emarginato, lateraliter incisione terminato, in toto peristomio radiatim usque ad insertiones antennarum et ad oculos dense striata; supra insertiones leniter impressa, lateribus grossius, ceterum autem lenius et densius squamoso-punctata. Vertex (Fig. 9a) dense squamoso-punctatus, immarginatus, ocellis in triangulum obtusum (100°) dispositis. — Mandibulae (Fig. 9b) validae, 4-dentatae, medio tuberculatae. — Antennae (Fig. 9 f) breves scapo lineari, annellis 2 laminaribus, articulis funiculi quadratis, ultimis transversis, clava brevi, ovato-acuminata.

Thorax sat gracilis, duplo longior quam latus; pronotum breve, antice immarginatum, transversaliter squamoso-punctatum; mesonotum sulcis parapsidum antice tantum observabilibus, scutum longum, scutello sesqui longius, pulchre rotundato-squamoso-punctatum, singulis squamulis duplo maioribus iis, quae in lateribus undique, in axillis et in scutello punctationem constituunt; scutellum oblongum, ovatum, convexum, frenum linea subtilissima et punctatione maiore discretum: metanotum fere laeve, subtilissime punctatum, carina media tenui, 4 foveis magnis et profundis, quarum 2 basi, 2 apice sunt collocatae, plicis

lateralibus omnino absentibus, spiraculis ovalibus, callo parcissime piloso. — Alae longae, sat angustae, fere invisibiliter pilosae propter pilos incolores, fimbria brevissima, basi et speculo nudis, basali brevissime piloso, nervis (Fig. 9c) sat longis, proportione M : R : P = 17 : 10 : 20. — Pedes (Fig. 9g) elongati, femoribus sat robustis, parce et breviter albo-pilosis, metatibiis unicalcaratis.

Abdomen longum, sessile, elongato-ovatum, acuminatum, laeve, segmentis 1-o, 5-o et 6-o fere aequilongis, 2-o brevissimo, 3-o et 4-o sensim longioribus, terebra recondita.

Longitudo corporis 2,28—2,60 mm.

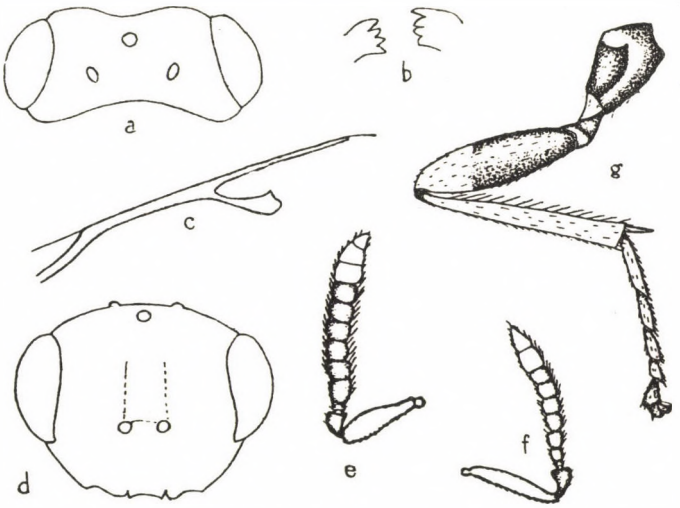


Figura 9. — *Pseudomerisus stipae* Erd. & Nov. gen. n., sp. n. : *a)* ♀ vertex, *b)* ♀ mandibulae, *c)* ♀ nervatura proalae, *d)* ♀ facies, *e)* ♂ *f)* ♀ antenna, *g)* ♀ metapes. (Cca 50-ies augmentata.)

Mas valde similis feminae, differt tantum antennis magis fuscis, clava sordide testacea, 3-articulata, scapo breviore et parum dilatata (Fig. 9e), abdomine plano, longi-ovato, rotundato.

Longitudo corporis 1,91—2,43 mm.

De biologia huius speciei sequentia constant. Cuncta specimina mea de *Stipa Ioannis* Čel. legi, et quidem Tompae 1 ♂ 1 ♀ die 6. Maii, 1 ♂ 1 ♀ die 9. Maii anni 1949., 1 ♀ 4. Maii 1950.; Kelebiae 6 ♂♂ 1 ♀ die 30. Aprilis 1949., dein venatione instituta in extensis Stipetis capillos suos evolventibus die 10. Maii 1949. cepi 102 ♂♂ et 50 ♀♀ una cum magna copia speciei *Harmolita scheppigi* Hed., quae computari potest hospes *Pseudomerisi*, demum 2 ♂♂ 1 ♀ die 24. Aprilis et 1 ♀ die 19. Maii 1950.

Cotypi in Museo Nat. Hung. Budapestini, in collectionibus Novicky-i Vindobonae, Ferrière-i Genavae in Helvetia. Szelényi-i Budapestini et mea conservantur.

Gen. Homoporus Thoms.

Thomson, Hymenoptera Scandinaviae, V. 1878. pag. 64—67.

Plures species huius generis excellunt abdomine integre sulphureo, de quibus Walker anglius descripsit speciem *fulviventris (Pteromalus fulviventris* Walk., Ent. Mag. III. 1835. p. 190., ♀), Thomson vero speciem secundam: *Homoporus gibbiscuta* (l. c. p. 66). De gramineis in littore aquarum diversarum, necnon in territoriis siccis, nonnullas ♀♀ legi, quae alienae sunt a 2 speciebus supra memoratis.

Species ventre metallico sunt multo minus numerosae. Förster descripsit *Pteromalum femoralem* (1841), quem Kurdjumov (Rev. Russe d'Ent. XIII., 1913. p. 10) in genus *Phaenacra* Först. posuit, quo genere sectiones A et B Thomsoni comprehendit. Thomson vero (p. 66) descripsit species *chlorogaster* et *crassiceps*. Masi proposuit (1924) pro speciebus sectionis B Thomsoni nomen genericum *Merisoporus*, quod tamen synonymum cum genere *Phaenacra* Först. censetur. Generi igitur postremo pertinent species europeae: *Pteromalus aeneus* Nees (p. 118), *P. discoideus* Nees (p. 119), *P. luniger* Nees (p. 119), *Semiotellus chalcidiphagus* Walsh & Ril. (1869. p. 152), *Phaenacra nubigera* Först. (1878. p. 52), *Homoporus crassinervis* Thoms. (p. 68) et *H. flaviscapus* Thoms. (p. 69). — Insuper inveni plures species aeneiventres, quae ad sectionem A Thomsoni, itaque in genus *Homoporus* proprie dictum pertinent, quas adhuc indescriptas teneo.

Sic coarctata extensione generis *Homoporus* Thoms. pro ♀♀ europaeis sequentem tabellam dichotomicam constituo.

♀♀

1. Abdomen integre metallicum 2
   Abdomen fere integre fulvum, vel brunneo-fulvum 7
2. Marginali, quam radius, fere sesqui usque duplo longiore 3
   Marginali et radio fere aequilongis 6
3. Funiculo et clava integre flavis 4
   Funiculo obscuro, clava obscure testacea
   H. chlorogaster Thoms.
4. Abdomen magis elongatum, funiculus longus articulis longioribus quam latis, articulo 1-o, quam 2-us, minore, sed minime annelliformi, quadrato
   H. cupreus sp. n.
   Abdomen brevius, funiculus articulis evidenter transversis, articulo 1-o annelliformi, multo latiore quam longo 5
5. Metanotum laeve, femora cuncta a basi ultra medium obscura
   H. pulchripes sp. n.
   Metanotum fortiter punctatum, femora testacea, posteriora solum infra infuscata
   H. sashegyensis sp. n.

6. Metanotum carinatum, antennae flavae, radio quam marginalis fere longiore *H. femoralis* Först.

Metanotum non carinatum, antennae nigrae; radio quam marginalis parum breviore *H. crassiceps* Thoms.

7. Articuli medii funiculi sesqui longiores, quam lati 8

Articuli medii funiculi quadrati 10

8. Thorax aureo-viridis, metanotum valde rugosum, duabus lineis rectis a spiraculis ad apicem nuchae convergentibus *H. auratus* sp. n.

Thorax aeneo- vel cyaneo-viridis 9

9. Dimidio basali scapi pallido, funiculo integre flavo, carina metanoti absente, metanoto simpliciter punctato *H. filicornis* sp. n.

Scapo (Fig. 10a) integre nigro, funiculo fusco-brunneo (saltem medio funiculi sec. Thomson), carina media acuta, metanoto sat rugoso-punctato, foveis basalibus longis et profundis *H. gibbiscuta* Thoms.

10. Metanotum laevissimum *H. laeviusculus* sp. n.

Metanotum coriaceum vel punctatum 11

11. Antennae (Fig. 10e) tenues, articulis funiculi fere moniliformibus, articulo 1-o funiculi quam 2-us multo minore, articulis 4—6 ceteris saepe obscurioribus *H. fulviventris* Walk.

Antennae crassae, subclavatae, articulis funiculi compactis, postannello articulis sequentibus fere conformi 12

12. Femora flava, alae dimidio basali vix visibiliter pilosae, nervo basali fere nudo *H. clavicornis* sp. n.

Femora basi nigra, nervus basalis dense pilosus *H. budensis* sp. n.

Hae ultimae 7 species fulviventres primo intuitu ad invicem valde similes sunt et in collectionibus sat rarae, ideoque sat incertae. Sat clare patet species *H. fulviventris* Walk., descriptio enim Walker-i, necnon Thomson-i, demum adnotationes Masi-i (Calcididi del Giglio, Ann. Mus. Civ. Genova, 1924. p. 231) apprime concordant tum cum specimine, quod a celeberrimo Szelényi accepi et quod ipse ita determinavit, tum cum speciminibus meis, quae de graminibus sat copiose legi. — Duo specimina legi, quae ut. *H. gibbiscuta* Thoms. determinavi, cum optime concordet descriptio originalis Thomson-i cum his speciminibus. Non sum tamen certus, an specimina itala, quorum in loco supra citato celeberrimus Masi mentionem fecerit, pertinerent ad speciem *H. gibbiscuta* Thoms., cum descriptio eorum a descriptione Thomson-i in nonnullis discreparet.

Mares multo rariores sunt, nec possunt adhuc in tabellam dichotomicam comprehendi. Videntur inter se longitudine articulorum funiculi discrepare.

Species huius generis sunt graminicolae, verosimiliter parasitae *Harmolitarum* in culmis viventium.

Typus generis est ab A s h m e a d (1904) designatus: *Pteromalus fulviventris* Walk.

Homoporus auratus spec. n.

1 ♀.

Excellit colore capitis et thoracis pulchre aureo, fere cupreo-viridi.

♀. — Caput squamoso-punctatum, pilis albis brevibus inspersum, thorace multo latius, crassum, oculis cerasinis sat parvis, facie transversali, antennis in medio faciei insertis. Vertex postice immarginatus, sat longus, fere cubicus, genis pone oculos sat latis, ocellis in triangulum obtusum (106°) dispositis. Antennae (Fig. 10b) filiformes, melleae, dimidio apicali scapi et pedicello superne fuscis.

Thorax longus, nitens; pronotum breve, antice sat acute marginatum, lateribus dilatatis; mesonotum suturis parapsidum ultra medium extensis, scutello convexo, ovato, freno linea discreto et minutius punctato, squamulis laete flavis; metanotum sat longum, in nucham brevem productum, carina media distincta, foveis basalibus magnis et profundissimis, inter hanc foveam et spiraculum oritur plica lateralis, quae inde directe pergit usque ad apicem nuchae, fere rugoso-punctatum, spiraculis ovalibus, callo fere laevi, vix piloso. — Alae hyalinae, basi et speculo nudis, superficie pilis punctiformibus, nervis pallidis, proportione M : R : P = 5 : 3 : 5. — Pedes pallide flavi, coxis posterioribus externe viridibus, interne fusco-pallidis, etiam tarsis ultimis vix infuscatis, unguibus solis fuscis.

Abdomen elongatum, fere longitudine capitis et thoracis unitorum, acuminatum, melleum, basi infuscatum, laeve, terebra nigerrima, crassa, vix exserta.

Longitudo corporis 2,97 mm.

Legi in phragmiteto rivi semiexsiccati Csikér dicti in confinibus oppidi Péterréve die 28. Augusti anni 1944.

Typus in collectione mea conservatur.

Homoporus filicornis spec. n.

1 ♀.

Praecedente minor, aeneo-viridis.

♀. — Caput facie transversa, elliptica, subtiliter punctata, versus os radiatim striata, antennis in medio faciei insertis, impressione faciali lenissima, oculis cerasinis, sat parvis, nudis; vertex brevis (praecedente multo brevior!), genis pone oculos angustissimis, postice immarginatus. — Antennae (Fig. 10c) longae, tenues, scapo dimidio apicali et pedicello fuscis, flagello toto laete flavo.

Thorax sat longus, scutello pulvinato, squamulis pallidis; metanotum medio dense punctulatum, carina media absente, plicis lateralibus nullis, fovea tantum basali impressa, spiraculis minutissimis, fere rotundis. — Alae nervis

pallidis, postmarginali longo, proportione M : R : P = 11 : 6 : 11. — Pedes pallide flavi coxis aeneis, unguibus solis fuscis.

Abdomen melleum, basi fuscum, laeve, nitidum, acuminatum, fere longitudine capitis et thoracis unitorum, terebra nigra, fere recondita.

Longitudo corporis 2,06 mm.

Exemplar unicum cepi in phragmiteto ripario stagni salini Városi-tó dicti in oppido Soltvadkert die 14. Augusti anni 1945.

Typus in collectione mea conservatur.



Figura 10. — Antennae ♀♀ : a) *Homoporus gibbiscuta* Thoms., b) *H. auratus* sp. n., c) *H. filicornis* sp. n., d) *H. clavicornis* sp. n., e) *H. fulviventris* Walk., f) *H. laevisculus* sp. n. (Cca 40-ies augmentata.)

Homoporus laeviusculus spec. n.

5 ♀♀.

Obscure cyaneus, metanoto nitidissimo, laevi, abdomine, antennis pedibusque cum coxis melleis.

♀. — Caput thorace multo latius, subtiliter squamoso-punctatum, versus os pulchre radiatim strigosum, clypeo indistincto, apice leniter emarginato, antennis (Fig. 10f) paullo infra medium faciei insertis, impressione faciali leni; vertex brevis, genis pone oculos angustis, oculis brunneis.

Thorax obscure cyaneus, concinne punctatus, metanoto inopinate laevissimo et nitidissimo, at concolore; pronotum antice immarginatum, scutellum pulvinatum freno fere indistincto, squamulis pallidis; metanotum breve absque nucha, carina media vix perceptibili (ibidem obsolete punctatum), plicis lateralibus nullis, foveis basalibus et apicalibus rotundis profundisque. — Alae hyalinae, nervis pallidis, proportione M : R : P = 6 : 4 : 9. — Pedes cum coxis mellei, coxae posteriores externe basi cyaneo-maculatae, unguibus fuscis.

Abdomen melleum, lateribus et iuncturis segmentorum mediorum anguste infuscatis, longum, capite thoraceque simul sumptis longius, glabrum, acuminatum, terebra nigra fere recondita.

Longitudo corporis 1,91—2,24 mm.

Typus est exemplar Colocae die 10. Iulii 1946. collectum, quod et ipse legi; paratypos vero cepi: 1 ♀ Tompae die 9. Septembris 1948. de *Andropogone ischaemo* L. (Gramin.), 1 ♀ in montibus Budensibus (Hármashatárhegy) die 5. Iulii 1949. 2 ♀♀ in Berhida die 30. Iulii 1952.

Typus et paratypi in collectione mea conservantur.

Homoporus clavicornis spec. n.

3 ♂♂ 5 ♀♀.

♀. — Obscure cyaneo-viridis, metanoto subtiliter coriaceo, flagello toto pedibusque flavis, coxis cyaneo-viridibus, basi femorum unguibusque fuscis.

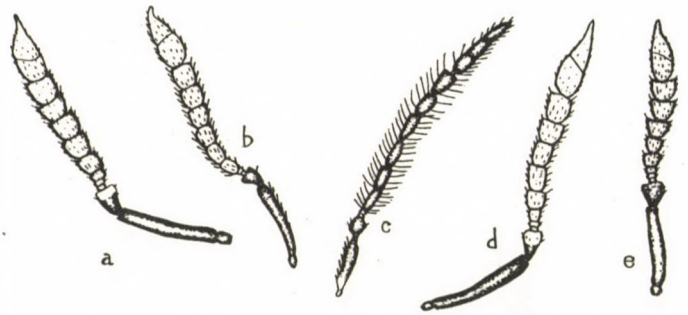


Figura 11. — Antennae: a) *Homoporus sashegyensis* sp. n. ♀, b) *H. budensis* sp. n. ♀, c) *H. clavicornis* sp. n., ♂, d) *H. cupreus* sp. n. ♀, e) *H. pulchripes* sp. n. (Cca 50-ies augmentata.)

Caput thorace latius, concinne punctatum, oculis nigris, glabris, vertice sat longo, genis pone oculos sat latis. — Antennae (Fig. 10d) subclavatae, scapo integre, basique pedicelli nigris.

Thorax concinne punctatus; pronotum breve, antice immarginatum, suturis parapsidum quadrantem tantum scuti mesonoti attingentibus, scutello convexo, squamulis pallidis; metanotum obsolete punctatum, breve, nucha absente, carina media debilissima, plicis lateralibus vix considerabilibus. — Alae hyalinae, nervis pallidis, pubescentia superficiei vix observabili, proportione nervorum M : R : P = 31 : 14 : 22. — Pedes pallide flavi, coxis cunctis cyaneo-viridibus, basi meso- et metafemorum pallide infuscatis, unguibus fuscis.

Abdomen capite thoraceque simul sumptis paullo longius, fulvum, basi fuscum, nonnunquam medio parum obscurius, nitidum, laeve, terebra nigra fere recondita.

Longitudo corporis 2,16—2,35 mm.

Mas differt: antennis fuscis, basi scapi flava, femoribus integre flavis, abdomine pallide fusco, ventre flavo, antennis (Fig. 11c) longis, articulis funiculi fere sesqui longioribus ac latis, longe et sat dense pubescentibus, clava longa, 3-articulata; metanoto carina media fere absente; abdomine longo, ovato, deplanato, apice late rotundato.

Quoad staturam et colorem similis est ♂♂ *H. fulviventris* Walk., faciliter distinguitur a posteriore articulis funiculi non quadratis.

Longitudo corporis 1,48—1,77 mm.

Legi specimina mea: in confinibus Miske, de graminibus altis et densis littoris rivi Vajas, 2 ♀♀ die 16. Iunii 1944.; Tompae, de graminibus in campo templi, 1 ♀ die 10. Septembris 1948., 1 ♂ 1 ♀ die 9. Iunii 1949. ibidem, et 1 ♂ die 18. Iulii 1950. ibidem; in montibus Budensibus (Csillebérc) 1 ♂ die 2. Iulii 1949; demum in Berhida 1 ♀ die 30. Iulii 1952.

Cotypi utriusque sexus in collectione mea conservantur.

Homoporus budensis spec. n.

2 ♀♀.

Praecedenti simillimus, at certe species distincta.

Corpus obscure cyaneum, antennis scapo et pedicello nigerrimis, ab annellis exinde testaceis, funiculo infuscato; nervis alarum testaceis, pedibus flavis, femoribus basi nigris, abdomine flavo, basi et marginibus segmentorum mediorum infuscatis.

Caput facie transversa, densissime punctata, inferne dense radiatim striata, antennis in medio faciei insertis, supra insertiones parum impressa, ocellis in triangulum obtusum (108°) dispositis. Antennae (Fig. 11b) subclavatae.

Thorax sesqui longior quam latus, pronoto brevi, antice immarginato, scutello magis gibberoso et supra prolongatam superficiem scuti elevato, cum in specie praecedente superficies scuti et scutelli unam lineam efficiant; metanotum punctatum, carina media basi et apice praesente, medio vero late absente. — Alae pilis sat longis et propterea ubique bene conspicuis, cum in specie praecedente propter brevitatem pilorum praesertim in dimidio basali aegre sint tantum conspicui speculumque male determinatum. Nervis parum crassioribus, marginali minus elongato, postmarginali longo, radio quam marginalis breviore, proportione M : R : P = 25 : 17 : 24, (itaque in specie praecedente marginalis fere duplo, in *H. budensi* tantum sesqui longior est, quam radius).

Abdomen capite thoraceque simul sumptis parum longius, laeve, nitidum, terebra nigra vix exserta.

Longitudo corporis 1,91—2,22 mm.

Ambo specimina in montibus Budensibus (Sashegy) legi, unum 22. Maii, alterum 10. Iunii 1951.

Cotypi in collectione mea conservantur.

Homoporus cupreus spec. n.

1 ♀.

♀. — Obscure cyaneo-viridis, cupreo-micans, antennis scapo et dimidio basali pedicelli concoloribus, parte reliqua laete flava ; oculis et ocellis brunneis ; pedibus flavis, coxis et macula basali femorum fuscis, tarsis ultimis infuscatis ; squamulis et nervis alarum flavis.

Caput thorace latius, dense punctatum, facie transversa, peristomio radialiter striato, clypeo antice mutico, antennis paullulum supra lineam ocularem, valde prope invicem, insertis, supra insertiones parum impressa, genis fere longitudine diametri longitudinalis oculorum, his globosis, nudis, orbitis internis versus os divergentibus. Vertex brevis, latus, dense punctatus, vix pilosus, immarginatus, ocellis in triangulum obtusum (112°) dispositis. — Antennae (Fig. 11d) parum elongatae, filiformes, scapo lineari, in triente basali curvato, pedicello sesqui longiore quam apice lato, annellis 2 parvis, transversalibus, funiculo 6-articulato, articulo 1-o parvo, quadrato, multo minore quam 2-us et sequentes, qui sunt quadrati, parum dilatescentes et sensim maiores, clava biarticulata, sutura obliqua, articulo 2-o longo, apice subulato ; totum flagellum parce, sed sat longe pallido-pilosum. — Mandibula utraque 4-dentata.

Thorax fere sesqui longior quam latus proportione 41 : 25 ; convexus, dense punctatus ; pronotum brevissimum ; mesonotum suturis parapsidum antice tantum indicatis, scutellum parum gibberosum, freno sat distincto ; metanotum fere dimidii longitudinis scutelli, obsolete punctatum, medio debilissime carinatum, 4 foveis profundis : 2 basi, 2 apice, infra foveas basales leniter impressum, apice acute marginatum, spiraculis longi-ellipticis, callo sublaevi, parce piloso. — Alae fere albae, pubescentia fere evanescenti, etiam fimbria vix visibili, nervis tenuibus proportione M : R : P — 40 : 13 : 23. — Pedes sat robusti, tarsis longis, debilibus, metatibiis quadrante apicali parum curvato, unicalcaratis, tarsis posticis quam metatibiae proportione 2 : 3 brevioribus.

Abdomen sessile, longi-ovatum, apice acuminatum, capite thoraceque simul sumptis proportione 9 : 11 longius, fere laeve, parcissime et brevissime albo-pilosum, terebra fere recondita.

Longitudo corporis 2,36 mm.

Legi Kelebiae (Darvas erdő) de graminibus die 18. Iunii 1951.

Typus in collectione mea conservatur.

Homoporus pulchripes spec. n.

14 ♂♂ 12 ♀♀.

♀. — Aeneo-viridis, oculis et ocellis brunneis, scapo antennarum aeneo, pedicello fusco, apice pallido, toto flagello testaceo ; squamulis testaceis, alis

hyalinis, nervis pallidissime flavis; pedibus flavis, coxis aeneis, femoribus ultra dimidium basale obscuris, tarsis ultimis brunneis.

Caput ubique dense reticulatum, peristomio radiatim striato, parce pilosum, antennis paullo supra lineam ocularem insertis, facie supra insertiones vix impressa, genis brevibus, dimidium diametri longitudinalis oculorum non aequantibus, orbitis internis paullulum emarginatis et versus os divergentibus; oculis ovalibus, breviter pilosis; vertex brevis, teres, immarginatus, ocellis in triangulum obtusum (110°) dispositis, posticis ab orbitis tam longe, quam ab ocello impare distantibus. — Antennae (Fig. 11e) breves, scapo lineari, pedicello fere globoso, vix longiore, quam apice lato, annellis 3 transversis, magnitudine parum crescentibus, funiculo 5-articulato, articulis longitudine et latitudine parum crescentibus, parum transversis, clava 2-articulata, elongata, apice aciculata.

Thorax proportione 17 : 10 longior quam latus, dense, axillis et scutello adhuc densius, squamoso-punctatus, postscutello et metanoto laevissimis, nitidissimis; suturis parapsidum in dimidio anteriore bene observabili, lateribus verticaliter declivibus axillarum supra lineam originum pro- et metalarum triangularibus a parte superna axillarum carina acuta discretis, dense et fortiter striatis: scutello parum pulvinato, postice fortiter dilatato, freno brevi, bene distincto; metanotum carina media completa gracilissima, basi 2 et apice 2 punctis grandibus rotundis, absque sulcis spiracularibus, callo obsoletissime punctato, parce piloso, lateribus teretibus, spiraculis parvis, ovalibus. — Alarum pubescentia fere invisibilis, proportiones nervorum M : R : P = 17 : 10 : 13. — Pedes robusti, sat breves, metatibiis unicalcaratis.

Abdomen sessile, thorace latius, ovatum, vix acuminatum, capite et thorace simul sumptis brevior proportione 14 : 13, nitidum, fere laeve, superne depressum, parce albo-pilosum, terebra recondita.

Longitudo corporis 2,17—2,63 mm.

♂. — Ad amussim concordat cum ♀ in coloratione corporis, antennarum, alarum et pedum, necnon in forma et sculptura corporis. Flagellum in nonnullis exemplaribus leniter infuscatum invenitur. Etiam structura antennarum similis est, excepto, quod clava in ♂♂ non habet apicem acuminato-subulatum, sed aequaliter ovatum. Abdomen longi-ovatum, thorace brevius et angustius.

Longitudo corporis 1,67—2,22 mm.

Specimina mea in declivibus calcariis ($CaCO_3$) montium Transdanubii de graminibus collegi, et quidem: in montibus Budensibus (Sashegy) 1 ♀ 16. Iulii 1951., 2 ♀♀ vero 2. et 22. Iulii 1952.; dein in confinibus oppidi Berhida 11 ♂♂ et 7 ♀♀ diebus 27—30. Iulii 1952.; demum in confinibus civitatis Sopron (Bécsi domb) 3 ♂♂ et 2 ♀♀ die 1. Augusti 1952.

Cotypi in collectione mea conservantur.

Homoporus sashegyensis spec. n.

1 ♀.

Valde similis speciei praecedenti ita, ut primo intuitu pro specie identica tenuissem eos. At speciminibus maturius perspectis ambas ab invicem specialiter distinxi. Sufficit hic descriptionem comparativam proponere.

Caput vertice paullulum longiore, ocellis in triangulum minus obtusum (103°) dispositis; antennis (Fig. 11a), praesertim basi funiculi, magis crassis, clava minus gracili, funiculo parum infuscato.

Thorax scutello longiore, minus dilatescente, freno longiore, lateribus axillarum declivibus, trianguliformibus, *dense punctatis*, *neque striatis*, squamulis testaceis, apice fuscis. Metanotum medio in dimidio basali carinatum, in dimidio apicali loco carinae late impressum, dense punctatum, foveis basalibus elongatis, fere dimidium longitudinis metanoti aequantibus, extremis lateribus calli acutissime carinatis, (in praecedente ibidem sine vestigio carinae). Pubescentia alarum etsi brevissima, tamen magis observabili, postmarginali parum longiore proportione M : R : P = 17 : 9 : 15. — Pedes magis pallidi, metafemora tantum inferne fusco-maculata.

Abdomen fere ut in specie praecedente.

Longitudo corporis 2,40 mm.

Unicam ♀ legi in montibus Budensibus (Sashegy) una cum praecedente die 16. Iulii 1951.

Typus in collectione mea conservatur.

TORFMOORE IM NORDEN DES UNGARISCHEN TIEFLANDES

T. SIMON
Botanisches Institut der Universität Debrecen

(Eingegangen am 31. Okt. 1952.)

Das Botanische Institut der Universität Debrecen führt schon seit April 1948 pflanzengeographische Untersuchungen im Tieflande der Komitate Bereg—Szatmár durch. Im Lichte der neuesten geomorphologischen Forschungen wurde das Bereg—Szatmárer Tiefland nach der im späten Pleistozän stattgefundenen Senkung der Randteile des Schuttkegels des nordöstlichen Alföld zum Bett der holozänen Überschwemmungen der Flüsse Tisza, Szamos, Tur und Kraszna. In diesem feuchten Überschwemmungsgebiet wuchsen weit ausgedehnte Auenwälder *(Ulmeto—Fraxineto—Roboretum)* mit dichter Gebüschschicht, abwechselnd mit den in den höheren Lagen vorkommenden Eichen-Weissbuchenwäldern *(Querceto—Carpinetum)*. Die heutigen Überreste dieser Wälder bewahren die Pflanzen der einstmaligen Wälder des Alföld der postglazialen Buchenzeit. Hier sei vor allem das Vorkommen der Buche und als charakteristischer montaner Unterwuchs das der Arten *Carex pilosa*, *Gagea spathacea*, *Fritillaria Meleagris*, *Leucojum vernum*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *Euphorbia Amygdaloides*, *Campanula Trachelium* usw. hervorgehoben (3, 4). Die grossen Wälder gingen mehrheitlich zugrunde, doch verraten die an ihrer Stelle entstandenen sekundären Rasen, so wie die Waldreliktarten der Weiden und Wiesen, ihre einstmalige grosse Ausdehnung. Die häufige Veränderung der Flussläufe findet in den verlassenen, in verschiedenen Stadien der Verlandung befindlichen Flussbetten seinen sichtbaren Ausdruck.

Im Jahre 1951 gelangte ein Teil des Gebietes zur ausführlichen geobotanischen Kartierung. Im September des Jahres 1952 wurden nördlich des kartierten Gebietes, zwischen den Ortschaften Csaroda und Daróc, die ersten Torfmoore des Alföld gefunden.

Beide Moore liegen in verlassenen Flussbetten. Im Sinne der Einteilung nach P o s t handelt es sich um topogene, d. h. durch lokale Lebensfaktoren bedingte Übergangsmoore. Beide Moore sind durch Wälder geschützt und dürften besonders in der Vergangenheit unter der Schutzwirkung der damaligen üppigen Auenwälder gestanden haben, was — zumindest für die nahe Vergangenheit — auch auf den älteren Landkarten bestätigt wird. Ihre Höhe beträgt etwa 111 bzw. etwa 108 m ü. d. M. Ihr Bodengrund besteht aus

feinem grau-blauem Ton, über dem — auf Grund der bisherigen Bohrungen — Torf von wechselnder Dicke (bis zu 1,6 m) und Beschaffenheit liegt, der reich mit Wasser durchtränkt ist und stellenweise sogar Wasserkammern aufweist. Die Kühlwirkung des mit Wasser durchtränkten Torfes, die Tiefe des Flussbettes im Verhältnis zu seiner Umgebung, lassen auch ohne Messungen den Schluss auf ein kühles Mikroklima zu. Als günstiger Umstand gesellt sich zu diesen lokalen Faktoren die Menge des Niederschlages, der nach der von Bacsó—Kakas—Takács auf Grund des 40jährigen Durchschnitts verfassten Karte einen Jahresdurchschnitt von 600—700 mm zeigt: diese Niederschlagsmenge überragt bedeutend die der umgebenden Gebiete des Alföld. Nach den erwähnten Verfassern zeigt sich auch eine ähnliche Differenzierung auf Grund der Luftfeuchtigkeit des Monats Juli (70—75%) und auf Grund des 30jährigen Durchschnitts der Wärmesummen der Vegetationsperioden (2900—3000° C) (1). Das Alter der Moore soll durch pollenanalytische Untersuchungen geklärt werden, ihre Entstehung fällt wahrscheinlich in das Ende der letzten glazialen Periode.

Das kleinere Torfmoor liegt in der Nähe der Ortschaft Csaroda im »Bábtava«, in der einstigen Strömungslinie der Biegung eines verlassenen Flussbettes. Seine Ausdehnung beträgt etwa 60×20 m. Am sanft ansteigenden westlichen Abhang des Flussbettes wird es von einem mit Schilf bestandenen Weidenmoor *(Salicetum cinereae calamagrostidosum)* und dann von *Glyceria maxima*-Beständen umsäumt, die mit Bulten der steifen Segge *(Caricetum elatae)* vermischt sind. Von Osten her schmiegt sich junger Erlenbruchwald *(Cariceto elongatae—Alnetum)*, Weidenmoor bzw. eine Grosseggen-Zone an das Torfmoor. In den Randzonen wächst eine Reliktart aus der Eiszeit: *Comarum palustre*. Die charakteristische Pflanze des Weidenmoor-Schilf-Komplexes ist die stellenweise in grossen Massen vorkommende *Urtica kioviensis*. Im Erlenmoor bilden *Dryopteris Thelypteris*, *Menyanthes trifoliata* und *Lysimachia vulgaris* verschiedene Fazies; Konsoziationen bilden *Salix pentandra* und *Populus tremula*, es erscheint Torfmoos *(Sphagnum palustre, S. recurvum)*, sowie das seltene *Calliergon cordifolium*. Der grösste Teil des eigentlichen Moors, das sich über dem mit *Sphagnum* bewachsenen Torf ausbreitet, wird von *Eriophorum vaginatum*-Bulten bedeckt *(Eriophoreto—Sphagnetum recurvi)*, deren Schlenken mit Torfmoos ausgefüllt sind. Auf den Torfmoospolstern kriecht als Glazialrelikt eine auffallend grossblättrige und grossbeerige Form des *Oxycoccus quadripetalus* und vereinzelt wächst *Carex lasiocarpa*. In der Gebüschschicht sind neben *Betula pubescens* vor allem *Salix aurita* und *Frangula Alnus* bedeutend, in der Baumschicht *Populus tremula*. Die *Eriophoreto—Sphagnetum*-Assoziation geht gegen ihren Rand zu in *Cariceto lasiocarpae—Sphagnetum* (hauptsächlich *S. palustre)* über. In den Schlenken kriecht *Comarum*, auf den Polstern *Oxycoccus*. Die Geschlossenheit der Baumschicht erreicht hier stellenweise 50%. In beiden Pflanzengesellschaften ist *Aulacomnium palustre* verbreitet, während *Polytrichum strictum* selten ist.

In Bezug auf die Vegetation weicht das Moor des »Nyírestó« nur wenig vom ersten Moor ab. Die zwei Moore liegen in der Luftlinie etwa 1300 m voneinander entfernt. Das Moor des »Nyírestó« ist jedoch weit grösser, es erstreckt sich über ungefähr 200×40 m. In einer Zonation, die ähnlich der beschriebenen ist, wird der grösste Teil des Moors auch hier von *Eriophoreto—Sphagnetum recurvi* — wenn auch mit einer spärlicheren Gebüschschicht — bedeckt. In der Moosschicht der Schlenken tritt neben *Sphagnum recurvum* hier auch *S. magellanicum* auf. Im *Cariceto lasiocarpae—Sphagnetum* wachsen die in Ungarn seltenen *Drepanocladus exannulatus* und *Polytrichum commune*. In beiden Pflanzengesellschaften ist *Oxycoccus* reichlich und *Polytrichum strictum* spärlich. An entsprechenden Orten kommen auch hier *Salix aurita*, *S. pentandra*, *Comarum palustre* und *Urtica kioviensis* vor. Es muss hier noch erwähnt werden, dass Prof. O. Schwarz im *Eriophoreto—Sphagnetum recurvi* ausser *Boletus scaber* auch die Arten *B. rimosus* und *B. nigricans* bzw. *Amanitopsis vaginatus* erkannt hat, anlässlich einer späteren gemeinsamen Exkursion.

Dies ist der Herbstaspekt der zwei Moore. Der einst in Vindornya gewachsene *Oxycoccus* — eine seltene Pflanze der Torfmoore der Karpaten — kann somit wiederum als Glied der ungarischen Flora angesehen werden (5). *Eriophorum vaginatum*, ein boreales Element, ist die Pflanze von Übergangs- und Hochmooren, es ist in Ungarn bisher ausschliesslich aus den Mohos-Mooren bei Kelemér bekannt, also neu für das Alföld (6). In die Flora des Alföld ziehen nunmehr die Torfmoose ein, so *Sphagnum palustre*, *S. recurvum*, *S. magellanicum*, *Drepanocladus exannulatus*, *Polytrichum commune* und *strictum*. Seit der im Jahre 1913 erfolgten Entdeckung von Bátorliget ist kein derartig mannigfaltiges Vorkommen von glazialen Relikten und seltenen nördlichen Elementen mehr angetroffen worden. Auch die Tierwelt dieser beiden Moore verspricht viel Interessantes. So wurde z. B. die im Alföld nur aus Bátorliget und Haláp bekannte Eidechse des Hochgebirges, die *Lacerta vivipara* beobachtet.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass diese reliktartigen Vegetationstypen im Alföld mit ihren Torfmoosassoziationen alleinstehend in der Vegetation Ungarns sind. Sie besitzen demnach sowohl für die vegetationsgeschichtlichen Untersuchungen (Pollenanalyse) wie auch als Beweisstücke der Urvegetation eine grosse Bedeutung. Das Relikttorfmoor Szernye bei Fornos, das sich in Luftlinie ungefähr 30 km von diesen beiden Mooren befindet, war einst sehr reich an borealen Elementen (z. B. *Calla*, *Scheuchzeria*, *Carex limosa* usw.) und die Möglichkeit, dass sie vorkommen ist auch hier nicht von der Hand zu weisen (2). Gleichzeitig sei auch mitgeteilt, dass G. Kulcsár im Frühjahr des Jahres 1952 im »Téb«-Wald von Tarpa bzw. im »Közös«-Wald von Daróc die in Ungarn noch nicht mit Sicherheit bekannte *Gagea spathacea* gesammelt hat.

Die Moore sind bereits vom Staatlichen Rat für Naturschutz zum Schutzgebiet erklärt worden.

An dieser Stelle sei Prof. R. Soó für seine wertvollen Ratschläge und Anweisungen sowie Institutsleiter Á. Boros für die Bestimmung der Moose und für die Mitteilung der bryologischen Angaben der beste Dank ausgesprochen.

LITERATUR

1. *Bacsó N., Kakas J., Takács L.:* Magyarország éghajlata (Das Klima Ungarns). Földr. Könyv- és Térképtár Ért. II. 7—12. 1951., bzw. Földr. Ért. I. 1952. (nur ung.).

2. *Boros Á.:* Közép- és Nyugat-Magyarország Sphagnum-lápjai növényföldrajzi szempontból. — Die Sphagnum-Moore Mittel- und West-Ungarns vom pflanzengeographischen Standpunkte. A debr. T. I. Tud. Társ. Honism. Biz. kiadványai II. 5. 1925—26.

3. *Simon T.:* Montán elemek az Északi-Alföld flórájában és növénytakarójában. — Montane Elemente in der Flora und Vegetation im Norden des Ungarischen Tieflandes. Annales Biol. Univ. Debreceniensis I. 1950.

4. *Simon T.:* Montán elemek az Északi-Alföld flórájában és növénytakarójában II. (Montane Elemente in der Flora und Vegetation im Norden des Ungarischen Tieflandes II.) Les éléments montagnards dans la flore et végétation de l'Alföld septentrional. II. Annales Biol. Univ. Hungariae I. 1952.

5. *Soó R.:* Északi reliktumnövények Magyarország flórájában. — Boreale Reliktpflanzen in der Flora des historischen Ungarn. AGH. II. 1. 1938—39.

6. *Soó—Jávorka:* A magyar növényvilág kézikönyve, 1951. (Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt (nur ung.).

СФАГНОВЫЕ БОЛОТА НА »СЕВЕРНОЙ НИЗМЕННОСТИ«

Т. Шимон

Ботанический Институт при университете, Дебрецен

Резюме

В сентябре 1952 года автор открыл — впервые на Великой Венгерской Низменности — два сфагновых болота в северовосточном углу упомянутой низменности, вблизи деревни Чарода.

Сфагновые болота, находящиеся под защитой леса *(Ulmeto-Fraxineto-Roboretum)*, окружены ивовым и ольховым болотами. На влажном, полутораметровом моховом торфе болот живут ассоциации »*Eriophoreto-Sphagnetum recurvi*« и »*Cariceto lasiocarpae-Sphagnetum*«. В обеих ассоциациях имеется проживающий массами гляциальный реликтовый вид: клюква обыкновенная *(Oxycoccus quadripetalus)*.

В последней ассоциации, а также и в ивовом болоте находится такой же гляциальный реликтовый вид, как первый — сабельник болотный *(Comarum palustre)*.

Сфагновый покров образуется из следующих видов: *Sphagnum palustre, S. recurvum, S. magellanicum*.

Клюква обыкновенная представляет собой новый вид на территории нашей страны, сфагновые же болота со своими бореальными элементами являются новым открытием на территории Венгерской низменности.

EXPERIMENTS IN THE TRANSPLANTATION OF FISH SKIN

(MARKING FISH BY SKIN-TRANSPLANT)

GY. FÁBIÁN

Biological Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Tihany

(Received September 28. 1951.)

In connection with transplantation experiments on guinea-pig skin I also endeavoured to study the possible changes occurring in pieces of skin transplanted on fish. Two exhaustive works on this subject are known in literature (Nardi, 1935 : Sauter, 1935) which for the first time record systematic transplantation experiments in connection with fish. Apart from changes concerning regeneration of the scales, these authors mainly emphasise that pieces of skin and flesh transferred by auto-transplantation always keep their original tissue structures.

Between October-December 1949, on specimens of *Blicca björkna*, *Rutilus rutilus*, *Abramis brama* and *Cyprinus carpio*, 10—12 cm long, I transplanted small pieces of skin from the light-coloured areas beneath the lateral line, where the subcutaneous connective tissue is rich in guanine, or from the lateral line area itself, to the dark dorsal side. I studied the behaviour of the guanine layer at the time of transplanting and the regeneration of the scales in the transplant, which varied according to the region of the body to which transplantation was made. These investigations are still in progress but, besides this short preliminary notice, I should like to call attention to a possible method which may prove useful in practical fish-farming.

In the course of the transplantation experiments I succeeded in working out a method for transplanting skin which is so quick and can be mastered so easily that anyone can make from 20 to 30 transplantations in 2 to 3 hours. As stated in the literature mentioned above, and confirmed by my own investigations on the fish of the Balaton, it is only at the beginning that the transplanted skin undergoes any changes due to settling, wound-healing and regeneration of scales. Later, maintaining its own tissue structure, it leaves a definitely recognizable mark on the place to which it has been transferred (and where the surrounding tissues are different). Histological studies of specimens from my own series of experiments were made at different periods and it transpired that there were transplants of several months, of half a year, and one specimen *(Leuciscus)* of a series put on the experiment in the autumn of 1949 is still alive (Fig. 1), two specimens died just a few months ago. These all confirm

the lasting nature of the skin transplants. This fact led to the idea that marking fish by skin transplants may possibly be useful in solving one of the practical problems of fish breeding.

The transplantation is made by laying the fish on its side, removing the scales from a small area on the dark dorsal side, then, with sharp pointed scissors, cutting a »window« in the skin, the size of the intended transplant. Then a slightly larger positive piece is cut from the lighter-coloured skin of the abdomen or the side. This is set into the window, with or without scales, and the borders smoothly adjusted under the edges of the window so that the piece transplanted does not fall out. After this the fish can be put back into the water



Fig. 1. Detail of dorsal side of a *Rutilus rutilus*, a transplant made October 26th 1949, with a piece of skin taken from the paler side of the fish. Author's photograph,, taken September 26th, 1951

without further treatment. The whole process takes no longer than the time a small fish of this type can live out of water. The only essential point is that the treated animals should be kept in a reservoir with water colder, if possible, than 10—12°, to avoid infection. No disinfection or stitching is needed.

One need not think that by this method all other methods of marking fish are made superfluous. It can be used for marking series of specimens used for experiments concerning crossing, growth, migration, or spreading. When marking whole series, this may be done by varying the side and the position relative to the dorsal fins. Unskilled labour can be taught to do the marking, which can be carried out in the wintering pools as winter employment. Later, when the specimens are transferred to their spring quarters, the number of marked speci-

mens can be registered, and also those where the marking has become detached during the first few days. From my own experience I estimate the number of the latter to be about 5%.

It is planned to try this marking out on silures in the autumn of this year *(Silurus glanis)*.

ПОПЫТКИ ПО ТРАНСПЛАНТАЦИИ РЫБНОЙ КОЖИ

(Отметка рыб с помощью трансплантации кожи.)

Д. Фабиан

Биологический исследовательский институт Академии Наук Венгрии, Тихань

Резюме

В порядке исследований по трансплантации рыбной кожи, автором был разработан простой и быстрый метод для трансплантации кожи, названный им »простой карманной трансплантацией«. В виду того, что этот метод позволяет вести 20—30 трансплантаций в течение 2—3 часов, автор рекомендует этот способ для практиков рыбного хозяйства как метод отметки рыб.

Сущность метода состоит в том, что богатая гуанином, серебристая часть кожи трансплантируется на темную спинную сторону рыбы. Опыт, накопленный автором в течение двух лет, показывает, что эта пометка не изчезает, а остается легко узнаваемой до конца жизни отмеченного экземпляра.

Приложенный снимок изображает трансплантацию, проведенную 2 года тому назад на *Rutilus rutilus*.

Les *Acta Biologica* paraissent en russe, français, anglais et allemand et publient des travaux du domaine des sciences biologiques.

Les *Acta Biologica* sont publiés sous forme de fascicules qui seront réunis en un volume.

On est prié d'envoyer les manuscrits destinés à la rédaction et écrits à la machine à l'adresse suivante:

Acta Biologica, Budapest V., Nádor-utca 12.

Toute correspondance doit être envoyée à cette même adresse.

Le prix de l'abonnement annuel est de 110.— forints ($ 6.50) par volume.

On peut s'abonner à l'Entreprise du Commerce Extérieur de Livres et Journaux »*Kultúra*« (Budapest, VI., Sztálin-út 21. Compte-courant No. 45-790-057-50-023.) ou à l'étranger chez tous les représentants ou dépositaires.

The *Acta Biologica* publish papers on biological subjects in Russian, French, English and German.

The *Acta Biologica* appear in of parts various size, making up one volume.

Manuscripts should be typed and addressed to:

Acta Biologica, Budapest V., Nádor-utca 12.

Correspondence with the editors and publishers should be sent to the same address.

The rate of subscription to the Acta Biologica, is 110. — forints ($ 6.50) a volume. Orders may be placed with »*Kultúra*» Foreign Trade Company for Books and Newspapers (Budapest VI., Sztálin-út 21. Account No. 45-790-057-50-032) or with representatives abroad.

Die *Acta Biologica* veröffentlichen Abhandlungen aus dem Bereiche der biologischen Wissenschaften in russischer, französischer, englischer und deutscher Sprache.

Die *Acta Biologica* erscheinen in Heften wechselnden Umfanges. Mehrere Hefte bilden einen Band.

Die zur Veröffentlichung bestimmten Manuskripte sind, mit Maschine geschrieben, an folgende Adresse zu senden:

Acta Biologica, Budapest V., Nádor-utca 12.

An die gleiche Anschrift ist auch jede Korrespondenz, bestimmt für die Redaktion und den Verlag, zu senden.

Abonnementspreis pro Band 110.— Forint ($ 6.50). Bestellbar bei dem Buch- und Zeitungs-Außenhandels-Unternehmen »*Kultúra*« (Budapest VI., Sztálin-út 21. Bankkonto Nr. 45-790-057-50-032) oder bei seinen Auslandsvertretungen und Kommissionären.

64,— Ft

INDEX

F. Mihályi—Á. Soós—M. Sztankay-Gulyás—N. Zoltai: Préparatifs entomologiques pour la lutte contre les Moustiques piqueurs et le paludisme sur les bords du lac Balaton. — Ф. Михальи—А. Шоош—М. Станкаи-Гуйяш—Н. Золтаи: Энтомологическая подготовка борьбы с кровососущим комаром и малярийным анофелесом на берегу озера Балатон 1

A. Ábrahám: Die Innervation der Blutgefässe. — *A. Ábrahám:* Innervation of Blood Vessels. — А. Абрахам: Иннервация кровеносных сосудов 69

П. Эреш: Исследование естественной рыбопродукции рыбоводных прудов. — *P. Erős:* Untersuchung des natürlichen Ertrages der Fischteiche 161

B. Párducz: Zur Mechanik der Zilienbewegung — Б. Пардуц: О механизме движения ресничек 177

J. Erdős: Pteromalidae hungaricae novea 221

T. Simon: Torfmoore im Norden des Ungarischen Tieflandes — Т. Шимон: Сфагновые болота на „Северной Низменности" 249

Gy. Fábián: Experiments in the transplantation of fish skin. — Д. Фабиан: Попытки по трансплантации рыбной кожи 235

Akadémiai Kiadó (Budapest V., Alkotmány-u. 21.) Felelős: Mestyán János

Akadémiai nyomda, Gerlóczy-utca 2, — 21650/53 — Felelős vezető: ifj. Puskás Ferenc

ACTA BIOLOGICA

ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS
A. ÁBRAHÁM, I. BOROS, B. FALUDI, R. MAUCHA, R. SOÓ

REDIGIT
R. RAPAICS

TOMUS IV. FASCICULI 3—4.

MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BUDAPEST, 1953

ACTA BIOLOGICA

A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA BIOLÓGIAI KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTŐSÉG: BUDAPEST, V., NÁDOR-U. 12. ÉS KIADÓHIVATAL: BUDAPEST, V., ALKOTMÁNY-U. 21.

Az *Acta Biologica* orosz, francia, angol és német nyelven közöl értekezéseket a biológia köréből.

Az *Acta Biologica* változó terjedelmű füzetekben jelenik meg, több füzet alkot egy kötetet.

A közlésre szánt kéziratok, géppel írva, a következő címre küldendők:

Acta Biologica szerkesztősége: Budapest, V., Nádor-utca 12.

Ugyanerre a címre küldendő minden szerkesztőségi és kiadóhivatali levelezés.

Az *Acta Biologica* előfizetési ára kötetenként belföldre 80·— Ft, külföldi címre 110·— Ft (6.50 $). Megrendelhető a belföld számára az *Akadémiai Kiadónál* (Budapest, V., Alkotmány-utca 21., Bankszámla 04-878-111-48), az Akadémiai Könyvesboltban (Budapest, Váci-utca 22.). A külföld számára a »*Kultúra*« Könyv és Hírlap Külkereskedelmi Vállalatnál (Budapest, VI., Sztálin-út 21. Bankszámla: 45-790-057-50-032), vagy külföldi képviseleteinél és bizományosainál.

»*Acta Biologica*« публикует трактаты из области биологии на русском, французском, английском и немецком языках.

»*Acta Biologica*« выходит отдельными выпусками разного объема. Несколько выпусков составляют один том.

Предназначенные для публикации рукописи (в напечатанном на машинке виде) следует направлять по адресу:

Acta Biologica, Budapest, V., Nádor-utca 12.

По этому же адресу направлять всякую корреспонденцию для редакции и администрации.

Подписная цена »*Acta Biologica*« — 110 форинтов за том. Заказы в стране принимает »*Akadémiai Kiadó*« (Budapest, V., Alkotmány-u. 21. Текущий счет № 04-878-111-48), а для заграницы, предприятие по внешней торговле книг и газет »*Kultúra*« (Budapest, VI., Sztálin-út 21. Текущий счет №: 45-790-057-50-032) или его заграничные представительства и уполномоченные.

DIE MODERNEN GRUNDSÄTZE DER PHYLOGENIE IM NEUEN SYSTEM DER BLÜTENPFLANZEN

R. SOÓ
Ordentl. Mitglied der Akademie
Botanisches Institut der Kossuth-Universität, Debrecen

(Eingegangen am 25. Nov. 1952)

Das Problem der Entstehung der lebenden Materie und der zellosen Lebensform darf seit den Forschungen von B a c h, T a u s o n, O p a r i n und L e p e s c h i n s k a j a als gelöst betrachtet werden. Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt beginnt mit der Ausbildung der pflanzlichen Nährungsweise. Die ersten lebenden, aus Eiweissverbindungen aufgebauten Koazervaten standen mit ihrer Umwelt in einem dynamischen Stoffwechselverhältnis, sie nahmen von der Umwelt gelöste organische Stoffe auf, wiesen also eine h e t e r o t r o p h e Ernährungsweise auf. Die der Umwelt gegenüber widerstandsfähigeren, lebensfähigeren Formen blieben erhalten und entwickelten sich weiter. Es ist vielleicht das E i s e n, das als leitender und stimulierender Stoff, als Biokatalysator der beginnenden tierischen Organisation anzusehen ist, während die Gegenwart von M a g n e s i u m die Entwicklung des pflanzlichen Organismus gefördert haben dürfte. Die Erscheinung der ersten Zelle, dann die Entstehung des Zellkernes bzw. der Zellwand sind weitere wesentliche Phasen der Stammesgeschichte der Lebewesen.

Zwischen der zunehmenden Ernährung der urzeitlichen lebenden Organismen und zwischen dem Verbrauch an organischen Nährstoffen der Umwelt kommt es zu einem immer grösseren Gegensatz. Die Auflösung dieses Gegensatzes, d. i. das Erhaltenbleiben und die Weiterentwicklung der Organismen wird durch ihre Anpassung ermöglicht. Durch die Veränderung des Stoffwechseltypus, durch die Aufnahme anorganischer Stoffe und durch deren Assimilation zu organischen, lebenden Stoffen bildet sich die a u t o t r o p h e, pflanzliche Lebensweise aus. Die Photosynthese tritt mit der Bildung der Farbstoffe, so des Chlorophylls, in einer bereits späteren Phase der Stammesgeschichte auf. Durch den im Laufe der CO_2-Assimilation ausgeschiedenen freien Sauerstoff, der als aktiver Wirkstoff in Erscheinung tritt, wirkt die Pflanze ihrerseits auf ihre Umwelt ein und ermöglicht einen raschen Entwicklungsprozess der Lebewesen der Erde, die Phylogenese aller Organismen, die sich sowohl an den im Wasser aufgenommenen Sauerstoff, d. h. an die Lebensweise im Wasser, als auch an den Sauerstoff der Atmosphäre, d. h. an die Lebensweise auf dem Lande angepasst haben. Die autotrophe Pflanzenwelt war also aus dem Gegensatz

zwischen der lebenden Materie und deren Umwelt entstanden (B a r a n o w). Es erscheinen nun die chemo- und photosynthetisierenden Bakterien. Die ursprünglicheren Typen der Bakterien sind die anaeroben Organismen, die zu ihrer Atmung den in organischen Verbindungen gebundenen Sauerstoff verwenden, während die aeroben Typen später entstanden, da der freie Sauerstoff in der Atmosphäre der Erde ja erst nach der Entstehung der assimilierenden autotrophen Pflanzenwelt erschienen war.

Mit der Ausbildung der Chemo- und Photosynthese kann man erst von einem wirklichen Beginn der Stammesgeschichte der Pflanzenwelt sprechen. Ausser den Bakterien bezeichnen die Blaualgen als Organismen ohne Zellkern *(Akaryobionta)* die zweite Stufe der Entwicklung. Bei diesen zwei Gruppen sind viele ursprüngliche Charakterzüge erhalten geblieben und sie haben keine neuen Typen höherer Ordnung hervorgebracht. (Der phylogenetische Zusammenhang der Blau- und Rotalgen ist umstritten.) Die Differenzierung der organischen Welt setzt mit dem Auftreten der Flagellaten ein, von ihnen stammen alle Entwicklungslinien der *Protobionta*, so auch die gesamte Tierwelt, ab. Nach Verlust ihres Farbstoffes gingen sie zum Teil auf tierische Ernährungsweise über, es entwickelte sich ein neuer Stoffwechseltypus, der auf dem Abbau der als Nahrung aufgenommenen komplizierten organischen Stoffe und auf der Oxydierung der so gewonnenen Verbindungen beruht. Die grossen Stämme der Pflanzenwelt, die einzelligen *Protophyta*, die einen Thallus aufweisenden *Thallophyta* sowie die Sprosse bzw. Telome besitzenden *Cormobionta (Cormophyta* oder *Telomophyta)* können letzten Endes auf die Flagellaten zurückgeführt werden. Die Vervollkommnung des Stoffwechsels, die Ausbildung des mehrzelligen Organismus, und die Erscheinung der geschlechtlichen Vermehrung, die Entwicklung des Generationswechsels, die Anpassung an das Land- und Luftleben und infolgedessen die allmähliche Reduktion der an das Wasser gebundenen, sich sexuell fortpflanzenden Generation (Gametophyten) und das Aufkommen der sich an das Landleben angepassten, eine vom Wasser unabhängige Vermehrung gewährleistenden, sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Generation (Sporophyten), die Entwicklung des Samens, des Strobilus, und später der Blüte — als Phasen der Anpassung an die Dürre — müssen als die wichtigsten Momente der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen gelten. Aus dem Kampfe der Gegensätze zwischen dem lebenden Organismus und seiner Umwelt nimmt die Gesetzmässigkeit der Entwicklung der Organismen ihren Ursprung. Die moderne, fortschrittliche, mit der Methode des dialektischen Materialismus arbeitende Pflanzensystematik stellt die lebende Pflanzenwelt und ihre ausgestorbenen Ahnen im Rahmen der Phylogenese dar.

Als modernes System kann nur das phylogenetische System betrachtet werden, das vom Gedanken der Abstammung ausgeht. Dieses System versucht die Bewegung der Materie — die sich in der Abstammung der einzelnen Pflanzen- oder Tiergruppen offenbart — zu erforschen. Bei der systematischen

Bewertung der einzelnen Organismen zieht es gleicherweise jede Eigenschaft zu Rate, sei diese nun äusserlich oder innerlich morphologisch, oder aber physiologisch, chemisch, geographisch usw. Die Bedeutung der Eigenschaften wird in diesem System im Zusammenhang mit deren historischen Bewertung untersucht, also nach dem Grade, in dem sie die genetischen Beziehungen der Entwicklung ausdrücken. Die Eigenschaften werden dabei vom Gesichtspunkt der Entwicklungsstufe nicht so bewertet, dass die komplizierteren den einfacheren gegenüber eine höhere Entwicklungsstufe darstellen, nicht danach, ob sie typisch oder nicht typisch sind, sondern vom Gesichtspunkt des Zeitpunktes ihres Erscheinens im Laufe der Phylogenese. Als vollkommenste Eigenschaften werden hierbei jene angesehen, welche die letzten, d. h. historisch am jüngsten sind und auf dem Gipfelpunkt der Entwicklungsreihe stehen. Die Verwandtschaft der einzelnen Organisationen der Pflanzenwelt wird dabei nicht vom Gesichtspunkt der anscheinenden Ähnlichkeit, der Konvergenz, sondern ausschliesslich vom dem der Abstammung gewürdigt.

Das phylogenetische System, wie auch die Welt der Lebewesen, ist ständig in Entwicklung begriffen, es stellt also kein vollkommenes System dar, sondern immer nur das im gegebenen Zeitpunkt dem Stand des Wissens entsprechende relativ vollkommenste System. Dieses System ist ständigen Änderungen unterworfen, es ist selber in ständiger Bewegung und wird infolge neuerer Forschungsergebnisse einem immer vollkommeneren System weichen müssen, wobei es natürlich aus den vorhergehenden Systemen deren endgültige Resultate übernehmen wird.

Die künstlichen Systeme können nur für praktische Zwecke Anwendung finden. Die morphologischen Systeme, die nicht auf der Abstammung, sondern auf der Ähnlichkeit beruhen, sind genau so wie die typologischen Systeme[1] idealistisch und stehen daher zur fortschrittlichen Biologie im Gegensatz, da sie den Gedanken des Fortschrittes ablehnen und Vertreter des Prinzips der Schöp-

[1] Das typologische System, das die Pflanzenwelt nach Typen geordnet beschreibt, weist einen völlig idealistischen Charakter auf und vernachlässigt ganz den Gedanken der Entwicklung. Es steht mit der neuen, typologischen Richtung der Morphologie als neuen Erscheinungsform des biologischen Holismus in einem engen Zusammenhang. Der Grundgedanke des typologischen Systems besteht in der Beständigkeit der Eingenschaften der Organismen und in ihrer Unabhängigkeit von den Phänomenen der Anpassung. Das Objekt der idealistischen Morphologie ist der Typus, dessen Grundplan in jeder Umgebung unverändert bleibt. Durch Vergleich der Formen, Organe und Organismen werden die Typen auf Grund der gemeinsamen Charakterzüge festgestellt. Die Ähnlichkeit ist im embryonalen Zustand am grössten. Der allmähliche Übergang der zu einem Typus gehörenden Formen ineinander ist die Metamorphose. Nach der idealistischen Morphologie und Systematik ist die Formverwandtschaft keine Blutverwandtschaft, der Typus keine Urform, das System kein Stammbaum, die Ableitungsmöglichkeit keine Abstammung, die Metamorphose keine Evolution. An Stelle der zweckmässigen Anpassung der Deszendenzlehre zieht die Typologie die Planmässigkeit heran, weil »jeder Grundplan den Planer erfordert«. Die idealistische Morphologie und Systematik sind Ausdrücke des Holismus (Ganzheitsbiologie). Der heute repräsentativste Vertreter dieser Lehre, W. Troll, betrachtet Goethe als deren Begründer und geht weltanschaulich auf den Idealismus Platons und auf die Scholastik zurück.

fung, des Kreationismus, sind. Das dynamische System von H a y a t a[2] ist gleichfalls ein Produkt des Mendel-Morganschen Denkens, so dass mit der Auffassung der fortschrittlichen Biologie einzig und allein das entwicklungsgeschichtliche Pflanzensystem, und zwar dessen jeweils entwickelteste Form, in Einklang gebracht werden kann.

Phylogenie und Ontogenie

Das Wesen der Phylogenie besteht in der Selbstentwicklung der Lebewesen von der niedrigeren Stufe zur höheren auf Grund der Gesetze der inneren Eigenbewegung der Materie. In der Stammesgeschichte der Pflanzenwelt ruft die Wirkung der zeitweise eintretenden Veränderungen der Lebensbedingungen die Notwendigkeit der Selbstentwicklung hervor. Diese setzt sich aus zwei Faktoren zusammen: *a)* aus der Entwicklungsfähigkeit des Organismus, der aus dem Kampf der inneren Widersprüche des Stoffwechsels entspringt, während die inneren Widersprüche auf jenen Stoffwechselprozess zurückgehen, der sich zwischen dem Organismus und der Umwelt abspielt (Assimilation und Dissimilation, Vererbung und ihre Variabilität, Zellen bzw. Organe des alten und des neuen Stoffwechseltypus usw.) und *b)* aus der ständigen Verbindung, aus der Einheit des Organismus mit der Umwelt. Der lebende Organismus beansprucht bestimmte Lebensbedingungen in jedem Stadium seiner Entwicklung (L y s s e n k o). Die Lebensbedingungen der Nachkommen weichen, wenn auch nur in geringem Ausmass, von denen der vorherigen Generationen ab, so dass infolgedessen in der Einheit zwischen dem neuen Organismus und seiner Umwelt ein Widerspruch entsteht. Dieser Widerspruch zwischen dem geschichtlich entstandenen Assimilationstypus und den neuen Lebensbedingungen ist die Triebfeder der Entwicklung.

Die quantitativen Wirkungen der Veränderungen der Lebensbedingungen, wie z. B. die quantitativen Veränderungen von Licht, Wärme, Wasser usw. rufen in ihrer Gesamtheit eine qualitative, sprunghafte Veränderung des pflanzlichen Organismus hervor. Aus dem dialektischen Gegensatz von Vererbung und ihrer Variabilität stammt die Phylogenese, die Entstehung der neuen Sippen.

Infolge der Einheit von Vererbung und Anpassung und des Kampfes zwischen den beiden kommt in jeder Phase der Entwicklung die Einheit von Phylogenese und Ontogenese zustande. Als Folge des Einflusses der veränderten Umgebung verändert sich die Vererbung der ursprünglichen Pflanzengruppe, da

[2] H a y a t a verneint auf Grund der Mendelschen Genetik das entwicklungsgeschichtliche System. Er geht vom Gedanken eines Systems aus, in dem die Entwicklung der Pflanzenwelt schachbrettartig, also nicht in einer bestimmten Richtung erfolgt, d. h. dass die einzelnen Pflanzengruppen durch Veränderung der Gene sich auf den verschiedensten Linien aneinander anschliessen können.

diese nicht mehr diejenigen Lebensbedingungen assimilieren können, die zu ihrer Entwicklung oder zu ihrem Wachstum notwendig sind. In der Mannigfaltigkeit der Veränderungen setzt sich die Selektion als bestimmender Faktor durch, worauf dann — nach einer sprunghaften Umwandlung — der Vertreter der neuen Gruppe als neue Stufe der Stammesgeschichte in Erscheinung tritt (Aromorphose). So hat z. B. in der Phylogenese der Landpflanzen die zunehmende Trockenwerdung des Klimas (Wüstenzonen der Kreidezeit!) zu einer gesteigerten Dürreresistenz, zu einer geschützten Ausbildung des Samens, zur Blüte der bedecktsamigen Pflanzen, der Angiospermen, geführt.

Die Phylogenie ist die Summe der individuellen Entwicklung, der Ontogenien der einzelnen Organismus. Die Ausbildung jedes heute lebenden Organismus wird durch die Ontogenien seiner sämtlichen Vorfahren bestimmt. Nach dem bekannten biogenetischen Grundgesetz macht jeder einzelne Organismus im Laufe seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten Entwicklungsstufen durch, die im Leben seiner Vorfahren vorhanden waren, in der Ontogenie treten also immer die grundlegenden phylogenetischen Phasen in Erscheinung.

Die sowjetische Biologie weist darauf hin, dass nicht nur die Ontogenese eine Folge der Phylogenese ist, d. h. dass nicht nur der heutige Zustand sämtlicher lebender Organismen eine Folge der Stammesgeschichte ihrer Vorfahren ist, sondern dass dies auch umgekehrt seine Gültigkeit besitzt : die Ontogenese bestimmt auch ihrerseits die Phylogenese, weil es die im Laufe des individuellen Lebens erworbenen Eigenschaften sind, die den Organismus verändern und nach ihrer Vererbung in der Organisation und in den Lebensfunktionen der nachfolgenden Individuen die Änderungen zustande bringen. Ebenso wie die Ontogenie die Phylogenie rekapituliert, so rufen die im Laufe des individuellen Lebens eingetretenen Veränderungen die Phylogenie hervor. Deshalb müssen Ontogenese und Phylogenese als ein einheitlicher Prozess angesehen werden, der natürlich erst über viele Tausende oder Millionen von Generationen zu den heute lebenden Organismen gelangt ist. Dies könnte durch eine grosse Spirale veranschaulicht werden, wo jeder Kreis das Leben eines Organismus bedeutet, wobei aber diese Kreise nicht an ihren Ausgangspunkt zurückkehren, sondern eine stets höhere Entwicklungsstufe aufweisen. Aus der Ontogenese der einzelnen Organismen, aus diesen Kreisen, setzt sich dann die grosse Spirale, die Phylogenese zusammen, während das Ganze zusammen als Hologenie (Ontogenie + + Phylogenie) bezeichnet werden kann.

Im Sinne der Theorie der Phylembryogenese von Sewertzoff erfolgt die Evolution der Charaktere, der Eigenschaften der Pflanze durch die Veränderung des Ablaufes der Ontogenie. Je früher die Entwicklungsphase eintritt, in der die Veränderung erfolgt, desto allgemeiner und bleibender wird diese in der ganzen Organisation und in jedem Abkömmling des veränderten Organismus in Erscheinung treten. Diese Veränderungen sind die ursprünglicheren, während die in den späteren Entwicklungsphasen auftretenden beschränkter sind und nur

eine phylogenetische Veränderung der neuen Merkmale hervorrufen, d. h. je später sie erfolgen, desto weniger bedeutend werden die neuen Veränderungen sein.

Das Wesen der vererbten Veränderungen besteht also darin, dass die Ontogenese irgendeiner gegebenen Struktur vom Anfang an verändert wurde. In der Pflanzenwelt ist auch die Neotenie (Pedomorphose) als vorzeitige Unterbrechung der Ontogenie verbreitet und kann zu einem Entwicklungsprozess von neuer Richtung führen : so können bedeutende neue Gebilde auftreten.

Im Aufbau ihrer vegetativen Organe können zahlreiche Wasserpflanzen gleichsam als neotenische Formen der früheren Entwicklungsphase der zweikeimblättrigen Landpflanzen aufgefasst werden. Die Monokotylen können wieder aus den dikotylen Wasserpflanzen hergeleitet werden, weil die neotenischen Formen der Wasserpflanzen plastisch, sowie einer Anpassung und weiteren Entwicklung fähig sind.

Die neuen vererbten Veränderungen, die in irgendeiner Phase der Formentwicklung, der Morphogenese, entstanden sind, stellen in der Evolution die einzelnen Stufen dar, nämlich die einzelnen kleineren oder grösseren sprunghaften Umschläge. Die Vorfahren der heutigen Angiospermen waren zweifellos Holzpflanzen. Es kann nun als Beispiel für die sprunghafte Veränderung gelten, wenn aus dem lignosen Typus infolge der Fixierung des juvenilen Entwicklungszustandes des (krautigen) Stengels die Fähigkeit zu einer sekundären Verdickung verlorengeht und die Pflanze anstatt zu einem Baumstamm zu werden, im Laufe ihrer ganzen Ontogenese krautig bleibt.

Die Progression, die Erhöhung der Entwicklung des Organismus wird von Lamarck Gradation, von Sewertzoff Aromorphose und von Tachtadshjan Arogenese genannt. Die progressiven Veränderungen in der Organisation sowie in Physiologie und Biochemie, in der Gestalt und im Aufbau der Organe führen zu einer Erhöhung des energetischen Niveaus der Pflanze, während die Erhöhung der Qualität des Enzymsystems eine Steigerung und eine Verwicklung der Lebensprozesse zur Folge hat. All dies bedeutet eine allgemeine progressive Entwicklung des Organismus. Die Aromorphosen sind im allgemeinen Veränderungen in jenen Organsystemen, die mit dem Stoffwechsel im Zusammenhange stehen und bereits zu charakteristischen Eigenschaften der grossen systematischen Gruppen geworden sind. Der progressive Entwicklungsgang wird durch die Erhöhung des Organisationsniveaus, durch die Steigerung der Anpassungsfähigkeit bestimmt. Die Geschichte der lebenden Organismen stellt auch zugleich die Geschichte der Aromorphosen dar.

Nach den Aromorphosen folgt gewöhnlich im Laufe der Stammesgeschichte der Organismen eine Idioadaptationsperiode, doch vermögen diese teilweisen Anpassungen den morphologischen und physiologischen Fortschritt, die Biomorphogenese, nicht aufzuhalten. Die Spezialisierung, als »progressive Entwicklung mit beschränktem Ziel« (Kowalewski), schränkt höchstens

die Möglichkeit einer allgemeinen Entwicklung ein, weil das Niveau der Vervollkommnung unverändert bleibt. Es sind bis zum heutigen Tage sehr viele urzeitliche Pflanzen von primitivem Aufbau erhalten geblieben (*Psilotinae*, *Lycopodinae*, *Cycadinae*, *Gingko*, *Winteraceae* — die homoxylen Laubbäume — usw.). Wenn die Entwicklung sämtlicher Lebewesen nur durch Arogenese erfolgt wäre, so würden nur die hochentwickelten Organismen leben. Die einseitige Anpassung, die Spezialisation an eigenartige und verhältnismässig konstante Lebensbedingungen hat den Formenreichtum der Pflanzendecke der Erde ausgebildet. Nach E n g e l s ist jede spezielle Einrichtung der organischen Entwicklung (vgl. z. B. Parasitismus) gleichzeitig auch ein Verfall, eine Sackgasse der Phylogenese, weil sie die einseitige Entwicklung begünstigt und dabei die Möglichkeit einer anderseitigen Entwicklung ausschliesst. In der Stammesgeschichte geht der neue, vollkommenere Typus nicht aus den entwickeltesten, bereits spezialisierten Vertretern, sondern aus den ursprünglicheren, primitiven Formen der Ausgangsgruppe hervor. So stammen die ersten Gymnospermen, die Samenfarne (*Pteridospermae*), nicht von den heterosporen Wasserfarnen, sondern von den primitiven Urfarnen (*Archaeopteridales*) ab und ähnlicherweise gehen auch die Angiospermen nicht auf bereits spezialisierte Gymnospermen (*Bennettitinae*, *Gnetinae*), sondern wohl auf deren primitivere Vorfahren zurück. Die Monokotylen sind aus den *Polycarpicae*, der primitivsten Reihe der Angiospermen, entstanden. Im allgemeinen weist jede Entwicklungsreihe den Charakter eines allgemeinen Fortschritts der Organisation auf, doch mit Seitenlinien, die sich durch Idioadaptation der Spezialisation gebildet haben. Unter vereinfachten, verengten Lebensbedingungen sinkt die Stufe der Organisation, was am Beispiel der untergetauchten Angiospermen und der Parasiten, besonders der Endoparasiten, zu sehen ist. Die Entwicklung der organischen Welt ist jedoch unbegrenzt und ihre Möglichkeiten sind unerschöpflich.

Wenn man die hauptsächlichsten Momente, die grossen, sprunghaften Veränderungen in der Stammesgeschichte der Angiospermen betrachtet, so lassen sich im Laufe der Biomorphogenese die folgenden grössten A r o m o r p h o s e n feststellen : 1. Der sich der Lebensweise auf dem Lande angepasste *Psilophyton*-Typus, d. h. die Ausbildung der ersten Pflanzen mit Telomen bzw. Sprossen, sodann die Entwicklung der Blätter und des Leitgewebesystems, die Entstehung der *Psilophyten*. Die *Psilophyten* als älteste Landpflanzen dürften aus den Grünalgen enstanden sein, und zwar durch einen zweifachen Prozess aus deren Thallus : einerseits durch eine immer stärker werdende gabelige Verzweigung und andererseits durch die Ausbildung der Gefässbündel. Nach T a c h t a d s h j a n kann der Körper der *Psilophyten* als dichotomisierter und vaskularisierter Thallus aufgefasst werden. 2. Die Ausbildung des S a m e n s, die in der Stammesgeschichte der Pflanzenwelt bei zwei Gelegenheiten erfolgt ist : zuerst ohne Nachkommen — die *Lepidospermae* im *Lycopsida*-Ast — und zum zweiten Mal als Ausbildung einer Samenanlage bei den *Pteridospermae*, von denen sämtliche

Samenpflanzen abstammen. 3. Die Ausbildung der Strobilus, d. h. des Sporophylle tragenden Kurztriebes. Dieser fehlt zwar bei den *Pteridospermae*, tritt jedoch schon früher in anderen Entwicklungslinien auf. Bei den *Lycopsiden* bildet sich früh der ährenförmige Sporophyllstand (der Strobilus) aus, der auch bei den *Sphenopsiden* angetroffen werden kann, während auf der Entwicklungslinie der Farne, bei den *Pteropsiden*, zuerst der Samen und erst später der Strobilus entsteht, da ja die Samen (Makrosporangien) der Samenfarne an den Blättern entstanden sind. Bei den danach folgenden Gymnospermen *(Cycadinae, Bennettitinae)* findet sich aber schon wieder die Sporophyllenähre. 4. Die Ausbildung der bedecktsamigen Blüte, worüber später ausführlich die Rede sein soll. Einige Morphologen bezeichnen auch den Strobilus als Blüte, doch hatte sich eine wirkliche Blüte nur bei den Angiospermen ausgebildet. Natürlich weist die weitere Entwicklung der Angiospermen noch zahlreiche Stufen und Grade auf, von denen bereits eine solche, die Ausbildung der krautigen Pflanzen, erwähnt wurde.

Neue Gedanken in der Systematik der Blütenpflanzen

Bis zum Anfang dieses Jahrhunderts wurde im allgemeinen jene (eingeschlechtliche) Blüte als primitiv, als ursprünglich angesehen, die noch kein oder nur ein einfaches Perigon besitzt, als höher entwickelt jene, bei der sich bereits ein farbiges Perigon, und später auch Kelch und Krone ausgebildet haben und die zweigeschlechtlich geworden ist, und am höchsten entwickelt jene, bei der die radiäre Symmetrie (Aktinomorphie) durch die bilaterale Symmetrie (Zygomorphie) abgelöst wird. Gleicherweise wurde als weitere Entwicklungsstufe im allgemeinen jede in der Blüte eintretende Veränderung angesehen. Nach der modernen Phylogenie waren aber die allerersten Angiospermen den heutigen *Polycarpicae* ähnlich, mit doppeltem Perianth und mit Zwitterblüten von entwickeltem Aufbau, so dass der einfache Blütentypus als abgeleitet, als vereinfacht aufgefasst wird. Die erstere morphogenetische Reihe ist zum Teil in der entgegengesetzten Reihenfolge, von hinten nach vorne zu betrachten: mit anderen Worten, aus der aktinomorphen Blüte mit zweifacher Blütenhülle hat sich durch Reduktion die einfache eingeschlechtliche Blüte entwickelt, doch können aus ihr durch Progression auch zygomorphe, differenzierte Blüten (mit Lippen, Spornen usw.) abgeleitet werden. Die heutige Systematik sieht die Zwitterblüte als ursprünglicher, die eingeschlechtliche als abgeleitet an. Ebenso ist bei den Angiospermen die Entomogamie ursprünglich, während die Anemogamie bei den Koniferen eine ursprüngliche und bei den Laubbäumen eine bereits abgeleitete Eigenschaft darstellt. Eine Zusammenfassung der primären primitiven und der sekundären vollkommeneren Eigenschaften gibt nachstehende Tabelle.

TABELLE I

Die Angiospermen

Primäre Eigenschaften	*Sekundäre Eigenschaften*
Stengel:	
a) holzig	*a)* krautig
b) einfach, nicht verzweigt	*b)* verzweigt
c) keine Tracheen, nur Tracheiden (Homoxylia)	*c)* Tracheen vorhanden, wiegen allmählich vor (Heteroxylia)
Blatt:	
a) einfach	*a)* zusammengesetzt
b) spiralig = wechselständig	*b)* gegenständig und quirlig
c) immergrün	*c)* abfallend
d) netzartig geadert	*d)* parallel geadert
Blüte:	
a) Blüten einzeln	*a)* Blüten im Blütenstand
b) spiralige (azyklische) Anordnung der Blütenteile	*b)* quirlige (zyklische) Anordnung der Blütenteile
c) zwittrig	*c)* eingeschlechtlich
d) Monoözie	*d)* Diözie
e) Zahl der Blütenteile bedeutend, viele Staub- und Fruchtblätter in unbestimmter Zahl	*e)* Zahl der Blütenteile in den Quirlen gering und bestimmt (z. B. 5- oder 3-gliedrige Blüten)
f) aktinomorph	*f)* zygomorph
g) heterochlamydeisch (doch ist die Anwesenheit des Perianths nicht unbedingt ein primitives Merkmal)	*g)* achlamydeisch oder monochlamydeisch, Perianth infolge der Anpassung an die Windbestäubung reduziert
h) choripetal	*h)* sympetal
i) oberständiger Fruchtknoten	*i)* unterständiger Fruchtknoten
j) apokarpes Gynoeceum mit zahlreichen Fruchtblättern	*j)* zönokarpes Gynoeceum mit wenigen Fruchtblättern
k) viele Staubblätter, sämtliche frei	*k)* bestimmte Zahl von Staubblättern, häufig verwachsen
l) Insektenbestäubung (Entomophilie)	*l)* Windbestäubung (Anemophilie)
m) Pollen mit zentrifugalen Wandverdickungen, klebrig, rauh	*m)* Pollen mehlig, trocken, glatt
Samen:	
a) viele Samenanlagen	*a)* wenig Samenanlagen
b) entwickeltes Endospermium	*b)* kein Endospermium
c) Samenanlage gerade (orthotrop), von Endospermium umgeben	*c)* Samenanlage umgewendet oder gebogen (anatrop oder kampylotrop) mit oder ohne Perispermium
d) zwei Keimblätter	*d)* ein Keimblatt

Von den zytologischen Eigenschaften haben in letzter Zeit die Chromosomenzahl und das Chromosomenbild (Idiogramm) an Bedeutung gewonnen. Meistens ist die Zahl der Chromosomen in jedem Individuum derselben Art gleich gross, manchmal aber ändert sie sich, d. h. sie ist in den verschiedenen Formen der Art jeweils anders, und ist (nach den neuesten Feststellungen der sowjetischen zytologischen Forschungen) häufig sogar innerhalb eines Individuums, eines Organs, eines Gewebetypus Schwankungen unterworfen. Die Formen mit ungleicher Chromosomenzahl können zuweilen morphologisch oder ökologisch voneinander getrennt werden, ein andermal gelang es aber nicht, zwischen ihnen ständige Unterschiede nachzuweisen. Die gleiche Chromosomenzahl kann also selbst für die Art kein Kriterium bilden, und auf Grund der Chromosomenzahl können selbst kleinere systematische Einheiten nicht voneinander getrennt werden. Die Karyosystematik wurde in der Schule von Navaschin entwickelt, mit dem Bestreben zu einer Karyophylogenie zu werden, doch ist es kaum möglich, auf Grund der Chromosomenzahl oder des Idiogramms in der Pflanzenwelt auch nur irgendeine Entwicklungsrichtung wahrzunehmen. Die Chromosomengrundzahlen sind in den verschiedenen Familien sehr unterschiedlich, doch wurde schon früher vom Verfasser darauf hingewiesen, dass die Neigung zur Polyploidie für einige Familien charakteristisch ist (Soó: Acta Geob. Hung. VI. 1. 1947. S. 104.). Es gibt Familien, in denen die Zahl der polyploiden Arten klein ist (z. B. *Coniferae*, *Fagaceae*, *Umbelliferae*, *Orchidaceae*, *Papilionaceae)*, während bei anderen Familien diese Neigung stark hervortritt und der überwiegende Teil der Arten polyploid ist (z. B. *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Gramineae*, *Liliaceae*, *Boraginaceae*, *Rosaceae)*. Innerhalb der Reihe der *Malvales* sind die in Ungarn vorkommenden Arten der *Tiliaceae* alle diploid, die *Malvaceae* polyploid.

Die Methode der experimentellen Morphologie beobachtet die unter künstlichen Lebensbedingungen gezüchteten Pflanzen und verfolgt die Ausbildung ihrer Organe, ihre Anpassungseigenschaften und deren Vererbbarkeit. Hier spielt sich die Morphogenese vor den Augen des Forschers ab, so dass die Entstehung der Art und der kleineren systematischen Einheiten beobachtet werden kann. Dieser Methode kann in der Phylogenie eine entscheidende Bedeutung zukommen, da man hierbei den Umwandlungsprozess nicht nur sieht, sondern auch hervorruft, so dass auch der Mechanismus eines kleineren Abschnittes der Bewegung untersucht werden kann. Von diesem Gedankengang ausgehend wurden verschiedene Pflanzenarten der Alkali- und Sandböden *(Achillea*, *Rorippa*, *Puccinellia*, *Festuca)* unter verschiedenen Lebensbedingungen untersucht (Boden, Beleuchtung, Bewässerung usw.), um festzustellen, ob einzelne morphologische Eigenschaften — wie die Form, Teilung, Behaarung der Blätter usw. — konstant bleiben oder sich verändern (Borsos: Annal. Inst. Biol. I. 1951. S. 173.). Die Umwandlung der Organisationsmerkmale kann nur in günstigen Fällen erzielt werden; dies ist z. B. der Fall, wenn irgendeine Art infolge der

veränderten Lebensbedingungen sich sprunghaft zu einer anderen Art umwandelt (*Triticum durum* → *T. aestivum*, Karapetjan), in der Regel können aber nur kleinere morphologische Veränderungen, welche die Veränderung der Adaptationseigenschaften anzeigen, wahrgenommen werden.

Einzelne Ergebnisse der Mitschurinschen Genetik können bereits vom Gesichtspunkt der phylogenetischen Pflanzensystematik ausgewertet werden. Solche sind u. a. die Versuche von Mitschurin und seinen Schülern, in denen auf eine erfolgreichere Hybridisation von geographisch oder systematisch entfernten Sorten hingewiesen wurde. Ein gutes Beispiel hierfür sind die im Biologischen Institut in Tihany (Ungarn) an Tomaten durchgeführten Versuche, wo unter zahlreichen vegetativen Kreuzungen nur die morphologisch voneinander entferntesten Sorten (die grosse rote »Ochsenherz« und die kleine gelbe »Goldapfel«) ein befriedigendes Ergebnis zeitigten (Felföldy: Acta Biol. Hung. II. 1951. S. 1.).

Von noch grösserer Bedeutung sind die auf den biologischen Artbegriff bezüglichen Erörterungen von Lyssenko, und besonders diejenigen Beobachtungen, die sich auf die sprunghaften Veränderungen bei den verschiedenen *Gramineae* beziehen (Weizen — Roggen). Lyssenko weist auch auf die Bedeutung der doppelten Befruchtung hin, die das Zustandekommen eines besonderen Nährstoffes für die Zygote bzw. für den Embryo bewirkt; dieser Nährstoff gewährleistet dann die Möglichkeit einer verstärkten Anpassung und vermehrt die Variabilität der Vererbung. Nach Koso-Poljanski kann die rasche Verbreitung der Angiospermen, die Entstehung der grossen Menge von Arten und die Eroberung der Erde in der Kreidezeit seitens der Blütenpflanzen durch die infolge der doppelten Befruchtung hervorgerufenen gesteigerten Anpassungsfähigkeit erklärt werden.

Nach den Lehren der Mitschurinschen Biologie entwickelt sich der lebende Organismus als Ganzes, in der Einheit der Wechselwirkungen von Stoffwechseltypus (als Inhalt) und äusserer Gestalt (als Form). Nach Engels tritt in der Entwicklung die Funktion vor der Form in Erscheinung, so entspricht die äussere Gestalt nicht immer dem Inhalt, dem Stoffwechseltypus, weil sie in gewissen Phasen der Ausbildung infolge der Weiterentwicklung der Funktion zurückbleibt. Es ist Aufgabe der entwicklungsgeschichtlichen Physiologie und Biochemie, die im Laufe der Phylogenese auftretenden Wechselbeziehungen zwischen Gestalt und Stoffwechsel aufzudecken. Nach Oparin ist für jede Pflanze ein gewisses, bestimmtes Niveau im Verhältnis der synthetisierenden und hydrolysierenden Prozesse charakteristisch, dies ist eine Eigenschaft der Art oder der Sorte. Während die Morphogenese nur den Umwandlungsprozess der morphologischen Struktur und Funktion der Organe umfasst, stellt die Biomorphogenese jene Evolution dar, die sowohl zwischen der Gestalt als auch des Stoffwechseltypus des ganzen Organismus in harmonischem Einklang mit der sich verändernden Umwelt erfolgt (Iljin).

Die Schule von Mez arbeitete jahrzehntelang mit der serologischen Methode, wobei sie von der Überlegung ausging, dass jeder morphologische Unterschied zwischen den Pflanzen auf die primäre Veränderung der Eiweissstoffe zurückgeführt werden kann, während die morphologischen Veränderungen nur von sekundärer Bedeutung sind. Die Eiweissverwandtschaft stellt also die tatsächliche phylogenetische Beziehung dar, und eine ähnliche oder gleiche Serumreaktion bedeutet auch die Ähnlichkeit oder Gleichheit der pflanzlichen Eiweissstoffe. Die in der Mitte der zwanziger Jahre einsetzenden Kontrolluntersuchungen der Schule von Engler — Gilg führten dann zum Ergebnis, dass die Serumdiagnostik auf Grund der Sameneiweissstoffe nicht geeignet ist, verwandtschaftliche Beziehungen in der Pflanzenwelt festzustellen. Diese Methode besitzt also keine phylogenetische Bedeutung, da sie nicht imstande ist, auf die Richtung der Entwicklung hinzuweisen.

Auch im Botanischen Institut der Debrecener Kossuth-Universität sind solche Versuche in Zusammenarbeit mit dem Pathophysiologischen Institut der Debrecener Medizinischen Universität im Gange. L. Keszty ű s ist es gelungen, die Verwandtschaft der in die Gattungen *Pyrus* und *Prunus* gehörenden Obstbäume nachzuweisen. Die aus den Pollen verschiedener Sorten derselben Art gewonnenen Eiweissextrakte ergaben miteinander positive Ergebnisse, während die Extrakte aus Pollen verschiedener Arten keine solchen zeigten. Interessant ist die Lösung der umstrittenen Frage der Reineclaude und ihrer Verwandten, diese zeitigten nämlich mit der gewöhnlichen Zwetschge eine positive Reaktion, also *Prunus insititia* mit *P. domestica*. Hieraus folgt, dass *P. insititia* nicht als selbständige Art anzusehen ist, sondern dass sie in den Formenkreis von *P. domestica* gezogen werden muss. Es wurden auch Versuche mit dem Polleneiweiss von verschiedenen *Solanaceae* angestellt, doch führte diese Methode hier nicht zu einem ansprechenden Resultat, so dass man zu Versuchen mit Extraktion von Sameneiweiss überging, die aber noch nicht abgeschlossen sind (P o l y a : inedit.).

Wenn die chemischen Konvergenzen nicht auch durch andere Beweise gestützt werden, so besitzen sie an und für sich keine phylogenetischen Wert. Nach der Theorie von Blagowjeschtschenski verläuft in der Pflanzenwelt auch die Evolution der chemischen Verbindungen in einer bestimmten Richtung, nach ihm ist das energetische Niveau der ursprünglicheren Familien niedriger (so ist z. B. im Falle des Abbaus des Wasserstoffsuperoxyds durch Katalase der in Grammkalorien ausgedrückte Wert des Wärmekoeffizienten höher), und diese Familien zeigen zugleich auch eine grössere Neigung zur Bildung von spezialisierten Stoffwechselprodukten, wofür er zahlreiche Beispiele anführt. Die Ziehung einer Parallele zwischen den höheren Entwicklungsstufen der Verbindungen und der Stammesgeschichte der Pflanzen ist eine interessante, aber schwierige Frage.

Die Ausbildung der Blüte

Das umstrittenste Problem der Phylogenie ist der Ursprung der Blätter die zur geschlechtlichen Fortpflanzung dienen (Staubblätter und Fruchtblätter). Die Euanthientheorie betrachtet alle zur generativen Fortpflanzung dienenden Blätter als Sporophylle und führt die Blüte der Angiospermen auf die Zapfenblüten der Gymnospermen bzw. richtiger als strobilare Theorie auf den Sporophyllstand, den Strobilus, der Farne zurück. Demnach sind die Staub- und Fruchtblätter der Angiospermen den Mikro- bzw. Makrosporophyllen der heterosporen Farnpflanzen homolog. In der Blüte befinden sich dagegen die Staubblätter mit zahlreichen Pollensäcken (Mikrosporangien) aussen, während innen die Fruchtblätter mit den Makrosporangien an ihren Rändern und später an ihren Peripherie sind. Die Makrosporophylle neigen sich einander zu, ihre Ränder verwachsen miteinander und kommen so in das Innere der früher an der Oberfläche befindlichen Sporangien. Nach der Euanthientheorie sind die Zwitterblüte, das doppelte Perianth, die Insektenblütigkeit, der apokarpe Fruchtknoten und die marginale bzw. parietale Plazentation die ursprünglichen Merkmale.

Nach der Pseudanthientheorie stammen die Fruchtblätter nicht von den Makrosporophyllen ab, sondern die Brakteen der Blütenstände der Gymnospermen verwachsen miteinander, schliessen sich zu Fruchtknoten zusammen, wobei die Samenanlagen im Mittelpunkt der Basis des Fruchtknotens sitzen. Die Staubblüten wandeln sich zu regelrechten Staubblättern um, aus ihren Deckblättern bildet sich das einfache Perianth aus. Das Stamen ist auf diese Weise ein in der Achsel des Perigonblattes sitzender Spross und kein Staubblatt. Die Zwitterblüte kann man sich so entstanden denken, dass in die Mitte einer männlichen Blüte mit Perianth eine nackte weibliche Blüte (Fruchtknoten) eingesetzt wird. Nach der Pseudanthientheorie sind also die Eingeschlechtigkeit, die einfache Blütenhülle, die Windblütigkeit, die epipetalen Staubblätter und die zentrale Plazentation der Samenanlage die ursprünglichen Eigenschaften. Die eingeschlechtlichen Blüten der anemogamen kätzchentragenden Bäume (*Fagales*, *Juglandales*, *Salicales*) führen die Anhänger der Pseudanthientheorie (Wettstein sowie seine Schüler Neumayer und Janchen) als Urblüten auf den Blütenstand der *Gnetineae* zurück.

Im Sinne der Euanthientheorie bzw. der strobilaren Theorie legten Hallier und Bessey als erste die Grundlage zu einem neuen System der Blütenpflanzen. Die neueren Forscher leiten die Angiospermen von verschiedenen ausgestorbenen Gymnospermengruppen ab. So wurden als Vorfahren in erster Linie die *Bennettitales* bezeichnet (Arber und Parkin); diese besassen Zwitterblüten, welche — besonders die Staubblätter — den Blüten der heutigen *Polycarpicae* glichen. Bei den *Bennettitales* reduzierten sich jedoch einerseits die Fruchtblätter zu einer einzigen Samenanlage, und andererseits weist die beson-

dere Struktur der Stomata auf eine Verwandtschaft mit *Welwitschia* und *Gnetum* hin.

Der Ursprung der *Chlamydospermae (Gnetinae)* ist mangels sicherer Überreste ungewiss, ihre Pollen wurden in jüngster Zeit von Tschigurjajewa aus dem oberen Perm, bzw. der unteren Trias nachgewiesen. Florin stellte fest, dass die Stomata von *Ephedra* einen haplocheilen Typus darstellen, während *Welwitschia* und *Gnetum* einen sonst nur bei den *Bennettitales* bekannten syndetocheilen Typus zeigen, was auf ihre Verwandtschaft hinweist.[1]

Neuerdings werden die Angiospermen auf die *Caytoniales* (Thomas) oder auf andere noch unbekannte ausgestorbene Gymnospermengruppen zurückgeführt. Die Ausbildung des Samens erfolgte bei den Samenfarnen, bei den nahestehenden *Caytonia*-Arten biegt sich das Makrosporophyll derartig zurück, dass es die Samenanlagen schon halb bedeckt. Ähnliche Dikotylen, deren Fruchtknoten nicht vollständig zusammengewachsen sind, leben auch heute noch, so z. B. die vor nicht langer Zeit auf den Fidschiinseln entdeckten *Degeneriaceae* (Reihe der *Magnoliales*, Bailey und Smith, 1942). Sowohl die *Bennettitales* wie auch die *Caytoniales* verschwinden im Jura gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Angiospermen.

Einzelne Forscher, so auf serologischer Grundlage die Mezsche Schule, suchen die Vorfahren der Angiospermen im Rahmen der Koniferen und andere wieder in dem der *Gnetinae*. Besonders die Anhänger der Pseudanthientheorie, neuerdings auch Janchen *(Ephedra)*, Fagerlind *(Gnetum)* sowie Iljin leiten die bedecktsamige Blüte von dem sich verzweigten Strobilus der *Gnetinae* ab. Karsten führte die *Polycarpicae*-Blüte auf den Blütenquirl der *Gnetinae* zurück.

Die ursprünglichsten bekannten Angiospermen sind die *Polycarpicae (Magnoliaceae, Nymphaeaceae)*, die sich an die *Guttiferae* anschliessenden *Dilleniaceae* und die eine bereits reduzierte Blütenstruktur aufweisenden, zu den Kätzchenblütlern führenden *Eucommiaceae (Hamamelidales)*, sämtliche aus dem Jura. Die Vereinfachung der Blüte ist in erster Linie die Folge der Umstellung der Blüten von der Insektenbestäubung zur sekundären Windbestäubung, da dadurch ihre Existenz und ihre Verbreitung besser gewährleistet werden.

Heute vertreten die meisten Phylogenetiker den Standpunkt der monophyletischen Herkunft der Angiospermen. Sämtliche Angiospermen können nur von denselben Vorfahren abstammen, da sie so viele gemeinsame Charakterzüge aufweisen, dass diese nicht in genau derselben Form, jede für sich gesondert, auf andere Weise entstanden sein konnten. Die innere Struktur der Samenanlage bzw. des Embryosackes oder die doppelte Befruchtung kann

[1] Beim haplocheilen Typus wird die ursprüngliche Urzelle unmittelbar zur Stomamutterzelle, während die Nebenzellen mit dieser gleichwertig sind. Beim syndetocheilen Typus teilt sich die Urmutterzelle zweimal, von den so entstandenen Zellen wird die mittlere zur Stomamutterzelle und die beiden äusseren werden zu Nebenzellen.

nur einmal im Laufe der Stammesgeschichte der Pflanzenwelt zustandegekommen sein. Auf monophyletischer Grundlage leitet die Pflanzenwelt auch der Grossteil der sowjetischen Systematiker ab, so Busch, Grossheim, Koso-Poljanski, Tachtadshjan und Iljin. Dagegen sieht Kusnezow sowohl die *Monochlamydeae* wie auch die *Polycarpicae* als ursprünglich an, wobei er die ersteren von den theoretischen Vorfahren der Gymnospermen und die letzteren von den *Bennettitales* ableitet. Auch Kristofowitsch leitet die *Polycarpicae* und ihre Abkömmlinge über die *Bennettitales*, und die *Monochlamydeae* über die *Caytoniales* ab. Emberger vertritt die Auffassung, dass von den *Casuarina*-Arten, die *Monochlamydeae* und *Polycarpicae* jede eine eigene Abstammung besitzt. Die polyphyletische Theorie von Greguss führt die Dikotylen auf die Lycopodien, die Monokotylen auf die Farne und die *Verticillatae* auf die Schachtelhalme zurück. Hagerup und nach ihm Mägdefrau gelangen einerseits von den Farnen ausgehend über die *Cycadinae* zu den *Polycarpicae*, und andererseits von den *Lycopsidae* auf der Entwicklungsreihe *Cordaitales-Coniferae* und *Gnetales* zu den *Monochlamydeae* bzw. zu den *Centrospermae*.[1]

Die polyphyletischen Theorien sind völlig unwahrscheinlich, ja sogar unmöglich, da die Trennung der *Lycopsida*- und *Pteropsida*-Zweige schon im Devon erfolgt ist, während die heutigen haplo- (bzw. mono-) und heterochlamydeischen Familien zueinander sehr nahestehend und zweifellos gemeinsamen Ursprungs sind. Da es Pflanzen mit mono- und heterochlamydeischen Blüten auch in derselben Familie gibt, liegt es auf der Hand, dass man die verschiedenen Monochlamydeen (Apetalen) durch Reduktion von den ihnen nahestehenden Pflanzen mit doppelter Blütenhülle (Choripetalen) ableitet (z. B. die kronenlosen *Chenopodiaceae* von den farbigen *Caryophyllaceae)*. Schwierigkeiten bereitet hier die Ableitung der holziger kronenlosen Familien. Von den *Centrospermae* dürfte eine Reduktionslinie über die *Urticaceae* zu den holzigen *Ulmaceae* führen. Die Möglichkeit aber, dass aus krautigen Pflanzen wiederum Holzgewächse entstehen, wird von zahlreichen Phylogenetikern als augeschlossen angesehen, doch scheint andererseits die Möglichkeit zu bestehen, dass man von den holzigen *Polycarpicae (Magnoliales)* über die nahestehenden, doch bereits ein vereinfachtes Perianth aufweisenden *Hamamelidales* (z. B. *Platanaceae*, *Eucommiaceae)* zu der letzteren Familie bereits nahestehenden *Ulmaceae* und von hier zu den *Fagales*, den kätzchenblütigen Bäumen gelangt. Auf diese Weise können auch die apetalen Bäume von den den ursprünglichen *Polycarpicae* angehörenden Bäumen abgeleitet werden.

[1] Die Zurückführung der *Cordaitales*, *Ginkgoales* und *Coniferae* auf die *Lycopsida*-Arten bzw. auf die baumförmigen, samentragenden *Lepidospermae* beruht auf der Annahme, dass das Integument der Samenanlagen der Koniferen dem Sporophyll (bzw. Stegophyll) der *Lycopsida* homolog ist. Andere hingegen — wie Zimmermann und Tachtadshjan, — leiten auch diese Gymnospermen auf Grund der Struktur der Samenanlagen von den Samenfarnen ab.

Die allerneueste Theorie, die diphyletische Theorie, stammt vom holländischen Forscher Lam. Nach ihm ist das Fruchtblatt bei einzelnen Gruppen tatsächlich ein Sporophyll, während bei anderen Gruppen die Samenanlagen auf irgendeinem Sprossachsengebilde entstanden sind. Die erstere Erscheinung nennt er Phyllosporie, die letztere Stachyosporie, und unterscheidet je nachdem, ob die Samenanlagen ursprünglich auf dem Blatt oder der Achse sassen, zwei grosse Abstammungsgruppen. So betrachtet er als echte Sporophylle diejenigen von *Pteropsida* und die Staub- und Fruchtblätter der *Pteridospermae* und *Cycadinae*, die Staubblätter der *Bennettitales*, die Staubblätter der meisten Koniferen, während nach ihm die Fruchtblätter nur einiger Angiospermenfamilien als Sporophylle anzusehen sind (z. B. bei den *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Gramineae)*. Demgegenüber sind die Staub- und Fruchtblätter anderer Pflanzengruppen seiner Meinung nach Achsengebilde, so sind z. B. die »Sporophylle« der *Bryophyta*, *Psilophyta*, sämtlicher *Lycopsida*, sämtlicher *Sphenopsida* und der Urfarne *(Protofilices)* Achsengebilde. Unter den Gymnospermen gehören zu den Stachyosporen die *Cordaitales*, die weiblichen Blüten der Koniferen, der *Gingkoales*, der *Bennettitales*, sämtliche *Gnetinae*, die *Verticillatae* und ein Grossteil der Angiospermen ; zu den Stachyosporen rechnet er besonders die *Monochlamydeae* und einen Teil der Monokotylen, wie z. B. die Palmen.

Bei den *Centrospermae* ist es tatsächlich der Fall, dass die Samen in der Mitte, auf der Columella-Säule sitzen (zentrale oder axile Plazentation), während sie sich bei den phyllosporischen Gewächsen an der Wand des synkarpen Fruchtknotens befinden. Dagegen kann aber auch die zentrale Plazentation über die Einbiegung der Sporophyllen bzw. Fruchtblätter, über die Entstehung des mehrfächerigen Fruchtknotens, über das Verwachsen der Fruchtblätter, über die zentrale Lage der ursprünglich marginalen Samenanlagen und schliesslich über das Verschwinden der Scheidewände abgeleitet werden. Es entsteht also ein Fruchtknoten, in dem eine regelrechte zentrale Plazentation anzutreffen ist, die sich aber auf die marginalen Plazentation zurückführen lässt. (Zimmermann).

Nach Tachtadshjan ist aus dem Strobilus d. h. aus dem kurzsprossigen Sporophyllstand der nächsten Vorfahren der *Bennettitinae*, einer noch unbekannten urzeitlichen Gruppe die Blüte entstanden. Die typologische Morphologie nennt auch die Sporophyllstände der *Pteridophyta* Blüten, der Verfasser der vorliegenden Abhandlung verwendet die Bezeichnung Blüte indessen nur für jene Kurztriebe, die samentragende Blütenstände aufweisen, so dass die *Pteridospermae*, obwohl sie zweifelsohne Samenpflanzen sind, nicht als Blütenpflanzen angesprochen werden können. Neuerdings bezeichnen viele nur die Angiospermen als Blütenpflanzen.

Nach der Telomtheorie findet die Entstehung des Strobilus bzw. der Blüte in erster Linie infolge von Übergipfelung statt, während die übrigen

Umwandlungen durch Verwachsen, Reduktion, Plantation und Einbiegung verständlich gemacht werden können.

Die Blätter der Blütenhülle sind im Sinne der strobilaren Theorie entweder durch Umwandlung der Staubblätter oder durch Modifikation der in den Bereich der Blüte eingerückten Hochblätter entstanden (vgl. *Ranunculaceae)*. Die Kelchblätter sind im allgemeinen umgewandelte Deckblätter, während die Kronblätter eher von den Staubblättern abgeleitet werden. So betrachtet Kretschetowitsch die Kronblätter als umgewandelte Staubblätter, d. h. als breiter gewordenes Achsengebilde, im allgemeinen werden aber auch die Staubblätter selbst ursprünglich für Blattgebilde gehalten. Das Perianth der Urblüten ist zwar doppelt, doch ist die Trennung solange nicht scharf, als die Blattstellung spiralig ist (vgl. *Polycarpicae)*.

Die Blütenhülle bildet sich im Laufe der Stammesgeschichte infolge des Schutzes der Geschlechtsblätter der Blüte aus und ihre Entwicklungsgeschichte verläuft parallel mit der Bestäubung der Blüte. Die Blütenhülle schützt einerseits den noch unreifen Blütenstaub und die Samenanlagen — die ersten anfänglichen blumenbesuchenden Insekten waren zugleich Pollenverzehrer — und lockt andererseits die bestäubenden Insekten an ; diese üben einen selektiven Einfluss auf die Ausbildung der Blüte aus, da sie die viel Blütenstaub erzeugenden oder grossen und färbigen Blüten bevorzugen. Solche sind die Blüten der *Polycarpicae*, was gleichfalls ihre Ursprünglichkeit beweist. Die Gymnospermen blieben bis zuletzt Windblütler, wobei ihre grosse Blütenstaubproduktion die massenhafte Erscheinung ihrer Arten und deren ausgedehnte Verbreitung sicherstellte. Bei den Angiospermen dagegen bildete sich zuerst (im Jura) die entomogame Blüte aus, worauf dann parallel mit der Vermehrung der Insekten- und Vogelwelt in der zweiten Hälfte des Mesozoikums, infolge der wechselseitigen Anpassung sich auch die grosse Mannigfaltigkeit der Insektenblütler entwickelte. Zur Ausbildung der zygomorphen Blüte führten dann jene die Bestäubung fördernden und gewährleistenden Differenzierungen, die sich im Laufe der Anpassung an die bestäubende Insekten- (und Vogel-) Welt ausgebildet hatten. An den höchsten Endpunkten der phylogenetischen Zweige stehen zum Teil diese Reihen mit zygomorphen Blüten, z. B. *Tubiflorae*, *Asterales*= *Synandrae*, *Gynandrae* = *Orchideae*, *Scitamineae* usw. Besonders in den extratropischen Gebieten wurde jedoch die ausgedehnte Verbreitung und das massenweise Auftreten auch weiterhin durch die Windbestäubung gesichert, so dass jene Gruppen, die infolge der Blütenreduktion zur Windbestäubung zurückkehrten, den grösseren Teil der Erdoberfläche eroberten und auch heute noch in der Vegetation dominieren. Solche sind : die *Gramineae*, *Cyperaceae* als die vorherrschenden, bestandbildenden Pflanzen der *Herbosa*-Gesellschaften bzw. die *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Populus* usw. als diejenigen der laubabwerfenden *Lignosa* Gesellschaften.

Im Laufe der Adaptation an die Windbestäubung verändert sich gleichzeitig auch der Geschlechtscharakter, aus der zwittrigen Blüte wird die eingeschlechtliche, in der man aber häufig die Überreste des anderen Geschlechtsteiles finden kann (z. B. *Quercus)*. Manchmal bleibt die Zwitterblüte erhalten, besonders wenn die Veränderung im Laufe der Stammesgeschichte sprunghaft eingetreten ist. So entstanden aus den entomogamen, ein doppeltes Perianth aufweisenden Nelkengewächsen die anemogamen Nesselgewächse, aus den holzigen Hahnenfussgewächsen bzw. Rosengewächsen die windbestäubten Platanen und dann die Kätzchenblütler. Die Vereinfachung der Blüte kann auch bei den Monokotylen verfolgt werden, deren Urtypen gleichfalls von den *Polycarpiceae* abgeleitet werden können, und zwar über die *Helobiae* — unter denen sich noch auffallend ähnliche Typen mit doppeltem Perianth und apokarpem Fruchtknoten befinden — bis zu den Liliengewächsen mit ihren farbigen, insektenbestäubten Blüten. Die Phylogenese führt dann einerseits zu den differenzierteren zygomorphen Reihen weiter *(Gynandrae, Scitamineae)*, und andererseits durch Reduktion zu den windblütigen Riedgräsern, dann über die *Restionaceae*-Familie der *Farinosae*-Reihe zu den *Gramineae* deren ursprünglichsten Typus das regelmässige Perigon aufweisende *Streptochaete* darstellt.

Das Staubblatt verliert immer mehr den Blattcharakter des Mikrosporophylls — wie dies bei den *Cycadales* oder bei den ausgestorbenen *Bennettitales* zu sehen ist. Auf den Ursprung von einem Blatt weist indessen der Umstand hin, dass die Staubblätter sich oft zu sterilen Staminodien oder Kronblättern umbilden können, weiters dass bei einzelnen Arten der Staubfaden breit und flach ist, was bei mehreren ursprünglichen Familien der Fall ist *(Magnoliaceae, Winteraceae, Degeneriaceae)*. Es gibt aber auch Staubblätter von einem anderen, verzweigten Aufbau (bei *Betula, Corylus*, reich verzweigt bei *Ricinus) ;* hier können die Staubgefässe als Mikrosporangien aufgefasst werden, die an der Spitze eines verzweigten Telomgebildes angeordnet sind. Zimmermann sieht eher das Staubblatt als Sprossgebilde an, weil diese verzweigten Staubblätter an die ursprünglichen, gleichfalls gabelig verzweigten Telome erinnern. Als Achsengebilde wird das Staubblatt auch von Kretschetowitsch betrachtet, nach ihm vereinigen sich die 4 Mikrosporangien zu einem Mikrosporangiophorum. Die verzweigten Staubblätter will Lam als Beweis dafür heranziehen, dass diese Familien Stachyosporen sind, weil ja an ihren Staubblättern zu sehen ist, dass diese keine Blätter, sondern Sprosse sind. Tachtadshjan lehnt die Annahme eines Ursprunges der Staubblätter (und der Fruchtblätter) aus Telomen bzw. Achsengebilden scharf ab.

Bei den Samenfarnen gibt es noch keine gesonderten Fruchtblätter, weil die Samen als einstige Makrosporangien auf der Rückseite der Assimilationsblätter entstanden sind. In der Familie der *Cycadaceae* stehen sie an der Spitze des Stammes, behalten ihre gefiederte, geteilte Gestalt bei und tragen viele marginale Samenanlagen. In der Familie der *Zamiaceae* geht ihnen ihre ursprüng-

liche Blattform verloren, sie nehmen immer mehr die Form eines Schildes an, wandeln sich um, und haben nur an ihrer Innenseite noch zwei Samenanlagen. Bei den Klassen der *Bennettitineae*, *Cordaitineae* und *Ginkgoineae* bildet sich das ganze Fruchtblatt zu einer gestielten Samenanlage um. Die Stammesgeschichte der Koniferen nimmt von den *Cordaitales* ihren Ursprung, deren lockere weibliche Ähren sich vereinfachen, sich zusammenpressen, wobei die Hochblätter ineinander verschmelzen und so der Koniferenzapfen entsteht. Bei den *Taxaceae* wird das ganze Fruchtblatt zu einer einzigen Samenanlage. Bei den übrigen Koniferen kann der weibliche Zapfen als eine Blüte angesehen werden, die aus vielen Fruchtblättern besteht, doch ist es richtiger ihn als Blütenstand zu deuten. In diesem Falle kann jedes Fruchtblatt als eine reduzierte weibliche Blüte betrachtet werden, die sich in der Achsel des sterilen Schuppens als Zwergspross entwickelt. Der Fruchtzapfen der Urkoniferen, der aus dem Perm nachgewiesenen *Walchia (Lebachia)* war zweifellos ein Blütenstand, wo sich in der Achsel der vorn gespaltenen Tragblätter Kurzsprosse befinden, sie aus einigen sterilen Schuppen und einer einzigen fertilen Schuppe bestehen. Bei den *Gnetinae* besteht die weibliche Blüte nur aus einem einzigen Fruchtblatt mit einer Samenanlage. Diese Erscheinung wiederholt sich also öfters im Laufe der Entwicklung der Gymnospermen. In jüngster Zeit behauptet F l o r i n (1951), dass die weibliche Blüte der *Cordaitales* und der *Coniferae* primär auf das Telom zurückgeht, dass es ein Sprossgebilde ist. T a c h t a d s h j a n lehnt die Auffassung von der ursprünglich terminalen Lage der Makrosporangien (Samen) ab.

Auf Grund der neuesten Forschungsergebnisse wurde von mehreren Seiten vorgeschlagen, das System der Gymnospermen zu modernisieren. Die diesbezügliche Einteilung von T a c h t a d s h j a n lautet: 1. *Pteridosperminae*, 2. *Phyllosperminae (Cycadales, Bennettitales)*, 3. *Stachyosperminae (Cordaitales, Ginkgoales, Coniferae)*, 4. *Chlamydosperminae*. Der Verfasser der vorliegenden Arbeit hält dagegen auf Grund des heutigen Standes der Kenntnisse über die phylogenetischen Beziehungen folgende Einteilung für richtig:

1. Klasse. **Pteridospermopsida** *(Pteridospermae, Cycadales)→Angiospermae.*
2. Klasse. **Chlamydospermopsida** *(Bennettitales, Gnetales, Welwitschiales).*
3. Klasse. **Coniferopsida** *(Cordaitales, Ginkgoales, Coniferales, Ephedrales).*

Die letzteren sind nur die Nebenzweige der zu den Angiospermen führenden Phylogenese.

Die strobilare Theorie betrachtet das Fruchtblatt als dem Makrophyll homolog. Einige sowjetische Morphologen (K r e t s c h e t o w i t s c h) verneinen die Ansicht, dass die Fruchtblätter Sporophylle sind, und betrachten die Samenanlage als Makrosporangiophorum. Nach J a k o w l e w ist die Samenanlage bzw. der darin befindliche Nucellus ein selbständiges neues (neomorphes) Gebilde des Vegetationskegels der Angiospermen, das sich qualitativ von Makrosporangium der *Pteridophyta* unterscheidet, wobei auch der Embryosack nicht als die Gametophyt-Generation betrachtet werden kann. J a k o w l e w erkennt

die Richtigkeit des foliaren Ursprunges der Fruchtblätter an, während Kretschetowitsch nur die Kelchblätter für umgebildete Blattgebilde hält. Die Fruchtblätter sind nach ihm — da ein Ast ihrer Stelen in die Samenanlage und der andere in die Fruchtwand mündet — ebenso Achsengebilde wie die Staubblätter und Kronblätter, d. h. sie sind flache Makrosporangiophoren. Letzten Endes führt also Kretschetowitsch im Gegensatz zu der strobilaren Theorie alle Geschlechtsorgane auf die Stachyosporie zurück, sogar in den Blüten, die dem Phyllosporientypus angehören. Übrigens hatte schon Nawaschin die Samenanlagen für Achsengebilde angesehen. Während gemäss der heute noch ziemlich allgemein akzeptierten Sporophylltheorie (Foliartheorie) von Hofmeister und Gorjaninow sowohl die Staubblätter als auch die Fruchtblätter foliaren Ursprungs sind, d. h. dass jede Samenpflanze phyllosporisch ist, halten Jakowlew, Kretschetowitsch und Iljin jede bedecktsamige Blüte im Wesen für stachyosporisch. Sie sehen die Blüte für ein neomorphes Organ an und qualifizieren die Angiospermen auf dieser Grundlage als einen selbständigen Stamm. Diese Theorie wird von Tachtadshjan als phantastisch und idealistisch abgelehnt.

Zum Schutze des Samens dient zuerst nur die Samenhülle (Integument), später bilden sich dann auch andere Einrichtungen aus. So bei den *Zamiazeen*, wo der weibliche Blütenstand zapfenartig ist, dann bei den Koniferen, wo die sog. Deckschuppen oder sterilen Schuppen tatsächlich dem Samenschutz dienen. Die nächste Stufe ist jene, wo nach der Befruchtung die Samen von einer Scheinfrucht eingeschlossen werden (z. B. Scheinbeere oder Beerenzapfen bei *Juniperus)* oder wo die Fruchtblätter allmählich miteinander verwachsen (die Scheinbeeren von *Gnetum* und *Ephedra*, das trockene, fruchtartige Gebilde von *Welwitschia)*, bei diesen tritt also der erhöhte Samenschutz erst nachträglich ein. Unter den ausgestorbenen Pflanzen gelangt bei den *Caytoniales* der Samen durch die Einbiegung des Fruchtblattes in eine bereits mehr oder weniger geschlossene Hülle. Schliesslich erreicht der Samenschutz einen Grad, bei dem die Fruchtblätter ein geschlossenes Gehäuse, den Fruchtknoten, bilden, d. h. es bildet sich die richtige bedecktsamige Blüte aus. Troll weist nach, dass auch der zönokarpe Fruchtknoten sich aus synkarpen, parakarpen und apokarpen Teilstücken zusammensetzt. Das allmähliche Einsinken des oberständigen Fruchtknotens in die Blütenachse bedeutet gleichfalls eine Erhöhung des Samenschutzes.

Die Samenanlagen haben ursprünglich ein doppeltes Integument. Das einfache Integument kann als eine sekundäre, abgeleitete Eigenschaft angesehen werden. Wenn der Samen nur von einer einzigen Samenhülle umgeben ist, wird sein Schutz in vermehrtem Grade durch den Fruchtknoten versehen, so dass bei den Pflanzen mit unterständigem Fruchtknoten häufig nur ein einfaches Integument vorhanden ist. In früherer Zeit wurde die Zahl der Integumente mit einer anderen, ebenfalls abgeleiteten Eigenschaft in Zusammenhang gebracht, nämlich

mit dem Verwachsen der Kronblätter. Diese beiden Eigenschaften sind aber nicht immer aneinander gebunden, in zahlreichen Reihen ist die Zahl der Integumente in verwandten Familien nicht gleich, wie denn auch das Verwachsen der Kronblätter keinen einheitlichen phylogenetischen Prozess darstellt, weil es in verschiedenen Entwicklungszweigen unabhängig eintritt.

Die heutigen Systeme der Blütenpflanzen

Die Grundlagen eines neuen Systems der Samen- bzw. Blütenpflanzen wurden, wie bereits erwähnt, von Hallier und Bessey gelegt, wobei die Angiospermen auf die *Polycarpicae* bzw. auf diesen ähnliche Urtypen *(Protoangiospermae)* zurückgeführt wurden. Die Abstammung der Apetalen *(Apetalae, Monochlamydeae)* ist umstritten, sie wurden eher bloss von den älteren Autoren (Engler, Wettstein, neuerdings Pulle) als die ursprünglichsten, einfachsten Dikotylen angesehen. Die apetalen Reihen können hier einesteils unmittelbar von den *Polycarpicae*, doch grösstenteils von anderen Reihen mit freiblätteriger Krone abgeleitet werden.

Die Ableitung der Monokotylen von den Dikotylen, d. i. von den *Polycarpicae* ist heute bei jedem modernen Autor anzutreffen, das Gegenteil davon hat in neuerer Zeit niemand behauptet, und nur wenige, wie Engler, Bessey, Hutchinson, vertreten die Ansicht einer parallelen Entwicklung. Die Monokotylen traten erst später, in der Kreide auf, im Gegensatz zu den aus dem Jura bekannten ursprünglicheren Dikotylen. Die Entstehung des einzigen Keimblattes ist ungeklärt, früher wurde es durch das Verwachsen der beiden Keimblätter (Syncotylia) oder durch den Verlust des einen Keimblattes (Abortus) erklärt. Wahrscheinlicher ist es, dass die zwei lateralen keimblättrigen Embryonen sich in der Anfangsphase der Entwicklung als Ergebnis einer primären, sprunghaften Differenzierung zu einem einzigen terminalen Keimblatt umgewandelt haben (Johansen, Tachtadshjan). Ausnahmsweise kommen bei den Dikotylen — besonders in den urzeitlichen Familien — Synkotylie (mehrere Familien der *Polycarpicae)*, zerstreute *(Nymphaeaceae, Ranunculaceae, Berberidaceae)* oder in mehreren Kreisen angeordnete, zerstreut aussehende Gefässbündel *(Centrospermae)*, trimere Blüten *(Magnoliaceae, Annonaceae, Cabomba, Berberidaceae, Lauraceae, Aristolochiaceae)* und parallele Blattaderung *(Plantago)* vor. Dagegen sind aber auch bei den Monokotylen im Kreise angeordnete Gefässbündel *(Dioscorea)*, tetramere Blüten *(Paris)*, ähnliche Plazentation *(Hydrocharitaceae* und *Nymphaeaceae)* usw. anzutreffen. Das für die Monokotylen charakteristische adossierte Vorblatt kann ebenso bei den *Annonaceae* und *Aristolochiaceae* gefunden werden wie die sukzedane Teilung der Pollenkörner bei zahlreichen Familien der *Polycarpicae* und bei den *Aristolochiaceae.*

Heute ist die polyphyletische Ableitung der Sympetalen *(Metachlamydeae)* allgemein angenommen, ihre Reihen werden auf zumindest 4 verschiedene choripetale Entwicklungszweige zurückgeführt. Zwischen einer Sympetale mit verwachsener Krone und mit einer Samenhülle (Integument) in der Samenanlage und zwischen einer Choripetale mit doppelter Samenhülle ist keine scharfe Grenze vorhanden ; in zahlreichen choripetalen Reihen treten sympetale Familien oder Gattungen, und in sympetalen Reihen choripetale Formen auf ; gleicherweise ist auch die Korrelation der Zahl der Integumente zur Ausbildung der Korolle ein veränderliches Merkmal. Die sympetale Krone weist die vollkommenste gegenseitige Anpassung an die Insektenbestäubung und gleichzeitig auch den besten Schutz des Nektars auf. Die letzten Folgerungen aus der polyphyletischen Abstammung der Sympetalen sind erst von den jüngsten Systematikern gezogen worden. Borbás wies zur gleichen Zeit wie Hallier (1903) auf die untergeordnete systematische Bedeutung der Sympetalen hin, obwohl das von ihm angeführte Beispiel (die Beziehungen zwischen *Caryophyllaceae* und *Gentianaceae)* nicht treffend war.

Die Systematisierung der, die gleiche Entwicklungsstufe erreichten Gruppen, also auf Grund der Konvergenzen und bei Vernachlässigung der Phylogenese, ist zwar praktisch wie auch didaktisch vorteilhaft, doch kann sie keineswegs als phylogenetisch, als modern angesehen werden. Deshalb muss die Aufrechterhaltung der Sympetalen fallen gelassen und müssen die einzelnen sympetalen Reihen in den entsprechenden choripetalen Entwicklungszweig gestellt und dort behandelt werden. Natürlich sind dass auch die choripetalen und apetalen Reihen nicht nach den Konvergenzen bzw. nach der erreichten Entwicklungsstufe, sondern nach ihrer Herkunft zu gruppieren.

Bei Vernachlässigung der allseits bekannten Systeme (bis Wettstein) soll hier die Einteilung von Bessey hervorgehoben werden (1897, endgiltige Form 1915).

Angiospermae

Alternifoliae (Monocotyledonae)	in beiden Gruppen	*Strobiloideae*
Oppositifoliae (Dicotyledonae)		*Cotyloideae*

Schon Bessey reihte die Sympetalen innerhalb der Dikotylen zum Teil in die Unterklasse der *Strobiloideae* und zum Teil in die der *Cotyloideae.* Das System Besseys wurde später von den amerikanischen Autoren modifiziert und modernisiert, so von Clements (1928), Pool (1941), Gundersen (1950) usw.

Der holländische Forscher Pulle (1935—37) geht von den *Monochlamydeae* aus, doch auch er trennt die Sympetalen. Der schwedische Autor

Skottsberg (1940) beginnt mit den *Verticillatae* und den *Polycarpicae*, um zuerst choripetalen Entwicklungszweige (mit Einschluss der Apetalen) und schliesslich die sympetalen zu behandeln.

Hutchinson unterscheidet in seinem neuen System (1926—34 und dann 1946—48) innerhalb der Dikotylen zwei grosse Richtungen der Stammesgeschichte, Äste, die in ihrer Mehrheit holzige bzw. krautige Formen umfassen, und sieht die Monokotylen als eine Klasse von parallelem Entwicklungsgang wie die Dikotylen an. Er teilt die Dikotylen in die Gruppen der *Lignosae* und der *Herbosae*, während die choripetalen und sympetalen Entwicklungsreihen in der von ihm angenommenen phylogenetischen Reihenfolge vermischt erscheinen.

Die Phylogenetik der Pflanzen wurde eigentlich in Russland geboren. Früher als die westlichen phylogenetischen Systeme entstanden waren, hatte schon Gorjaninow im Jahre 1841 den Grundgedanken der Stammesgeschichte der Pflanzen aufgeworfen. Desgleichen veröffentlichte Gobi (im damaligen Petrograd) 1916 gleichfalls ein neues phylogenetisches System. Auf einem hohen Niveau bewegen sich die entwicklungsgeschichtlichen pflanzensystematischen Forschungsarbeiten in der Sowjetunion. Die neueste Übersicht über die Kormophyten oder Telomophyten stammt von Tachtadshjan (1950), der 6 Stämme unterscheidet, die alle einer selbständigen Entwicklungsreihe entsprechen. Diese sind: 1. *Psilopsida*, 2. *Bryopsida*, 3. *Lycopsida*, 4. *Tmesopsida (Psilotinae)*, 5. *Sphenopsida*, 6. *Pteropsida*, wobei die letztere 3 Klassen aufweist. 1. *Filicinae*, 2. *Gymnospermae*, 3. *Angiospermae*. Da er die Moose, wie auch Koso-Poljanski und einige westliche Forscher auf die *Psilophyta* zurückführt, erhalten in seinem System die *Bryophyta* einen Platz hinter den *Psilophyta*. (Kidston und Lang, Scott, Haskell.)

Die Phylogenie und das System der Blütenpflanzen wurden im Laufe der vierziger Jahr von Busch und später von Grossheim ausgearbeitet. Busch leitet sämtliche Angiospermen in 6 Entwicklungszweigen von den *Polycarpicae* ab.

1. *Verticillatae*, 2. *Salicales-Urticales-Centrospermae-Primulales*, 3. *Rhoeadales-Parietales-Campanulatae* und *Ericales*, 4. *Rosales* mit 3 Seitenzweigen: *Terebinthales-Rubiales*, *Malvales-Euphorbiales*, *Tubiflorae*, 5. *Helobiae-Liliiflorae-Microspermae* und *Glumiflorae*, 6. *Piperales-Pandanales*.

Grossheim trennt die Samenpflanzen (Spermatophyta) in 4 Unterstämme: 1. *Pteridospermae* (mit diesem Namen bezeichnet er die *Pteridophyta*!), 2. *Gymnospermae*, 3. *Chlamydospermae (Gnetinae)*, 4. *Angiospermae*. Die Reihen der letzteren fasst er in 10 Entwicklungszweige zusammen, die von den *Ranales* bzw. von den *Annonales* ausgehen.

I. *Batrachiophyta (Annonales, Ranales)*.
II. *Hamamelidophyta (Hamamelidales)*.
III. *Melophyta*, die 8 Seitenzweige einschliessen, u. zw. 1. *Rosalia (Rosales)*, 2. *Leguminosalia (Leguminosae)*, 3. *Malvalia (Malvales, Geraniales, Tricoccae)*, 4. *Myrtalia (Myrtales, Halorhagidales)*, 5. *Anacardalia (Anacardiales, Rhamnales, Celastrales, Umbelliflorae, Rubiales)*, 6. *Aristolochialia*, 7. *Myricalia (Myricales,*

Fagales, Juglandales), 8. *Tubifloralia (Ligustrales, Contortae, Tubiflorae, Plantaginales, Hippuridales, Callitrichales).*

IV. *Teichiospermatophyta* mit 4 Verzweigungen: 1. *Rhoeadalia (Rhoeadales)*, 2. *Campanulalia (Parietales, Cucurbitales, Campanulales, Compositales)*, 3. *Guttiferalia (Guttiferales, Ericales)*, 4. *Sarracenalia.*

V. *Proteiophyta (Proteales, Santalales).*

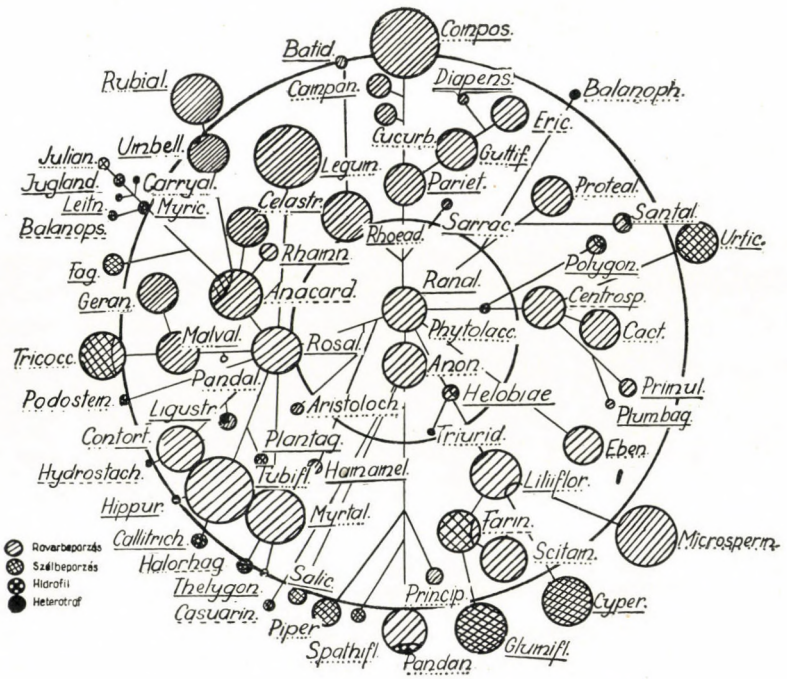
VI. *Centrospermatophyta:* 1. *Centrospermalia (Phytolaccales, Centrospermae, Urticales)*, 2. *Polygonalia*, 3. *Primulalia (Plumbaginales).*

VII. *Ebenophyta (Ebenales).*

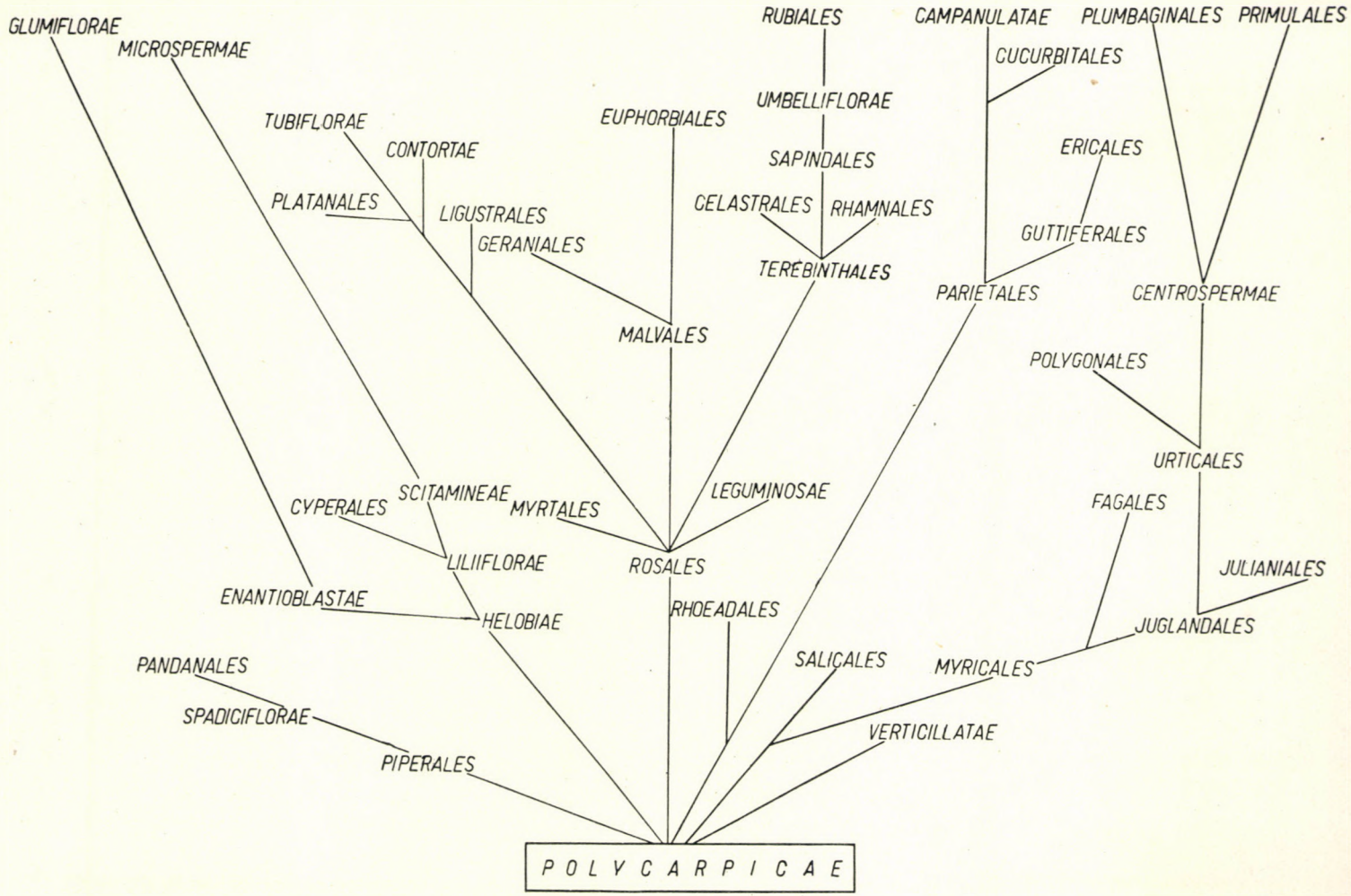
VIII. *Krynophyta* mit 3 Seitenzweigen: 1. *Liliifloralia (Helobiae, Liliiflorae, Microspermae)*, 2. *Cyperalia (Cyperales)* 3. *Glumifloralia (Farinosae, Scitamineae, Glumiflorae)*

IX. *Spathophyta:* 1. *Spathifloralia (Principes, Spathiflorae, Pandanales)*, 2. *Piperalia (Piperales).*

X. *Itephyta (Salicales).*



Erklärung der 1. Abbildung. Die 3 Kreise stellen die 3 Organisationsstufen der Angiospermen dar. Im inneren Kreise befinden sich Ausgangsformen mit wenig spezialisierten Blüten, die Zahl der Blütenglieder ist unbestimmt, das Perianth ist oft primär einfach, der Fruchtknoten apokarp, oberständig. Im mittleren Kreise sind an ihre Umwelt angepasste spezialisierte Blüten, in der Regel pentazyklisch, die Zahl der Blütenglieder ist gross, aber bestimmt, das Perianth ist doppelt, der Fruchtknoten zönokarp, oberständig. Im äusseren Kreise sind spezialisierte vereinfachte Blüten, gewöhnlich tetrazyklisch, die Zahl der Blütenglieder nimmt ab, das Perianth ist häufig reduziert, einkreisig oder fehlt, der Fruchtknoten ist zönokarp, unterständig. Die Abbildung spiegelt auch die Grösse der Reihen (Zahl der Arten) den Stoffwechseltypus und die Art der Bestäubung wider. Unterstrichen sind die Namen der holarktischen Familien, gestrichelt die Namen der antarktischen, punktiert die Namen der tropischen Familien bezeichnet.



2. Abb. Stammbaum der Angiospermae nach Busch.

Auffallend ist der Verzicht auf die Einteilung der Klassen der Mono- und Dikotylen (*Piperales* unter den Monokotylen, *Salicales* gesondert), was von den jüngeren sowjetischen Lehrbüchern aber nicht akzeptiert wurde (Shukowski, Kursanow), vgl. auch nachstehende Abbildung, die auch die übrigen Reihen zeigt.

Im neuesten sowjetischen Lehrbuch (Kursanow) nehmen im abgeänderten Stammbaum von Busch die *Santalales*, *Salicales*, der apetale Zweig (*Juglandales*, *Fagales*, *Urticales*, *Polygonales*) und die *Verticillatae* ihren Ursprung nicht von den *Polycarpicae*, sondern zusammen mit diesen von der theoretischen Gruppe der Urangiospermen (vgl. Abb. 2.).

Hier muss auch auf die ganz individuellen und neuen Ansichten von Professor O. Schwarz aus Jena hingewiesen werden, die er anlässlich eines im Oktober 1952 an der Ungarischen Akademie der Wissenschaften gehaltenen Vortrages zum Ausdruck brachte. Diese konnten indessen in der vorliegenden Arbeit nicht mehr berücksichtigt werden.

In Ungarn wurde das System von Linné zuerst von J. J. Winterl mitgeteilt (1770) und in die ungarische Sprache im Kräuterbuch von S. Diószegi und M. Fazekas übertragen (1807/13). Das System von de Candolle wird in Ungarn von K. Haberle eingeführt und stand bis gegen das Ende des Jahrhunderts in Anwendung, so auch in den Florenwerken von Kerner, Neilreich und Simonkai. Obwohl der vielseitige I. Endlicher, der spätere Wiener Professor, in Pressburg geboren wurde — er ist auch als Linguist und Historiker bedeutend — und sich im Ausbau der Pflanzensystematik unsterbliche Verdienste erwarb, gibt es in Ungarn später kaum Anhänger der synthetischen, phylogenetischen Systematisierung. In der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts war das unter dem Einfluss des Darwinismus stehende Zeitalter von Kerner, Borbás und Simonkai bestrebt, Ordnung in die Vielfalt der entstehenden und sich ändernden pflanzlichen Formen zu bringen ; auf diese Weise entstanden die Monographien einiger ungarischer formenreicher Pflanzensippen. Nicht nur die pflanzengeographischen Werke Kerners üben einen Einfluss auf seine ungarischen Zeitgenossen aus, sondern auch seine Arbeiten, in denen er sich mit der Problematik der Entstehung der Arten, der Anpassung und der Stammesgeschichte auseinandersetzt. So ist sein Einfluss auf Borbás (der übrigens in seinen Arbeiten das Endlichersche System befolgte) auf Simonkai und auf andere unverkennbar, deren Tätigkeit auch auf den scharfen Widerspruch der am Linnéischen Artbegriff und an der Konstanz der Arten hängenden Gelehrten stösst (S. Brassai, O. Herman, L. Jurányi). Borbás beschäftigt sich in mehreren Arbeiten, so im Florenwerk des Balaton (Plattensee) und bei der Schilderung der sprunghaften Ausbildung von *Capsella Hegeri* (1901) mit phylogenetischen Fragen, mehrere besprechen Theorien über die Möglichkeit der Artentstehung durch Hybridisation und Mutation, während G. Havass zahlreiche eigene Versuchsergebnisse

über angebliche Umwandlung von Arten veröffentlicht. Die ungarischen Lehrbücher entstehen wohl meistens in Anlehnung an deutsche Vorbilder (Fekete und Mágócsy-Dietz 1896, Tuzson 1911—1926, Gombocz 1925—1927, Mándy 1947), und dies trifft auch für die mehr volkstümlichen Bearbeitungen der Systematik zu (Tuzson 1907, Moesz und Andreánszky 1941, Moesz und Boros 1948). Die ungarischen paläobotanischen Forschungen in Vergangenheit und Gegenwart, besonders die von M. Staub, J. Tuzson, F. Hollendonner, S. Sárkány, G. Andreánszky, B. Zólyomi, weisen einen floren- und vegetationsgeschichtlichen Charakter auf. Die individuelle »triphyletische« Theorie von P. Greguss fand keinen Widerhall (1917).

Bei der ersten Konzeption seines Systems (Univ. Kurs, 1947) arbeitete der Verfasser der vorliegenden Abhandlung — in Unkenntnis der ursprünglichen Mitteilungen von Busch und Grossheim — auf Grund ähnlicher prinzipieller Überlegungen einen Entwurf aus, der in vielem mit dem Aufbau der Systeme der sowjetischen Forscher übereinstimmte, in der Ableitung der Kätzchenblütler und in zahlreichen anderen Einzelheiten jedoch von jenen abwich. Der Verfasser hält die monophyletische polytope Entstehung für wahrscheinlich: die monophyletische Abstammung bedeutet nämlich nicht, dass die Angiospermen sich nur auf einem einzigen Gebiete der Erdoberfläche, monotop ausgebildet haben. Von den urzeitlichen *Polycarpicae* geht nicht nur eine einzige, sondern gehen mehrere parallele Entwicklungsreihen aus (vgl. das früher bitope, neuerdings polytope System von Hutchinson sowie die 10 Entwicklungszweige von Grossheim), was im Wesen auch mit der Auffassung von Koso-Poljanski und Iljin übereinstimmt. Es erscheint ausgeschlossen, das die Angiospermen nur auf dem heutigen Verbreitungsgebiet der *Magnoliales*, in Bergwäldern entstanden sind — wie einzelne glauben — da ja diese Familie in der Kreidezeit auch arktische Vertreter besass. Von den angenommenen Vorfahren der Angiospermen lebten die *Bennettitinae* sowohl in Wald-, als auch in Savannengebieten, während bis heute erhalten gebliebene Vertreter der *Gnetinae* von den Tropenwäldern bis zu den Wüsten heimisch sind.

Die an der Spitze jeder der 4 von den *Polycarpicae* ausgehenden Entwicklungslinien(-äste) stehenden sympetalen Reihen werden vom Verfasser am Ende der betreffenden Linie *(linea*, bei Pulle: *series)* behandelt, und zwar jede Linie gesondert. So kommen die den *Polycarpicae* am nächsten stehenden, doch jeweils den Ausgang einer anderen Linie bedeutenden Reihen (z. B. *Rosales*, *Malvales*, *Rhoeadales)* weit voneinander zu liegen, d. h. dass diejenigen Reihen, welche die gleiche Entwicklungsstufe erreicht haben, voneinander entfernt stehen. Das System des Verfassers ist also im Gegensatz zu den früheren, sich auch auf die Konvergenzen stützenden horizontalen Systemen ein streng phylogenetisch, vertikal aufgebautes System. Unmittelbar an die *Polycarpicae* schliessen sich die *Aristolochiales* und *Piperales* an, von diesen können eventuell die *Ebenales*,

die *Guttiferae* und vielleicht auch noch die *Salicales* und *Verticillatae* abgeleitet werden. Die erste Linie führt über die sich an die *Polycarpicae* anschliessenden *Rosales* mit mehreren Seitenlinien zu den *Umbelliflorae*, und dann zu den sympetalen *Rubiales*. Wahrscheinlich bestehen auch Beziehungen über die Reihen der *Hamamelidales* und *Terebinthales* zu den *Monochlamydeae*. Die zweite Linie schliesst sich durch die *Rhoeadales* an die *Polycarpicae* und führt von den *Parietales* einerseits zu den *Campanulatae* und anderseits zu den *Ericales*. Der Ursprung der *Synandrae* oder *Asterales* ist umstritten (Abstammung von *Rubiales* oder *Campanulatae)*, der Verfasser selbst neigt eher der letzteren Annahme zu. Die dritte Linie verläuft über die *Malvales* zu den *Geraniales* und von dort zu den sympetalen *Personatae*, wobei die Seitenlinie der *Tricoccae* wieder in die Richtung der *Monochlamydeae* zeigt. Das Zentrum der vierten Linie bilden die *Centrospermae*, gleichfalls Abkömmlinge der *Polycarpicae*. Diese Linie hat einen polyphyletischen Charakter, in ihr werden einesteils auf Grund der Progression die sympetalen *Primulales-Plumbaginales*, und anderenteils auf Grund der Reduktion die zu den krautigen, apetalen Reihen führenden Gruppen zusammengefasst. Dagegen wurden die holzigen, kätzchenblütigen *Monochlamydae* vorläufig in diese Linie gezogen, welche, wie schon erwähnt, auch mit anderen choripetalen, holzigen Reihen in genetischer Verbindung stehen. Schliesslich werden hier auch alle diejenigen apetalen Reihen behandelt, deren Ableitung ungewiss ist, da die *Santalales-Proteales*, die *Ebenales*, die *Salicales* und die *Verticillatae*, uzw. an der der Ausbildung ihrer Blütenstruktur entsprechenden Stelle, z. B. die am meisten reduzierten und umstrittenen Typen *(Salicales, Verticillatae)* am Ende der Dikotylen. Die vierte Linie umfasst also in Wirklichkeit 6 Gruppen, die vielleicht verschiedenen Ursprungs sind. Die fünfte, die grosse Entwicklungslinie der Monokotylen führt von den *Polycarpicae* über die *Helobiae* zu den *Liliiflorae* und von hier einesteils zu den vereinfachten *Cyperales* und *Glumiflorae* und andernteils zu den am meisten differenzierten Reihen. Die letzte Linie, die der einfachsten *Spadiciflorae*, geht von einem unsicheren Ausgangspunkt aus, um schliesslich in den *Pandanales* zu enden.

Dieses System des Verfassers wurde zuerst im »Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt« (S o ó — J á v o r k a, 1951, ungarisch) entwickelt. Es wurde dann durch ein modernes System der Kryptogamen, besonders der Algen, (in Anlehnung an P a s c h e r — F r i t s c h — S m i t h) ergänzt und so im Lehrbuch des Verfassers für Universitäten »Fejlődéstani növényrendszertan« (Phylogenetische Systematik der Pflanzen) 1952, veröffentlicht (S. Beilage 2 und 3).

Der Zusammenhang der Linien und Reihen ist auf dem Stammbaum der Abb. 3 dargestellt.

Die früheren morphologischen Systeme spiegeln nur den statischen Zustand der Pflanzenwelt wider, jedoch deren Dynamik und dialektische Entwicklung wird durch das wahre entwicklungsgeschichtliche System dargestellt.

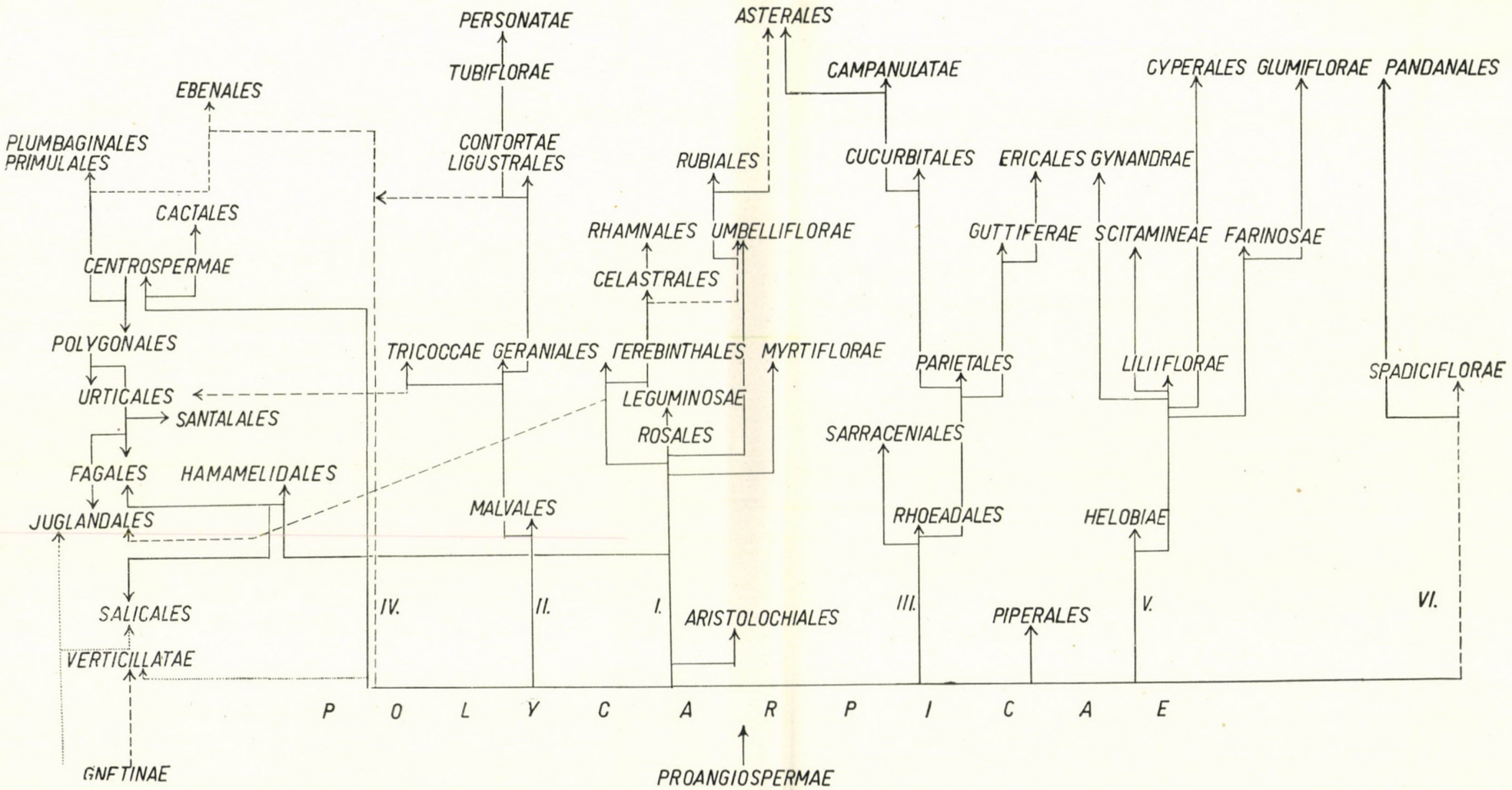


Abb. 3. Stammbaum der Angiospermen nach *Soó*.

TABELLE II

Übersicht über das neue System (Soó)

Aphanobionta	*Virophyta*	
Akaryobionta	*I. Schizomycophyta*	
	II. Cyanophyta	
Protobionta	*III. Myxophyta*	
(Protophyta et	*IV. Euglenophyta*	
Thallophyta)	*V. Pyrrophyta*	1. *Cryptophyceae* 2. *Dinophyceae*
	VI. Chrysophyta	1. *Xanthophyceae* 2. *Chrysophyceae* 3. *Bacillariophyceae*
	VII. Chlorophyta	1. *Chlorophyceae* 2. *Charophyceae* 3. *Conjugatae*
	VIII. Phaeophyta	
	IX. Rhodophyta	1. *Bangiae* 2. *Florideae*
	X. Mycophyta	1. *Archimycetes* 2. *Phycomycetes* 3. *Ascomycetes* 4. *Basidiomycetes* 5. *Lichenes*
Cormobionta	*XI. Bryophyta*	1. *Anthocerotinae* 2. *Hepaticae* 3. *Musci*
	XII. Pteridophyta	1. *Psilopsida* 1*a Tmesopsida (Psilotinae)* 2. *Lycopsida* 3. *Sphenopsida* 4. *Pteropsida*
	XIII. Gymnospermophyta	1. *Pteridospermae* 2. *Cycadinae* 3. *Bennettitinae* 4. *Cordaitinae* 5. *Ginkgoinae* 6. *Coniferae* 7. *Chlamydospermae*
	Vorgeschlagene neue Einteilung (vgl. S. 275.)	1. *Pteridospermopsida* 2. *Chlamydospermopsida* 3. *Coniferopsida*
	XIV. Angiospermophyta	1. *Dicotyledoneae* *A) Polycarpicae-Rubiales* *B) Malvales-Tubiflorae* *C) Rhoeadales-Synandrae (Ericales)* *D) Centrospermae-Monochlamydeae* *a) Santalales, Proteales* *b) Centrospermae-Plumbaginales* *c) Ebenales* *d) Polygonales-Myricales* *e) Salicales* *f) Verticillatae* 2. *Monocotyledoneae* *E) Helobiae-Graminales* *F) Spadiciflorae-Pandanales*

TABELLE III

Systema Spermatophytorum vivorum

Phylum XIII. **Gymnospermophyta**	Ordines	Familiae
Classis **I. Pteridospermopsida**	1. *Pteridospermae*†	
	2. *Cycadeles*	1. *Cycadaceae*
		2. *Zamiaceae*
II. Chlamydospermopsida	1. *Bennettitales*†	
	2. *Gnetales*	*Gnetaceae*
	3. *Welwitschiales*	*Welwitschiaceae*
III. Coniferopsida	1. *Cordaitales*†	
	2. *Ginkgoales*	*Ginkgoaceae*
	3. *Coniferales*	1. *Araucariaceae*
		2. *Podocarpaceae*
		3. *Taxaceae*
		4. *Cephalotaxaceae*
		5. *Pinaceae*[1]
		6. *Taxodiaceae*
		7. *Cupressaceae*[2]
	4. *Ephedrales*	*Ephedraceae*
Phylum XIV. **Angiospermophyta**		
Classis I. **Dicotyledoneae**		
Series A) **Polycarpicae—Rubiales**		
	1. *Polycarpicae*	
	1 *A. Magnoliales*	
	a) Magnoliineae	1. *Wintersaceae*[3]
		2. *Degeneriaceae*
		3. *Magnoliaceae*[4]
		4. *Himantandraceae*
		5. *Eupomatiaceae*
		6. *Annonaceae*
		7. *Calycanthaceae*
		8. *Eupteleaceae*
		9. *Cercidiphyllaceae*
	b) Laurineae	10. *Lauraceae (incl. Hernandiaceae)*
		11. *Gomortegaceae*
		12. *Monimiaceae*
		13. *Myristicaceae*
		14. *Canellaceae*
	c) Berberidineae	15. *Menispermaceae*
		16. *Lardizabalaceae*
		17. *Berberidaceae*
	1 *B) Ranales*	1. *Ranunculaceae*[5]
		2. *Nymphaeaceae*[6]
		3. *Ceratophyllaceae*
	2. *Aristolochiales*	1. *Aristolochiaceae*
		2. *Rafflesiaceae*
		3. *Hydnoraceae*
	3. *Piperales*	1. *Piperaceae*
		2. *Chloranthaceae*
		3. *Saururaceae*
		4. *Lactoridaceae*

[1] Subfam.: Pinoideae et Abietoideae
[2] Subfam.: Thujoideae, Cupressoideae, Juniperoideae
[3] incl. Trochodendraceae et Tetracentraceae, excl. Eupteleaceae.
[4] incl. Illiciaceae et Schizandraceae.
[5] subfam.: Paeonioideae, Helleboroideae, Anemonoideae
[6] subfam.: Nelumboideae, Nyphaeoideae, Cabomboideae.

4. *Hamamelidales*
   1. *Hamamelidaceae*
   2. *Platanaceae*
   3. *Myrothamnaceae*
   4. *Bruniaceae*
   5. *Stachyuraceae*
   6. *Eucommiaceae*

5. *Rosales*
   - *a) Rosineae*
     1. *Rosaceae*[1]
     2. *Crossosomataceae*
     3. *Connaraceae*
     4. *Crassulaceae*[1]
   - *b) Saxifragineae*
     5. *Saxiragaceae*[2]
     6. *Cunoniaceae (incl. Brunelliaceae)*
     7. *Byblidaceae (incl. Roridulaceae)*
     8. *Pittosporaceae*
     9. *Podostemonaceae*
     10. *Hydrostachyaceae*

6. *Leguminosae*
   1. *Mimosaceae*
   2. *Caesalpiniaceae*
   3. *Papilionaceae*

7. *Myrtiflorae*
   - *a) Thymelaeineae*
     1. *Thymelaeaceae (incl. Gonystilaceae)*
     2. *Penaeaceae (incl. Geissolomataceae)*
     3. *Oliniaceae*
     4. *Elaeagnaceae*
   - *b) Myrtineae*
     5. *Lythraceae*
     6. *Heteropyxidaceae*
     7. *Rhizophoraceae*
     8. *Sonneratiaceae*
     9. *Crypteroniaceae*
     10. *Alangiaceae*
     11. *Nyssaceae*
     12. *Myrtaceae*
     13. *Punicaceae*
     14. *Melastomataceae*
     15. *Lecythidaceae*
     16. *Combretaceae*
     17. *Onagraceae*
     18. *Trapaceae*
     19. *Haloragaceae (incl. Gunneraceae)*
   - *c) Hippuridineae*
     20. *Hippuridaceae*

8. *Terebinthales*
   - *a) Rutineae*
     1. *Rutaceae*
     2. *Simaroubaceae*
     3. *Burseraceae*
     4. *Meliaceae*
     5. *Malpighiaceae*
     6. *Tremandraceae*

[1] subfam.: Spiraeoideae, Pomoideae, Rosoideae, Prunoideae, Chrysobalanoideae (resp-Chrysobalanaceae).
[2] subfam.: Saxifragoideae, Hydrangeoideae, Ribesioideae.

		7. *Vochysiaceae (incl. Trigoniaceae)*
		8. *Polygalaceae (incl. Xanthophyllaceae)*
	b) Sapindineae	9. *Coriariaceae*
		10. *Anacardiaceae*
		11. *Julianaceae*
		12. *Aceraceae*
		13. *Aetoxicaceae*
		14. *Hippocastanaceae*
		15. *Sapindaceae*
		16. *Akaniaceae*
		17. *Sabiaceae*
		18. *Melianthaceae*
		19. *Didiereaceae*
		20. *Balsaminaceae*
	9. *Celastrales*	1. *Aquifoliaceae*
		2. *Celastraceae*
		3. *Salvadoraceae*
		4. *Staphyleaceae*
		5. *Hippocrateaceae*
		6. *Stackhousiaceae*
		7. *Icacinaceae*
		8. *Cyrillaceae*
		9. *Pentaphyllacaceae*
		10. *Corynocarpaceae*
		11. *Pandaceae*
	10. *Rhamnales*	1. *Rhamnaceae*
		2. *Vitaceae*
	11. *Umbelliflorae*	1. *Araliaceae*
		2. *Cornaceae*
		3. *Garryaceae*
		4. *Umbelliferae*[1]
	12. *Rubiales*	1. *Rubiaceae*[2]
		2. *Caprifoliaceae*
		3. *Adoxaceae*
		4. *Valerianaceae*
		5. *Dipsacaceae*
Series B. **Malvales — Tubiflorae**		
	13. *Malvales*	1. *Tiliaceae*
		2. *Malvaceae*
		3. *Bombacaceae*
		4. *Sterculiaceae*
		5. *Elaeocarpaceae*
		6. *Chlaenaceae*
		7. *Scytopetalaceae*
	14. *Geraniales*	1. *Linaceae (incl. Humiriaceae)*
		2. *Oxalidaceae*
		3. *Geraniaceae*
		4. *Limnanthaceae*
		5. *Tropaeolaceae*
		6. *Erythroxylaceae*
		7. *Zygophyllaceae*
		8. *Cneoraceae*

[1] subfam.: Hydrocotyloideae, Saniculoideae, Apioideae.
[2] subfam.: Cinchonoideae, Coffeoideae.

	15. *Tricoccae*	1. *Euphorbiaceae (incl. Daphniphyllaceae)*[1]
		2. *Dichapetalaceae*
		3. *Buxaceae*
		4. *Callitrichaceae*
	16. *Ligustrales*	*Oleaceae*[2]
	17. *Contortae*	1. *Gentianaceae*[3]
		2. *Apocynaceae*
		3. *Asclepiadaceae*
		4. *Loganiaceae (incl. Buddleiaceae)*
	18. *Tubiflorae*	1. *Convolvulaceae*[5]
		2. *Polemoniaceae*
		3. *Lennoaceae*
		4. *Hydrophyllaceae*
		5. *Boraginaceae*
		6. *Verbenaceae (incl. Phrymaceae)*
		7. *Myoporaceae*
		8. *Labiatae*
	19. *Personatae*	1. *Nolanaceae*
		2. *Solanaceae*
		3. *Scrophulariaceae*[6]
		4. *Bignoniaceae*
		5. *Martyniaceae*
		6. *Pedaliaceae*
		7. *Lentibulariaceae*
		8. *Globulariaceae*
		9. *Acanthaceae*
		10. *Orobanchaceae (incl. Aeginetiaceae)*
		11. *Gesneriaceae*[7]
		12. *Columelliaceae*
	19*a*. *Plantaginales*	*Plantaginaceae*
Series C. **Rhoeadales—Synandrae (—Ericales)**		
	20. *Rhoeadales*	
	a) Rhoeadineae	1. *Papaveraceae*[8]
	b) Capparidineae	2. *Tovariaceae*
		3. *Moringaceae (incl. Bretschneideriaceae ?)*
		4. *Cruciferae*
		5. *Capparidaceae*
	c) Resedineae	6. *Resedaceae*
	21. *Sarraceniales*	1. *Sarraceniaceae*
		2. *Nepenthaceae*
		3. *Cephalotaceae*
		4. *Droseraceae*
	22. *Parietales*	
	a) Tamaricineae	1. *Tamaricaceae*
		2. *Fouquieriaceae*
		3. *Frankeniaceae*

[1] subfam.: Phyllantoideae et Crotonoideae.
[2] subfam.: Oleoideae et Jasminoideae.
[3] subfam.: Gentianoideae et Menyanthoideae.
[4] subfam.: Cynanchoideae et Periplocoideae.
[5] subfam: Convolvuloideae et Cuscutoideae
[6] subfam.: Pseudosolanoideae, Antirrhinoideae, Rhinanthoideae.
[7] subfam.: Cyrtandroideae et Gesnerioideae.
[8] subfam.: Hypecooideae, Papaveroideae, Fumarioideae.

	b) Cistineae	4. *Cistaceae*
		5. *Bixaceae (incl. Cochlospermaceae)*
		6. *Violaceae*
		7. *Flacourtiaceae (incl. Lacistemaceae)*
		8. *Turneraceae*
		9. *Malesherbaceae*
		10. *Passifloraceae*
		11. *Achariaceae*
		12. *Caricaceae*
		13. *Loasaceae*
		14. *Begoniaceae*
		15. *Datiscaceae*
		16. *Elatinaceae*
	23. *Cucurbitales*	*Cucurbitaceae*
	24. *Campanulales*	1. *Campanulaceae*
		2. *Lobeliaceae*
		6. *Marcgraviaceae*
		7. *Quiinaceae*
		8. *Theaceae*
		9. *Hypericaceae*
		10. *Dipterocarpaceae*
		11. *Ancistrocladaceae*
	27. *Ericales*	1. *Pyrolaceae*[2]
		2. *Clethracea*
		3. *Ericaceae*[3]
		4. *Epacridaceae*
		5. *Empetraceae*
		6. *Diapensiaceae*
Series D. **Centrospermae—Monochlamydeae**		
D 1.	28. *Santalales*	
	a) Santalineae	1. *Santalaceae*
		2. *Grubiaceae*
		3. *Myzodendraceae*
		4. *Opiliaceae*
		5. *Olacaceae (incl. Octoknemataceae)*
	b) Loranthineae	6. *Loranthaceae*[4]

[1] subfam.: Rhododendroideae, Arbutoideae, Ericoideae.
[2] subfam.: Pyroloideae et Monotropoideae.
[3] subfam.: Loranthoideae et Viscoideae.

		c) Balanophorineae	7. *Balanophoraceae*
		d) Cynomorineae	8. *Cynomoriaceae*
D 2.	29. *Proteales*		*Proteaceae*
	30. *Centrospermae*		
		a) Phytolaccineae	1. *Phytolaccaceae (incl. Achatocarpaceae)*
			2. *Gyrostemonaceae*
			3. *Nyctaginaceae*
			4. *Thelygonaceae*
			5. *Aizoaceae*
		b) Portulacineae	6. *Portulacaceae*
			7. *Basellaceae*
		c) Caryophyllineae	8. *Caryophyllaceae*[1]
		d) Chenopodineae	9. *Chenopodiaceae*
			10. *Batidaceae*
			11. *Amaranthaceae*
	31. *Cactales*		*Cactaceae*
	32. *Primulales*		1. *Theophrastaceae*
			2. *Myrsinaceae*
			3. *Primulaceae*
	33. *Plumbaginales*		*Plumbaginaceae*
D 3.	34. *Ebenales*		1. *Sapotaceae*
			2. *Hoplestigmataceae*
			3. *Ebenaceae*
			4. *Lissocarpaceae*
			? *Diclidantheraceae*
			5. *Styracaceae*
			6. *Symplocaceae*
D 4.	35. *Polygonales*		*Polygonaceae*
	36. *Urticales*		1. *Moraceae*[2]
			2. *Cannabinaceae*
			3. *Urticaceae*
			4. *Ulmaceae*[3]
			5. *Rhoipteleaceae*
	37. *Fagales*		1. *Betulaceae*
			2. *Fagaceae*
	38. *Juglandales*		*Juglandaceae*
	39. *Myricales*		*Myricaceae*
	a) Leitneriales		*Leitneriaceae*
	b) Balanopsidales		*Balanopsidaceae*
D 5.	40. *Salicales*		*Salicaceae*
D 6.	41. *Verticillatae*		*Casuarinaceae*
Classis II. **Monocotyledoneae**			
Series E. **Helobiae-Graminales**			
	42. *Helobiae*		1. *Alismataceae*
			2. *Butomaceae*
			3. *Hydrocharitaceae*
			4. *Zosteraceae*
			5. *Aponogetonaceae*
			6. *Najadaceae*
			7. *Juncaginaceae*
			8. *Lilaeaceae*

[1] subfam.: Silenoideae, Alsinoideae, Paronychioideae.
[2] subfam.: Moroideae et Artocarpoideae.
[3] subfam.: Ulmoideae et Celtidoideae.

42 *a) Triuridales*	*Triuridaceae*
43. *Liliiflorae*	1. *Liliaceae*[1]
a) Liliineae	2. *Stemonaceae*
	3. *Haemodoraceae*
	4. *Amaryllidaceae*[2]
	5. *Vellosiaceae*
	6. *Dioscoreaceae*
	7. *Taccaceae*
b) Iridineae	8. *Iridaceae*
c) Juncineae	9. *Juncaceae*
	10. *Flagellariaceae*
44. *Scitamineae*	1. *Musaceae*[3]
	2. *Zingiberaceae*
	3. *Cannaceae*
	4. *Maranthaceae*
45. *Gynandrae*	1. *Burmanniaceae*
	2. *Orchidaceae*[4]
46. *Cyperales*	*Cyperaceae*[5]
47. *Farinosae*	1. *Bromeliaceae*
	2. *Thurniaceae*
	3. *Rapateaceae*
	4. *Commelinaceae*
	5. *Eriocaulaceae*
	6. *Xyridaceae*
	7. *Mayacaceae*
	8. *Centrolepidaceae*
	9. *Restionaceae*
	10. *Cynastraceae*
	11. *Pontederiaceae*
	12. *Philydraceae*
48. *Graminales*	*Gramineae*

Series F. **Spadiciflorae—Pandanales**

49. *Spadiciflorae*	1. *Palmae*[6]
	2. *Cyclanthaceae*
	3. *Araceae*[7]
	4. *Lemnaceae*
50. *Pandanales*	1. *Pandanaceae*
	2. *Sparganiaceae*
	3. *Typhaceae*

[1] subfam.: Melanthioideae, Asphodeloideae, Allioideae, Lilioideae, Asparagoideae, Dracaenoideae, Ophiopogonoideae, Smilacoideae.

[2] subfam.: Amaryllidoideae, Agavoideae, Hypoxydoideae.

[3] subfam.: Strelitzioideae et Musoideae.

[4] subfam.: Pleonandrae et Monandrae.

[5] subfam.: Scirpoideae et Caricoideae.

[6] subfam.: Coryphoideae, Borassoideae, Lepidocaryoideae, Ceroxyloideae, Phytelephantoideae, Nipoideae.

[7] subfam.: Pothoideae, Monsteroideae, Calloideae, Lasioideae, Philodendroideae, Colocasioideae, Aroideae, Pistioideae.

SCHRIFTTUM

Borbás, V.: A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete (Pflanzengeographie und Flora des Plattensees und seiner Umgebung). 1900. Kap. XII. Parti növény alakulása víziből biológiai alapon (Die Entwicklung der Uferpflanze aus der Wasserpflanze auf biologischer Grundlage. Dieses Kapitel fehlt in der deutschen Ausgabe.)

Borbás, V.: Új növénynemzetség és faj keletkezésének mai esete (Ein heutiger Fall der Enstehung einer neuen Pflanzengattung und -art). Természettud. Közl. 1901.

Borbás, V.: A szegfűfélék meg a szentlászlófűfélék parallelismusa. Der Parallelismus der Silenaceen und der Gentianeen. Magy Bot. Lap. II. 1903. (vgl. *Futó, M.:* Mennyiben lehet szó a Silene- és Gentiana-félék parallelismusáról? [Inwieweit kann von einem Parallelismus der Silenaceen und Gentianeen die Rede sein?] ebda. III. 1904 — und die Antwort von *Borbás:* In verba magistri jurare fallax, ebda. III. 1904.)

Borsos, O.: A mesterséges életfeltételek alakító hatása a Rorippa és Achillea fajokra. (Verändernde Wirkung künstlicher Lebensbedingungen auf Rorippa- und Achillea-Arten.) Annal. Biol. Acad. Sc. Hung. Pars Debreceniensis 1952.

Fehér, D.: Erdészeti növénytan III. (Forstbotanik III.) Sopron, 1935.

Fekete, L. und *Mágocsy-Dietz S.:* Erdészeti növénytan. I—II. (Forstbotanik I—II.) Budapest, 1891—98.

Felföldy, L.: Experiments with the first seed generation of tomato grafts. Acta Biol. Acad. Sc. Hung. II. 1951.

Felföldy, L.: A cytogeográfia eredményei és problémái. Results and problems of cytogeography (cyto-ecology). Acta Agrobot. Hung. I. 2. (1948).

Jávorka, S.: Viruló természet (Blühende Natur). Systematische Teile von *Boros, Á.* und *Moesz, G.* Budapest, 1948.

*Keszty*ű*s, L.:* Pollenfehérjék antigén tulajdonságai (Die Antigeneigenschaften der Polleneiweissstoffe). Kísérl. Orvostud. 1950. Nr. 4.

Mándy, Gy.: Az alkalmazott növénytan alapjai (Die Grundlagen der angewandten Botanik). Budapest, 1947.

Soó, R.: Chromosome number analysis of the Carpatho-Pannonian flora with remarks concerning ecological significance of polyploidy. Acta Geobot. Hung. VI. 1. (1947).

Soó, R.: A zárvatermők fejlődéstörténeti rendszerének új kísérlete. A new sketch of the phylogenetic system of the Angiospermous flowering plants. Acta Geobot. Hung. VI. 2. (1949).

Soó—Jávorka: A magyar növényvilág kézikönyve (Handbuch der ungarischen Pflanzenwelt). I—II. Budapest, 1951.

Szabó, Z.: A növény és élete (Die Pflanze und ihr Leben). Budapest, 1941. [*Moesz:* Telepes növények (Thallophyten). *Andreánszky:* Száras növények (Kormophyten).]

Tuzson, J.: Rendszeres növénytan (Systematische Botanik) I—II. Budapest, 1911—26.

Баранов В.: Возникновение и развитие растительного мира, 1950.

Благовещенский, А. В.: Биохимические основы эволюционного процесса у растений, 1950.

Буш, Н. А.: Систематика высших растений, 1944.

Давиташвили, Л. С.: Курс палеонтологии. 1949.

Гоби С.: Обозрение системы растений, 1916.

Горянинов П.: Основания ботаники, 1841.

Гроскейм А. А.: К вопросу о графическом изображении характера эволюции на филогенетических схемах. Бот. Журн. 1948.

Гроскейм А. А.: К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. Сов. Ботаника, 1945.

Гроскейм А. А.: Определитель растений Кавказа. 1949.

Генкель П. А. и Кудряшов Л. В.: Ботаника, 1950.

Ильин М. М.: Основные принципиальные положения к построению новой системы растений. Бот. Журн. 1951.

Ильин М. М.: Против идеализма в филогении растений. Бот. Журн. 1951.

Яковлев М. С.: О единстве эмбриогенеза покрытосемянных и голосемянных растений. Морф. и Анат. Раст. П. 1951.

Яковлев М. С.: О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Морф. и Анат. Раст. П. 1951.

Карапетян В. К.: Изменение природы твердых пшениц в мягкие. Агробиология. 198.

Келлер Б. А.: Основы эволюции растенний. 1948.

Комаров В. Л.: Происхождение растений. 1943.

Комаров В. Л.: Учение о виде у растений. 1940.

Козо-Полянский Б. М.: Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937.

Козо-Полянский Б. М.: Происхождение цветка и типа цветковых растений. Бюл. Моск. общ. испыт. природы. отд. биол., 53. 1950.

Козо-Полянский Б. М.: Против идеализма в морфологии растений. Бот. Журн. 1951.

Козо-Полянский Б. М.: Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж, 1922.

Козо-Полянский Б. М.: Значение различных методов в систематике растений Проблемы. ботаники. 1. 1950.

Кречетович Л. М.: Цветок покрытосемянных растений. Бюл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биолог. 55. 1950.

Криштофович А. М.: Эволюция растений по данным палеоботаники. Проблемы Ботаники. 1. 1950.

Криштофович А. М.: Палеоботаника, 1941.

Курсанов, Комарницкий, Майеор, Раздорский, Уранов: Ботаника. II. 1951.

Лысенко Т. Д.: Агробиология, 1950.

Мичурин И. В.: Сочинения I-IV. (1939-1941)

Опарин А. Я.: Возникновение жизни на Земле. 1936.

Тахтаджян А. Л.: Филогенетические основы системы высших растений. Бот. Журн. 1950.

Тахтаджян А. Л.: Морфологическая эволюция покрытосемянных. 1948.

Тахтаджян А. Л.: О принципах методах и симболах в филогенетических построениях в ботанике. Бюл. Моск. общ. испыт. природы. отд. биол. 52. 1947.

Тахтаджян А. Л.: Теломная теория и »новая морфология«. Бот. Журн. 1952.

Тахтаджян А. Л.: Теория филембриогенеза А. Н. Северцова и эволюционная морфология растений. Проблемы Ботаники. 1. 1950.

Толмачев А. И.: О приложении учения А. И. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений. Бот. Журн. 1951.

Жуковский П. М.: Ботаника. 1949.

Arber, H. A. N. és *Parkin, J.:* On the Origin of Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot. 1907.

Arnold, Ch. A.: An Introduction to Paleobotany. New York—London, 1947.

Bessey, C. E.: Phylogeny and Taxonomy of Angiosperms. Bot. Gaz. 21, 1897.

Bessey, C. E.: Phylogenetic Taxonomy of Flowering Plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 2. 1915.

Bower, F.: Primitive Land Plants also known as the Archegoniatae. London, 1935.

Buxbaum, F.: Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen. Wien, 1951.

Darrah, W. C.: Principles of Paleobotany. Leiden, 1939. 2. edit. Waltham, 1952.

Campbell, D. H.: The Evolution of Land Plants. Stanford, 1940.

Clements, Martin, Long: Adaptation and Origin in the Plant World. Waltham, 1950.

Emberger, L.: Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris, 1944.

Engler, A. és *Diels, L.:* Syllabus der Pflanzenfamilien. 11. Ausg., Berlin, 1936.

Engler, A. és *Prantl, K.:* Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Ausg. 1887—1909. 2. Ausg. 1924—44. (22 Bände).

Fagerlind, F.: Strobilus und Blüte von Gnetum und die Möglichkeit aus ihrer Struktur den Blütenbau der Angiospermen zu deuten. Archiv. f. Botanik, 1947.

Fitting, Schumacher, Harder, Firbas: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 25. Ausg. München, 1950.

Florin, R.: Die Koniferen des Oberkarbons und Unterperms 1—5: Paläontographie. 1938—44.

Florin, R.: Evolution in Cordaites and Conifers. Acta Horti Bergiani, 15. 1951.

Gundersen, A.: Families of Dicotyledones. Waltham, 1950.

Gustafsson, A.: Apomixis in the Higher Plants. Lund. Univ. Arsskrift, 1946—47.

Hagerup, O.: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae I—IV. (III—IV. englisch) Danske Vidensk. Biol. Medd., 1934—39.

Hagerup, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. ebda, 1933.

Hallier, H.: Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. Mitt. Bot. Inst. Hamburg, 1902.

Hallier, H.: L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Nédérl. Sci. Exact. et Nat. Ser. III. B, 1912.

Hallier, H.: Provisional Scheme of the Natural (Phylogenetic) System of Flowering Plants. New Phytologist, 1905.

Hayata, B.: Über das »dynamische System« der Pflanzen. Ber. Deutsch. Botan. Ges., 49, 1931.

Heil, H.: Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches. 2. Ausg. Berlin, 1950.

Hjelmquist, H.: Studies on the Floral Morphology and Phylogeny of the Amentiferae Botan. Notiser suppl. II. 1. 1948.

Hutchinson, J.: A Botanist in Southern Africa. London, 1946.

Hutchinson, J.: Contributions towards a Phylogenetic Classification of Flowering Plants. Kew Bull., 1923, 1924.

Hutchinson, J.: The Families of Flowering Plants I—II. London, 1926—34.

Hutchinson, J.: British Flowering Plants. London, 1948.

Huxley, J. S.: The New Systematics. Oxford. 1940.

Janchen, E.: Die Herkunft der Angiospermen-Blüte und die systematische Stellung der Apetalen. Österr. Botan. Zeitschr., 1950.

Johansen, D. A.: Plant Embryology. Waltham, 1950.

Karsten, G.: Phylogenie der Angiospermen. Zeitsch. d. Bot., 10. 1918.

Kräusel, R.: Einige Fragen zur Stammesgeschichte der Pflanzen. Frankfurt, 1949.

Lam, H. J.: A New System of the Cormophyta. Blumea VI. 1. 1948.

Lam, H. J.: Classification and the New Morphology. Acta Biotheor. 1948.

Lam, H. J.: Phylogenetic Symbols, Past and Present. Acta Biotheor. 1936.

Lam, H. J.: Stachyospory and Phyllospory as Factors in the Natural System of the (ormophyta. Svensk. Bot.Tidskr., 1950

Lawrence, H. M.: Taxonomy of Vascular Plants. New York, 1951.

Lignier, O.: Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. Bull. Soc. Linn. Norm., 6 sér., 1908.

Lotsy, J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte I—III. Jena, 1911.

Mägdefrau, K.: Paläobiologie der Pflanzen. Jena, 1942.

Mattfeld, J.: Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1938.

Mauritzon, J.: Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Lunds Univ. Arsskift, 1939.

Metcalfe, C. R. és *Chalk, L.:* Anatomy of the Dicotyledons; leaves, stem, wood in relation to taxonomy, with notes on economic uses. I—II. Oxford, 1950.

Mez, C.: Serum-Reaktion zur Feststellung von Verwandtschaftsverhältnissen im Pflanzenreich. Abderhalden's Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden. XI. I.

Mez, C.: Die Bedeutung der Serodiagnostik für die stammesgeschichtliche Forschung. Bot. Arch. 16. 1926.

Molish, H.: Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaft. Jena, 1933.

Moret, L.: Paléontologie végétale. Paris, 1949.

Nemejc, F.: The Natural Systematic of Plants in the Light of the Present Palaeontological Documents. Praha, 1950. (Sbornik Narodn. Musea VI. B 3.)

Neumayer, H.: Die Geschichte der Blüte. Abh. Zool. Bot. Ges., Wien, 1924.

Plantefol, L.: L'Ontogénie de la Fleur. Paris, 1949.

Pool, R. J.: Flowers and Flowering Plants. New York, 1941.

Potonié, H.: Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Palaeontologie. Jena, 1921.

Pulle, A.: Remarks on the System of the Spermatophytes. Med. Bot. Mus. Herb. Rijks. Univ. Utrecht, 43. 1937.

Rendle, A. B.: The Classification of Flowering Plants I—II. Cambridge, 1930—38.

Rothmaler, W.: Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. Jena, 1950.

Rothmaler, W.: Über das natürliche System der Organismen. Biol. Zentralbl. 67. 1948.

Sahni, B.: Ontogeny of Vascular Plants and the Theory of Recapitulation. Journ. Indian. Bot. Soc., 4. 1925.

Seward, A. C.: Plant Life through the Ages. Canbridge, 1933.

Thomas, H.: Palaeobotany and the Origin of the Angiosperms. Bot. Rev., 1936.

Tippo, C.: The Role of Wood Anatomy in Phylogeny. The Amer. Midland Naturalist. 36. 1946.

Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, 1937 (—1944).

Troll, W.: Organisation und Gestalt im Bereiche der Blüte. Berlin, 1928.

Troll, W.: Allgemeine Botanik, Stuttgart, 1948.
Turill, W. E.: Taxonomy and Phylogeny. Bot. Rev. VIII. 1942.
Walter, H.: Grundlagen des Pflanzenlebens. II. 1948. Stuttgart.
Wettstein, R.: Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig—Wien, 1933—35.
Zimmermann, W.: Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik. Abderhalden, IX. 3.
Zimmermann, W.: Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930.
Zimmermann, W.: Geschichte der Pflanzen. Stuttgart, 1949.
Nach Abschluss dieser Abhandlung sind erschienen die Ergebnisse der internationalen Konferenz für Phylogenie der Pflanzen (L' Année Biologique 1952) und
Кречетович, Л. М.: Вопросы зволюции растительного мира. 1952.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРИНЦИПЫ ФИЛОГЕНИИ В НОВОЙ СИСТЕМЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Академик Р. Шоо

(Вступительный доклад.)

Ботанический Институт Университета им. Лайоша Кошута, Дебрецен.

Резюме

История эволюции растительного мира начинается с оформления растительного способа питания. Первые живые коацерваты, построенные из белковых соединений, находились в динамических отношениях обмена веществ с своей средой, усваивали из нее растворенные органические вещества и таким образом являлись питающимися гетеротрофным способом. Более устойчивые в отношении влияния факторов среды и более жизнеспособные формы сохранились и развивались дальше. С изменением типа обмена веществ, с усвоением неорганических веществ и их ассимиляцией в живые органические вещества, появляется автотрофный образ жизни растений. История эволюции флоры фактически начинается с сформированием хемо- и фотосинтеза. Вторую степень эволюции, помимо бактерий, представляют собой сине-зеленые водоросли, как организмы, лишенные клеточного ядра *Akaryobionta*; обе эти группы сохранили много характерных первобытных черт и не дали типов с более высоким развитием. Дифференциация органического мира начинается с жгутиковых организмов, от них исходят все эволюционные линии *Protobionta*, между прочим и мир животных. Большие типы растительного мира, одноклеточные *Protophyta*, слоевищные *Thallophyta* и стебельные или теломовые *Cormobionta (Cormophyta* или *Telomophyta)* в конечном результате можно отнести к жгутиковым. Усовершенствование обмена веществ, сформирование многоклеточного организма, появление полового процесса, оформление чередования поколений, приспособление к наземному-воздушному образу жизни, а вследствие этого постепенная редукция полового поколения, связанного с пробыванием в воде (gametophyton) и развитие приспособленного к наземному образу жизни бесполого поколения, обеспечивающего, независимо от воды, размножение (sporophyton), образование семени, стробила, а затем цветка — как фазы приспособления к засухоустойчивости — являются самыми значительными моментами истории эволюции растений. Закономерность эволюции организмов проявляется и в борьбе противочерий, между живым организмом и его средой. Систематика растений, пользующаяся методом современного, прогрессивного диалектического материализма, представляет растительный мир и его вымершие предки в обстановке их филогенеза.

Филогенетическая система, как и сам мир живых существ, постоянно развивается, благодаря чему совершенной системы не может быть, существует лишь самая совершенная система, соответствующая всегда, в данный момент, уровню наших научных знаний. Эта система беспрерывно изменяется, постоянно движется, и в результате новых исследований, уступает свое место более совершенной системе, усваивая из прежних систем их окончательные достижения.

Сущностью филогенеза является онтогенез живого мира от низшего к высшему на основании законов внутреннего движения самого вещества. Живой организм во всех фазах своего развития требует определенных условий жизни (Лысенко). Условия жизни потомков, хотя и не в большой мере, отличаются от условий жизни предыдущего поколения, и таким образом в единстве нового организма и его среды возникает противоречие. Противоречие между исторически развитым ассимилятивным типом и новыми условиями

жизни является двигателем эволюции. Количественные воздействия изменений условий жизни, как напр. количественные изменения света, тепла, воды и т. п. в итоге вызывают качественное, скачкообразное изменение растительного организма. Из диалектического противоречия между наследственностью и ее изменчивостью происходит филогения, возникновение новых видов, новых групп.

Вследствие борьбы и единства наследования и приспособления во всех фазах эволюции осуществляется единство филогенеза и онтогенеза. В многообразности изменений выявляется отбор, а затем, вследствие скачкообразного перехода, как новый шаг филогенеза, появляется представитель новой группы (ароморфоз). Филогения не что иное, как суммирование индивидуального развития отдельных организмов, т. е. онтогений. Сформирование живущего в настоящее время организма определяется онтогенией всех его предков. Онтогения определяет филогению, так как свойства, приобретенные в течение индивидуальной жизни вызывают изменения организма и, передаваясь по наследству, обуславливают изменение в организме и в жизни последующих особей. Подобно тому, как онтогения рекапитулирует филогению, наступившие в течении индивидуальной жизни изменения такимже образом — создают филогенез.

Согласно теории Северцова о филэмбриогенезе, эволюция характерных черт и свойств растения происходит вследствие изменения хода онтогении. Поскольку это изменение захватывает более ранние фазы эволюции, постолько оно будет более общим и более постоянным. В растительном мире распространено преждевременное прекращение онтогении — неотения, ведущая к эволюционному процессу нового направления; благодаря этому возникли новые значительные образования. Ароморфозы являются изменениями, возникшими в системах органов, связанных с обменом веществ, и ставшими характерными свойствами больших систематических групп. Прогрессивный ход эволюции обуславливается повышением уровня организации, как и усилением приспособляемости. История живых организмов является историей ароморфозов. Односторонное приспособление, как и специализация к своеобразным и сравнительно постоянным условиям жизни (идиоадаптация) образовали богатство форм растительного покрова Земли. Много древних, первобытных растений сохранилось до настоящего времени *(Psilotinae, Lycopodaine, gycadinae, cinkgo, Winteraceae)*, хотя в том случае, если эволюция всего живого мира происходила бы лишь посредством арогенеза, то существовали бы только организмы высокого развития. Новый, более совершенный тип в филогении происходит не из наиболее развитых, уже специализированных представителей исходной группы, а из более древних и примитивных форм. Таким образом первые голосеменные, а именно семенные папоротники, происходят не от гетероспоровых водных папоротников, а от примитивных первобытных папоротников *(Archaeopteridales)*, и покрытосеменные тоже по всей вероятности не происходят от уже специализированных голосеменных *(Bennettitinae, Gnetinae)*, но от их более примитивных предков. Однодольные произошли из *Polycarpicae*, которые являются самой первобытной группой покрытосеменных.

В филогении покрытосеменных в течение биоморфогенеза имели место следующие значительные ароморфозы: 1. Сформирование приспособленного к наземной жизни тела *Psilophyton*, т. е. первых теломовых или стебельных растений, а затем развитие листьев и проводящих тканевых систем, рождение Psilophyta. 2. Оформление семени *(Lepidospermae* и *Pteridospermae)*. 3. Сформирование стробила, т. е. короткого побега, несущего спороносные листья *(Lycopsida, Sphenopsida)*. По эволюционной линии папоротников у *Pteropsida* прежде рождается семя, а стробил только позже, так как семена (макроспорангии) семенных папоротников возникли на листьях. У следующих голосеменных *(Cycadinae, Bennettitinae)* уже встречаются спорофилловые колоски. 4. Оформление покрытосеменного цветка.

Согласно современной филогении, первые покрытосеменные были похожими на современные лютинковые, с двойным околоцветником и обоеполными цветками развитого строения, таким образм простой тип цветка считается производным, упрощенным. Из активноморфного цветка с двойным околоцветником при помощи редукции развивался простой, однополый цветок, но посредством прогрессии из него можно произвести и зигоморфные цветки.

У покрытосеменных насекомоопыление является более древным в то время, как ветроопыление у хвойных является первобытным, а у лиственных деревьев уже производным качеством.

Направления эволюции не обнаруживаются в растительном мире, ни на основании числа хромозом, ни на основании идиограммы (схемы хромозом). Основные количества хромозом у различных семейств весьма изменчивы, а в противоположность этому было установлено, что склонность к полиплоидности характерна для отдельных семейств (Шоо: Acta Geob. Hung. VI. 1. 1947 г., стр. 104). Имеются семейства, в которых коли-

чество полиплоидных видов небольшое (напр. *Coniferae, Fagaceae, Umbelliferae, Orchidaceae, Papilionaceae).* В других семействах эта склонность более значительна и преобладающая часть видов является полиплоидной (напр. *Cyperaceae, Juncaceae, Gramineae, Liliaceae, Boraginaceae, Rosaceae).* В пределах серии *Malvales* отечественные виды *Tiliaceae* все диплоидны, а *Malvaceae* полиплоидны.

Экспериментальная морфология наблюдает растения, образование их органов, свойства их приспособляемости, как и наследственность этих свойств в искусственных условиях жизни, таким образом морфогенез происходит на наших глазах и изучение механизма действия небольшой фракции движения тоже становится возможным. Для установления того, остаются ли отдельные видовые особенности постоянными, или же изменяются мы изучали различные виды растений, обитающих на солонцеватых и песчаных почвах *(Achillea, Rorippa, Puccinellia)* при различных условиях жизни (почва, освещение, воспринимаемое количество воды). (Боршош: Ежегодник Биол. Инст. I, 1951, стр. 173). Примером для измерения организационных признаков нам послужит случай, когда какой-нибудь вид под воздействием измененных условий жизни внезапно, скачкообразно, превращается в новый вид *(Triticum durum T. aestivum,* Карапетянц).

Отдельные положения мичуринской генетики уже можно оценить и с точки зрения генетического учения о классификации растений. Как напр. опыты Мичурина и его учеников, указывающие на более успешное скрещивание пород, удаленных географически или таксономически одна от другой. Еще более значительным является истолкование Лысенко, относящееся к биологическому понятию вида и особенно наблюдения, относящиеся к скачкообразным изменениям, появляющимся между различными *Gramineae* (пшеница рожь). Согласно учению мичуринской биологии живой организм развивается в своем целом, в единстве взаимодействий типа обмена веществ, как содержания, и внешнего вида, как формы.

Серологический метод с точки зрения филогении не имеет никакого значения, так как не может указать на направление происхождения. В дебреценском Ботаническом Институте, совместно с Патофизиологическим Институтом, Медицинского факультета производятся серологические эксперименты. Профессору Л. Кестюш удалось установить родство плодовых деревьев, относящихся к родам *Pyrus* и *Prunus*. Белковые экстракты, взятые из пыльцы различных разновидностей одного и того же вида, вместе дали положительные результаты, а экстракты, относящиеся к различным видам, не дали положительных результатов. Мы предприняли опыты с белками из пыльцы различных *Solanaceae,* однако этот метод не дал желательных результатов и поэтому мы перешли к экстакции семенного белка; исследования еще не закончены (Польза, неизд. труд.). Если химические конвергенции не подтверждаются другими доказательствами, то они сами по себе не имеют никакого филогенетического значения.

Наиболее спорным вопросом филогении является образование цветка, как и происхождение тычинки и плодолистика. В тексте на немецком языке я подробно разбираю эвантовую или стробилярную, а также и псевдантовую теорию, и я твердо убедился в правильности стробилярной теории.

Все покрытосеменные могут происходит только от идентичных предков, внутреннее строение семяпочек или зародышевого мешка, как и двойное оплодотворение могли возникнуть только один раз в течение эволюции растительного мира. После перечисления различных полифилетических теорий, я высказываюсь за монофилетическое, но политопное происхождение покрытосеменных. Напр. Гагеруп и Мегдефрау отчасти, исходя из папоротников, через саговники доходят до *Polycarpicae,* а с другой стороны из *Lycopsida* на линии *Cordaitales-Coniferae-Gnetales* до *Monochlamydeae* и *Centrospermae.* Полифилетические теории не вероятны, так как расхождение классов *Lycopsida* и *Pteropsida* произошло еще в девоне, а в противоположность этому современные семейства с двойным околоцветником и безлепестные семейства весьма близки одни к другим, и несомненно имеют общее происхождение. Установление происхождения древовидных, безлепестных семейств весьма затруднительно. Кажется, что от *Centrospermae* проходит редукционная линия через *Urticaceae* к древовидным *Ulmaceae.* Однако целый ряд филогенетов считает повторное образование древовидных растений из мягкостебельных растений невозможным, но все же с другой стороны, исходя из древовидных *Polycarpicae (Magnoliales),* через близкие к ним, но имеющие уже несколько упрощенный околоцветник *Hamamelidales* (напр. *Platanaceae, Eucommiaceae)* можно прийти к близким к этому последнему семейству *Ulmaceae,* а оттуда к *Fagales,* к серёжчатым. Таким образом можно определить и происхождение безлепестных деревьев от деревьев, относящихся к первобытным *Polycarpicae.*

Последняя дифилетическая теория принадлежит голландцу Ламу. Согласно его пониманию у некоторых групп плодолистик действительно является спорофиллом, а у

других групп семяпочки сформировались на каких-нибудь осевых образованиях. Первое явление он называет филлоспорией, а последнее стахиопорией, и на основании того, находились ли семяпочки на листе или же на оси, он различает две большие генетические группы. У стахиоспоровых (напр. *Centrospermae)* это отвечает действительности, так как у них семена сидят посредине или может быть на колумелловом столбике, в то время как у филлоспоровых они сидят на стенке синкарпной завязи. Но с другой стороны происхождение центральной плацентации тоже можно определить на основании прогиба спорофиллов и плодолистиков, образования многогнездной завязи, срастания плодолистиков, расположения первоначально маргинальных семяпочек на середине и наконец исчезновения перегородок. По мнению Тахтаджяна стробил покрытосеменных цветков образовался из стробила т. е. из короткопобеговой спорофилловой колоски одной еще неизвестной древней группы, являющейся самыми близкими предками *Bennettitinae.* Лепестки околоцветника сформировались посредством превращения тычинки или же при помощи изменения верхушечных почек, попавших в зону цветка (ср. *Ranunculaceae).* Чашелистики в общем являются превращенными верхушечными листьями, а лепестки скорее всего происходят из тычинок. Околоцветник образуется в течение филогении защиты половых листьей, история его эволюции параллельна с опылением цветка. Голосеменные до самого конца остались ветроопыляемыми и это при помощи производства значительного количества пыльцы обеспечивало появление видов в больших массах и их широкое распространение. В противоположность этому у покрытосеменных в юрском периоде впервые образовался насекомо-опыляемый цветок, а затем, во второй половине мезозоя, параллельно с обогащением фауны насекомых и птиц, при помощи их взаимного приспособления, развивалось большое разнообразие насекомоопыляемых растений. К формированию зигоморфного цветка вели дифференциации, способствующие и обеспечивающие опыление, которые развивались в течение этого приспособления. На вершинах филогенетических линий отчасти располагаются именно эти серии с зигоморфными цветками, как напр. *Tubiflorae, Asterales, Gynandrae, Scitamineae* и т. п. Однако, главным образом в экстратропических областях, широкое распространение и массовое появление обеспечивались и в дальнейшем при помощи ветроопыления и таким образом группы, возвратившиеся посредством редукции цветка к этому способу, завоевали преобладающую часть поверхности Земли и господствуют в ее растительном покрове и в настоящее время. Таковы: *Gramineae, Cyperaceae,* как *Herbosa* или *Fagaceae, Betulaceae, Populus* и т. п., являющиеся господствующими растениями лиственных древесных сообществ. В течение приспособления к ветроопылению одновременно изменился и половой характер и двуполый цветок становится однополым, но в нем часто встречаются рудименты другого пола, как напр. у *Quercus.*

Таким образом возникли из насекомоопыляемых гвоздичных, снабженных двойным цветным околоцветником, ветроопыляемые крапивные, из древовидных *Polycarpicae* или розовых ветроопыляемые платаны, а затем серёжчатые деревья. У однодольных упрощение цветка также можно проследить, их древние типы развились из *Polycarpicae* через *Helobiae,* — между которыми еще имеются типы с удивительно похожим двойным околоцветником и апокарпной завязью (напр. *Alismataceae)* — до лилейных с окрашенными, насекомоопыляемыми цветками. Филогения ведет в дальнейшем частично к более развитым зигоморфным порядкам (*Gynandrae, Scitamineae*), а с другой стороны, посредством редукции, к ветроопыляемым осокам, а затем через семейство *Restionaceae* порядки *Farinosae* до *Gramineae,* самым древним типом которых являются *Streptochaetae,* имеющие правильный однородный околоцветник.

Пыльник все более теряет листовый характер микроспоролистика, как это можно наблюдать у саговников, или у вымерших *Bennettitinae.* На листовое происхождение указывает то, что тычинки нередко превращаются в неплодородные стаминодии или лепестки, а дальше, что тычиночная нить у некоторых видов широкая и плоская (ср. *Magnoliaceae, Winteraceae, Degeneriaceae*). Однако встречаются разветвляющиеся тычинки иного строения тоже *(Betula, Corylus, Ricinus)* и поэтому Циммерманн и Кречетович считают тычинку побеговым образованием.

У голосеменных, в классе *Cycadineae,* первоначально крыльчато-лопастные плодолистики постепенно принимают щитообразную форму и многочисленные семяпочки редуцируются до двух. У классов *Bennettitinae, Cordaitinae* и *Gingkoineae* целый плодолистик превращается в стебельчатую семяпочку. Филогения хвойных исходит из кордаитов, рыхлый пестичный колосок которых упрощается, уплотняется, верхушечные почки сливаются и образуется шишка. Пестичная шишка первобытных сосен, пермской *Walchia (Lebachia),* без всякого сомнения является соцветием, из пазухи рассеченных верхушечных листьей исходят короткие побеги, состоящие из несколько бесплодных и одной плодовитой чешуи. У *Gnetinae* пестичный цветок состоит лишь из одного плодолистика

и на нем из одной семяпочки. Таким образом это явление несколько раз повторяется в течение эволюции голосеменных.

Флорин, выявивший уже раньше, родство *Welwitschia* и *Gnetum* с *Bennettitinae* на основании их стом синдетохейльного типа, в последнее время рассматривает пестичный цветок *Cordaitinae* и *Coniferae* как побеговое образование в то время, как Тахтаджян не признает первичное терминальное положение макроспорангий.

На основании результатов новых исследований, многие исследователи рекомендуют усовершенствование системы *Gymospermae*. Со современным знанием филогенетических связей, я со своей стороны считаю правильной следующую классификацию:

1-ый класс. *Pteridospermopsida (Pteridospermae, Cycadales)* → *Angiospermae*.

2-ой класс. *Chlamydospermopsida (Bennettitales, Gnetales, Welwitschiales)*.

3-ый класс. *Coniferopsida* (*Cordaitales, Ginkgoales, Coniferales, Ephedrales)*.

Последние являются только боковой линией филогении, ведующ к покрытосеменным.

Стробилярная теория считает плодолистик гомологом макроспорофилла, но некоторые советские исследователи (Кречетович), рассматривающие семяпочку макроспорангиеносцем, отрицают это. По мнению Яковлева семяпочка, т. е. находящийся в ней нулеллус является новым, неоморфным образованием конуса нарастания покрытосеменных. В противоположность этому Тахтаджян резко восстает против утверждения, по которому андроцей и плодолистик являются осевыми образованиями.

В то время, как по общепринятой в настоящее время спорофилловой теории Гофмейстера и Горянинова, как андроцеи, так и плодолистики являются половыми листиками, т. е. все семенные растения являются филлоспоровыми, Кречетович и Ильин, по существу, считают все покрытосеменные цветки стахиоспоровыми.

Основы новой системы семенных растений заложили Галлиер и Бессей (Hallier и Bessey) выводящии происхождение покрытосеменных из *Polycarpicae* и из подобных им древних типов. Происхождение безлепестных *(Monochlamydeae, Apetalae)* является спорным, в настоящее же время их можно частично отнести непосредственно к *Polycarpicae*, но большей своей частью они происходят из других раздельнолепестных серий. Общепринятым является мнение, по которому однодольные происходят из двудольных, а именно из *Polycarpicae*. Против этого в настоящее время никто не высказывается и параллельная эволюция проповедуется только немногими, как напр. Энглером, Бессей и Гэтчинсоном (Engler, Bessey, Hutchinson). Общепринятым считается полифилетическое происхождение спайнолепестных *(Sympetalae, Metachlamydeae)*, их серии можно отнести, по крайней мере, к четырем различным эволюционным линиям раздельнолепестных. Одновременно с Галльером (1903) и венгерский ученый Борбаш (Borbás) указывает на подчиненность спайнолепестности с точки зрения систематики, хотя приведенный им пример не оказался удачным.

Классификация, произведенная без учета групп, достигших идентичную степень эволюции, т. е. игнорируя филогенез, на основании конвергенций, с практической и дидактической точек зрения выгодна, но не может считаться генетической и современной. Поэтому следует обойти сохранение *Sympetalae* и обсуждать отдельные спайнолепестные серии, поставляя их в соответствующие раздельнолепестные эволюционные линии. Само собой разумеется, что раздельнолепестные и безлепестные серии также не будут группированы на основании конвергенции или достигнутой степени эволюции, а на основании их происхождения.

Оригинальный текст описывает различные современные системы классификации растений, от Бессей и Гетчинсона. Однако филогения растений в действительности возникла в России. Опережая западные филогенетические системы, Горянинов в 1841 г. выдвинул основную идею филогении растений. Филогенетическая наука в Советском Союзе и в настоящее время находится на широко развитом высоком уровне. Новейший обзор *Cormophyta* или *Telomophyta* принадлежит Тахтаджяну (1950 г.). Новые системы цветковых растений были разработаны в течение сороковых годов Бушом и Гроссгеймом. Буш сводит все покрытосеменные в 6 эволюционных линий и выводит их из Polycarpicae. Гроссгейм разделяет семенные растения на 4 подотдела и сводит порядки покрытосеменных в 10 эволюционных линий, исходящих из *Ranales* и *Annonales* (фиг. 1). Удивительным является игнорирование классов двух- и однодольных *(Piperales)* помещены среди однодольных, а Salicales отдельно), с чем с другой стороны несогласны и другие ученые (Жуковский, Курсанов). В последнее время (в учебнике Курсанова) на измененном филогенетическом дереве Буша *Santalales, Salicales,* безлепестная линия *(Juglandales, Fagales, Urticales, Polygonales)* и *Verticillatae* выведены не из *Polycarpicae,* а совместно с ними из теоретической группы первобытных покрытосеменных (фиг. 2).

При первом формулировании моей системы (1947 г.), не будучи знакомым с оригинальными работами Буша и Гроссгейма, на основании подобных принципиальных со-

ображений, я разработал схему, которая во многом совпадает с их формулировкой, однако в отношении происхождения серёжчатых деревьев, как и во многих других подробностях я уклоняюсь от них.

Спайнолепестные порядки, располагающиеся на вершинах каждой из четырех эволюционных линий, исходящих из *Polycarpicae*, обсуждаются в конце данной линии и каждая линия обсуждается отдельно. Таким образом наиболее близкие к *Polycarpicae*, но отмечающие исход других линий, порядка (напр. *Rosales*, *Malvales*, *Rhoeadales*) помещены вдали одна от другой, т. е. порядки, достигшие тождественную степень эволюции, удалены друг от друга. Таким образом моя классификация, в противоположность прежним, опирающимся и на конвергенции, классификациям горизонтального характера, имеет решительно филогенетическое, вертикальное строение. Непосредственно с *Polycarpicae* имеют связь *Aristolochiales* и *Piperales*, возможно, что из них можно вывести *Ebenales*, *Gutliferae*, как и — эвентуально — *Salicales* и *Verticillatae*. Первая линия ведет к *Rosales*, имеющих связь с *Polycarpicae*. Она имеет предполагаемые связи через серию *Hamamelidales* и *Terebinthales* и с *Monochlamydeae*. Вторая линия повязывается посредством *Rhoeadales* с *Polycarpicae* и ведет из *Parietales* с одной стороны к *Campanulatae*, а с другой стороны к *Ericales*. Происхождение *Synandrae* или *Asterales* спорно (происходят ли они от *Rubiales* или от *Campanulatae*), я придерживаюсь последнего предположения. Третья линия ведет через *Malvales* к *Geraniales* и оттуда к спайнолепестным *Personatae*, боковая линия *Tricoccae* снова ведет к *Monochlamydeae*. Центром четвертой линии являются *Centrospermae*, которые произошли также от *Polycarpicae*. Эта линия имеет полифилетический характер, в ней сходятся группы, ведущие отчасти посредством прогрессии к спайнолепестным *Primulales* и *Plumbaginales*, а с другой стороны, при помощи редукции к мягкостебельным, безлепестным сериям. С другой стороны пока я отношу в эту группу древовидные, серёжчатые *Monochlamydeae*, которые по всей вероятности находятся в генетической связи и с другими древообразными раздельнолепестными порядками. Наконец я здесь обсуждаю все безлепестные серии, происхождение которых неясно, как напр. *Santalales-Proteales*, *Ebenales*, *Salicales* и *Verticillatae*, они согласно формированию строения их цветков помещены мною на соответствующее место и таким образом наиболее редуцированные и неопределенные типы *(Salicales, Verticillatae)* помещены в конце двудольных. И так четвертая линия в действительности включает в себе 6 групп, возможно различного происхождения. Пятая линия, т. е. большая эволюционная линия однодольных ведет, исходя из *Polycarpicae*, через *Helobiae* к *Liliiflorae* и оттуда с одной стороны к упрощенным *Cyperales* и *Glumiflorae*, а с другой стороны к наиболее дифференцированным порядкам. Наконец наиболее простая линия *Spadiciflorae*, исход которой не выяснен, заканчивается *Pandanales*.

Я впервые подробно разработал свою систему в работе Шоо и Яворка: »Справочник венгерской флоры« (в 1951 г.), а затем дополнил ее современной классификацией бесцветковых, а особенно мхов (по следам Пашера, Фрича и Смита) (Pascher, Fritsch, Smith) в своем университетском учебнике »филогенетическая систематика растений« (1952 г.). (См. второе и третье приложения.)

Соотношения линий и порядков изображены на филогенетическом дереве.

Прежние классификации отражали статическое состояние растительного мира, а настоящая филогенетическая система отражает его динамику и диалектическую эволюцию. Это уже отвечает творческой науке социалистического общества.

MODERN PRINCIPLES OF PHYLOGENY IN THE NEW SYSTEM OF FLOWERING PLANTS

R. SOÓ

Academician

Botanical Institute of the Kossuth-University, Debrecen

Summary

The evolutionary history of the Vegetable Kingdom begins with the appearance of plant nutrition. The first living coacervates built up from protein compounds were in dynamical metabolic relation to their environment, absorbed organic matter from it, thus their nutrition was heterotrophic. The more viable forms, those more resistant to their environment survived and developed further. The modification of the metabolic type, the absorption of inorganic matter and its assimilation into organic, living matter gave rise to the autotrophic plant life-form. The evolution of the Vegetable Kingdom in fact started with the development of the chemo- and photosynthesis. Besides bacteria, the blue-green algae as organisms without a nucleus *(Akaryobionta)* represent the second step of evolution; these two groups preserved many ancestral characteristics and have not evolved more advanced types.

The differentiation of the organic world began with the *Flagellatae*; all the evolutionary branches of the *Protobionta* including the Animal Kingdom proceed from them. The large groups of the Kingdom Plantae, the one-celled *Protophyta*, the *Thallophyta*, the shoot-plants, viz. the telomic bodied *Cormobionta (Cormophyta*, or *Telomophyta)* can all be traced back in the last instance to the *Flagellatae*. The perfecting of the metabolism, the development of the multicellular organism, the appearance of the sexual process, the evolution of the life-cycle, the adaptation to life on land and in the air and consequently the gradual reduction of the sexual generation (Gametophyte) dependent on water, the development of the spore-bearing asexual generation (Sporophyte) which had become independent of the water and adapted to a terrestrial mode of life, the formation of the seed, of the strobile and later on of the flower — as phases of the adaptation to land conditions — were the most significant stages of the evolutionary history of the Vegetable Kingdom. The laws of the evolution of organisms arose from the struggle of the contradictions between the living organism and its environment. Plant classification based on the modern, progressive methods of dialectical materialism presents the extant Vegetable Kingdom and its extinct ancestors within the framework of their phylogenesis.

The phylogenetic system, as living nature itself, continually develops. Therefore, there is and can be no perfect system, merely one which at a given time and in the light of our knowledge at that time may be considered to be the most perfect. It changes ceaselessly, is in perpetual motion, and with every advance in research is bound to cede ist place to the next perfect system absorbing from the preceding one the definitely final results only. The essence of phylogenesis is the ontogenesis from a lower stage to a higher stage of living organisms in accordance with the laws of the intrinsic movement of matter. Different living bodies require different environmental conditions for each stage of their development (Lysenko). The external conditions of life of the offsprings diverge from those of the previous generation — even if only to a slight degree — and, therefore, a contradiction arises within the unity of the new organism and its environment. But, it is just this contradiction between the historically evolved assimilatory type and the new conditions of life that provides the mainspring of evolution. It is the effect of the sum total of all the quantitative changes of the conditions of life, such as those of light, heat, moisture etc., that brings forth by a leap the qualitative changes in plant organisms. The dialectical contradiction between heredity and its variability has given rise to phylogeny, to the development of new species, new groups.

In every stage of evolution, unity of phylogenesis and ontogenesis is brought about by the inherent unity of and struggle between heredity and adaptation. In the diversity of alteration selection asserts itself to cause, by a qualitative leap and as a new step in phylogenesis, the appears ance of a representative of a new group (aromorphosis). Phylogeny is nothing else but the summation of all ontogenesis, or of the development of the individual organisms. The evolution of any extant organism is determined by the ontogeny of all its extinct ancestors. In other words, phylogeny is determined by ontogeny, seeing that properties acquired during individual life modify the organism and being inherited (transmitted) cause changes in the organism and mode of life of the consecutive individuals. So as ontogeny recapitulates phylogeny, so do the changes occurring in the course of individual life bring about the phylogenesis.

According to the phylembryogenetic theory of Severtzov, the evolution of the characteristic properties of plants is brought about by the alterations in the process of ontogeny. The earlier the ontogenic phases in which they occur, the more general and more permanent are the changes. Premature interruption of the ontogeny — neoteny — is of common occurrence in the Vegetable Kingdom; it leads to a new trend of the evolutionary process thus giving birth to significant new structures. Aromorphoses are in general such changes in organ systems connected with metabolism, as became the characteristic features of large taxonomic groups. The progressive trend of evolution is determined by the rise of the organisation level and the increase of the adaptive faculty. The history of living organisms is the history of aromorphoses. The abundance of forms in the plant world evolved through unilateral adaptation and specialisation (idioadaptation) to peculiar and relatively constant conditions of life. Many ancestral plants of rudimentary structure *(Psilotinae, Lycopodinae, Cycadinae, Ginkgo, Winteraceae)* survived up to the present day, whereas if the evolution of the entire living world had progressed solely by way of aromorphoses, then today only highly advanced organisms would be living. In phylogeny the new, more perfect type does not develop from the most advanced, specialised representatives of the initial groups, but from the more primitive ancestral stocks. Thus the first *Gymnospermae* did not descend from the heterosporous waterferns, but from the primitive ancestral ferns *(Archaeopteridales)*, nor did the Angiosperms derive from the specialised Gymnosperms *(Bennettitinae, Gnetinae)*, but probably from their more primitive ancestors. The *Monocotyledones* derived from the *Polycarpicae*, the most primitive eries of the Angiosperms.

In the course of biomorphogenesis the phylogeny of the *Angiospermae* shows the following most significant aromorphoses :

1. Appearance of the *Psilophyton* body adapted to life on land, i. e. of the first telomic and shoot plants respectively, followed by the formation of leaves and the vascular tissue system, meaning altogether the birth of the *Psilophyta*. 2. Formation of the seeds *(Lepidospermae* and *Pteridospermae)*. 3. Formation of the strobilus, i. e. of the short shoot with the spore-bearing leaves *(Lycopsida, Sphenopsida)*. In the evolutionary course of *Pteropsida* the seeds precede the strobilus, seeing that while the macrosporangia of the seed-ferns evolve on the leaves, in the next following gymnospermous order *(Cycadinae, Bennettitinae)* the sporophyll strobile is already present. 4. Development of the angiospermous flower.

According to modern phylogeny the first Angiosperms were similar to the present-day *Ranunculaceae*, they had a double perianth and bisexual flowers of advanced structure. Thus the simple flower type is considered as derived and simplified. The simple unisexual flower evolved by reduction from the double perianthed actinomorphous flower, from which zygomorphic flowers, too, may be derived by progression.

While the ancestral feature of Angiosperms is insect pollination, that of Conifers is wind pollination, which, with foliaceous trees is already a derived feature.

Evolutionary trends based on chromosome numbers or on idiogramms (chromosome picture) are not evidenced in the Vegetable Kingdom. The basic chromosome numbers also are very variable in the different families, it was ascertained, however, that the tendency towards polyploidy is characteristic of certain of them (Soó : Acta Geob. Hung. VI. 1. 1947. 104). In some families the number of polyploid species is small (e. g. *Coniferae, Fagaceae, Umbelliferae, Orchidaceae, Papilionaceae*), whereas in others there is marked tendency towards it and the overwhelming part of the species is polyploid (e. g. *Cyperaceae, Juncaceae, Gramineae, Liliaceae, Boraginaceae, Rosaceae)*. Within the *Malvales* series the species of the *Tiliaceae* in Hungary are all diploid, while the *Malvaceae* are polyploid.

Experimental morphology observes plants bred under artificial life-conditions, the development of their organs, their adaptive properties and the inheritability of them. Thus morphogenesis proceeds under our very eyes and enables us to study the operative mechanisms of a portion of the movement. Various alkali and sandy plant species *(Achillea, Rorippa, Puccinellia)* have been studied under different external conditions (soil, light, absorbeable moisture) in order to ascertain whether certain structural features remain constant or not. (Borsos : Biol. Int. Évk. I. 1951. 173). An example of the transformation of characterising organisational mark is furnished whenever, in response to changed external conditions of life some species transforms by a leap into another species *(Triticum durum* → *T. aestivum*, Karapetjan).

Already certain results of Michurin's genetics can be evaluated for the purposes of phylogenetic plant classification. Such are, among others, the experiments of Michurin and his students which pointed out the successful crossing of geographically or systematically remote species. Still more significant are the treatises of Lysenko concerning the biological concept of species, and particularly the observations referring to the changes by leaps which occur among the diverse *Gramineae* (wheat — rye). According to the teachings of Michurin's biology, the living organism develops as an entirety within the unity of the interaction of the metabolic type, as content, and the morphology, as form.

Serological methods have no phylogenetic significance, because they cannot indicate the trend of the origin. In the course of serological experiments made in the Botanical Institute of Debrecen, in concert with the Pathophysiological Institute, Professor L. Kesztyűs succeeded in establishing the relationship of fruit-trees belonging to the genera *Prunus* and *Pyrus*. Protein extracts prepared from the pollen of various varieties of the same species gave positive results with each other, while extracts of different species did not. Experiments had been carried out with pollen proteins of various *Solanaceae*, but the method failed, and so it was decided to proceed to the extraction of the seed proteins. These experiments are still in progress (Pólya, inedit.), If not supported by other evidence, chemical convergencies in themselves have no phylogenetic value.

The most discussed problem of phylogeny is that of the formation of the flower, the origin of stamens and carpels. In the German version of this paper the author discusses in detail the euanthium i. e. strobilous and the pseudanthium theories and personally takes a definite stand for the strobilous theory.

All Angiosperms must be viewed as having been derived from the identical ancestors, seeing that the inner structure of the ovule and of the embryo sac respectively, or double fertilisation, could not have arisen more than once in the course of the evolution of the Vegetable Kingdom. Enumerating the various polyphyletic theories, the author holds with the monophyletic but polytop origin of Angiosperms. For instance, Hagerup and Mägdefrau departing, on the one hand, from the ferns arrived by way of the Cycads at the *Polycarpicae*, on the other,

they proceeded from the *Lycopsida* through the *Cordaitales-Coniferae* and *Gnetales* line to the *Monochlamydeae* and the *Centrospermae*, respectively.The various polyphiletic theories are quite improbable, because the separation of the *Lycopsida* and *Pteropsida* branches took place in the Devonian, whereas the present-day double perianthed and apetalous families are in close affinity with each other and, without doubt, of common origin. The derivation of the woody apetalous families meets with difficulties. There may lead a reductive line from the *Centrospermae* via the *Urticaceae* to the woody *Ulmaceae*, but it is considered as impossible by numerous phylogenists that woody plants can again arise from herbaceous plarts. There exists, however, the possibility that departing from the woody *Polycarpicae (Magnoliales)* and passing through the closely related *Hamamelidales* with already simplified perianth (e. g. *Platanaceae*, *Eucommiaceae)* we arrive at the *Ulmaceae* which are close to the latter family and from there to the *Fagales*, the amentiferous trees.

The most recent diphyletic theory was presented by the Dutch botanist Lam, who contends that in some groups the carpels are actually sporophylls, while in other groups the ovules evolved on some axial structure. He termed the former phenomenon phyllosporia and the latter one stachyosporia. He recognized two great groups according to whether the ovules were originally situated on the leaves or on the axis. The *Stachyosporae* (e. g. *Centrospermae*) have, in fact, their seeds in the center or, occasionally, on the columella, while those of *Phyllosporae* are situated parietally in the syncarpous ovary. On the other hand, central placentation can also be derived through the convolution of the sporophylls (carpels), the development of the septated ovary, the connation of the carpels, the shift to the center of the originally marginal ovules and, finally, by the disappearance of the partition walls. According to Takhtajan, the flower, the strobilus of the angiosperms was evolved from the short strobilus (fertile brachyblast), of a hitherto unknown ancient group of the closest ancestors of the *Bennettitinae*. The leaves of the perianth were evolved either through transformation of stamens, or through modification of bracts (vide *Ranunculaceae)*. The sepals are in general modified bracts, while the petals seem to have been derived from the stamens. In the course of phylogeny the perianth was evolved by the protection of the sporophylls of the flower, and its evolutionary history runs parallel to the pollination of the flower. Gymnosperms remained wind-pollinated throughout, which assured their appearance in masses and their wide expansion by the abundant pollen production. With *Angiospermae*, the insect-pollinated flowers came to rise first (in the Jura), and their great variety developed later in the second half of the Mesozoic by way of reciprocal adaptation to insects and birds the number of which was increasing at that lime. The differentiations furthering and ensuring pollination developed in the course of this adaptation and led to the development of the zygomorphic flower. It is partly just these zygomorphic floral series which are situated on the tips of the phylogenic lines, e. g. *Tubiflorae*, *Asterales*, *Gynandrae*, *Scitaminea* etc. Also later widespread expansion and appearance in masses — particularly in the extratropical regions — were ensured by wind-pollination, thus the groups which through flower reduction had reverted to wind-pollination conquered the larger part of the Earth's surface, and they are even today predominant in its vegetation. Such are : *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Populus* etc. as dominant plants in the Herbosa, resp. in the deciduous Lignosa phytocenoses. In the course of adaptation to wind-pollination, the sexual character also underwent modification ; the bisexual flower became unisexual, but the rudiment of the other sex is often to be found in it, as for instance in *Quercus*. Thus the wind pollinated nettle family was evolved from the *Caryophyllaceae* with coloured double perianth, the wind pollinated plane trees and then the amentiferous trees from the woody *Polycarpice* and from the rose family respectively. The reduction of the flower can also be followed in the *Monocotyledoneae*, whose ancestral types can be likewise derived from the *Polycarpicae* via *Helobiae* (among which there are still surprisingly similar double perianthed types with apocarpous ovaries, e. g. the *Alismataceae)* to the *Liliaceae* with their insect pollinated, coloured flowers. Phylogeny, on the one hand, leads further to the more advanced zygomorphic series *(Gynandrae*, *Scitamineae)*, and on the other hand by reduction to the wind pollinated sedge family, then through the family *Restionaceae* in the series *Farinosa* to the *Gramineae*, whose most ancient type is *Streptochaete* with a regular perigone.

The stamen, as evidenced in Cycads and extinct *Bennettites*, gradually loses its foliar character. The foliar origin is indicated by the facts that stamens are frequently transformed into sterile staminodes or petals, and that filaments of some species are broad and flat *(Magnoliaceae*, *Winteraceae*, *Degeneriaceae)*. However, there are also branching stamens of different structure *(Betula*, *Corylus*, *Ricinus)*, wherefore Zimmermann and Krechetovich consider the stamen to be a shoot structure.

In the class *Cycadineae* of the Gymnosperms the originally pinnately lobed crenate megasporophylls gradually assume a shield-like shape and the number of ovules decreases to two. In the classes *Bennettitinae*, *Cordaitinae* and *Ginkgoinae* the entire carpel transforms into the

stalked ovule. The phylogeny of Conifer started from the *Cordaites* whose loose female strobilus became reduced, compact, their bracts connated and the pine cone developed. The seed scale of the ancestral Conifer *Walchia* (*Lebachia*), in the Permian, was indubitably an inflorescence, the short sporebearing shoots of which—consisting of several sterile and one seed scale — started from the axil of the cleft bracts. The female flower of the *Gnetinae* consists of one carpel only, bearing a single ovule. Thus this phenomenon occurs repeatedly in the course of evolution of the Gymnosperms.

Florin — who some time ago had demonstrated the relationship of *Welwitschia* and *Gnetum* with *Bennettitinae* on the basis of their syndetocheilous stomates — of late asserts that the fertile flower of the *Cordaitinae* and *Coniferae* is a shoot organ, while Takhtajan rejects the original terminal position of the macrosporangia.

Taking their stand by the latest results, many researchers suggest modernisation of the system of classification of *Gymnospermae*. In the light of the present state of knowledge of phylogenetical relations the author considers the following distribution to be the correct one :

Class 1. *Pteridospermopsida* (*Pteridospermae*, *Cycadales*) → *Angiospermae*.

Class 2. *Chlamydospermopsida* (*Bennettitales*, *Gnetales*, *Welwtischiales*).

Class 3. *Coniferopsida* (*Cordaitales*, *Ginkgoales*, *Coniferales*, *Ephedrales*).

Those last mentioned are only lateral branches of the phylogeny leading to the Angiosperms.

The strobilous theory considers the carpels to be homologous with the macrosporophylls ; this theory, however, is rejected by certain Soviet researchers (thus by Krechetovich) who hold the view that the ovules are macrosporangiophores. According to Jakovlev, the ovule with the nuccelus within it is the new neomorphic structure of the vegetative cone of the *Angiosperms*. On the other hand, Takhtajan sharply contests the idea that stamens and carpels are of axial origin.

While according to the generally accepted theory of Hofmeister and Gorjaninov, stamens aswell as carpels are sporophylls, i. e. all seed plants are phyllosporous, Krechetovich and Iljin consider all angiospermous flowers to be essentially stachyosporous.

The foundation of the recent system of classification of seed-plants was laid by Hallier and Bessey, who led the origin of Angiosperms back to the *Polycarpicae*, resp. to ancestral types similar to them. The origin of the apetalous plants *(Monochlamydeae, Apetalae)* is disputed. A part of them is considered to have been derived direct from the *Polycarpicae*, but the greater part from other polypetalous series. The derivation of the *Monocotyledoneae* from the *Dicotyledonae*, viz. from the *Polycarpicae*, is generally accepted, the inverse is not advocated by anyone, and even parallel evolution is held only by a few researchers like Engler, Bessey, Hutchinson. The polyphiletic descendance of the sympetalous plants *(Sympetalae, Metachlamydae)* is generally accepted, their series have been derived from at least four different polypetalous evolutionary lines. The Hungarian Borbás (1903) pointed out, simultaneously with Hallier, the taxonomically subordinate position of the sympetalae, though the example mentioned by him is not pertinent.

The classification based on convergencies of groups attaining identical grade of evolutional development, is advantageous from the didactic and practical point of view. But this method, ignoring phlyogeny, cannot be considered to be evolutionary and up to date. Therefore the sympetalae cannot be upheld, and each separate sympetalous series must be included in the corresponding polypetalous lines and so discussed. Naturally the polypetalous and apetalous series cannot be grouped according to convergencies either, that is, according to the grade of their evolutionary development, but according to their origin.

The original text discusses the various modern systems from Bessey to Hutchinson. Plant phylogeny, however, was actually born in Russia. Preceding the Western systems of evolutionary history, Gorjaninov raised in 1841 the fundamental concept of plant phylogeny and also today phylogenetical work is on a very high level in the Soviet-Union. The most recent survey of *Cormophyta* and *Telomophyta* was presented by Takhtajan (1950). The recent system of classification of flowering plants were elaborated in the fourties by Bush and then by Grossheim. Bush derives all the Angiosperms in six evolutionary branches from the *Polycarpicae*. Grossheim divides seed-plants into four subfamilies and sums up the Angiosperm series in ten evolutionary branch systems, which start from the *Ranales* resp. from the *Annonales* (Fig. 1). The ignoring of the classes *Di-* and *Monocotyledonea* is conspicuous *(Piperales* among the *Monocotyledoneae*, *Salicales* separately), this however was not accepted by others (Shukovskii, Kursanov). Recently the Kursanov textbook employs the (somewhat modified) Bush family tree, and the *Santalales*, *Salicales*, the apetalous branch, *(Juglandales*, *Fagales*, *Urticales*, *Polygonales)* and the *Verticillatae* were not derived from the *Polycarpicae*, but together with it from the theoretical group of the ancient *Angiospermae* (Fig. 2).

Unacquainted with the original publications of Bush and Grossheim, but based on similar conceptions, the author elaborated in the first concept of his system a draft, identical with theirs

in many respects. There are, however, divergencies as to the derivation of amentiferous trees and numerous other details. The sympetalous series situated on the tip of each of the four evolutionary lines which start from the *Polycarpicae* are discussed at the end of the line in question, and each line is discussed separately. Thus the series situated closest to the *Polycarpicae*, but indicating the starting point of different lines (e. g. *Rosales*, *Malvales*, *Rhoeadales*) considerably diverge, i. e. the series of identical grades of development become situated far from each other. Therefore, the author's system, as opposed to earlier systems of horizontal character and dependent on convergencies, is strictly phylogenetic and vertical construction. The *Aristolochiales* and *Piperales* are directly connected to the *Polycarpicae* and it may be that the *Ebenales*, the *Guttiferae*, perhaps even the *Salicales* and *Vertilcllatae* can be derived from them. The first line leads to the *Rosales* related to the *Polycarpicae*. Its relation to the *Monochlamydeae* via the orders *Hamamelidales* and *Terebinthales* may also be presumed. The second line is related to the *Polycarpicae*, through the *Rhoeadales* and leads from the *Parietales*, on the one hand, to the *Campanulatae* and, on the other, to the *Ericales*. The origin of the *Synandrae* or *Asterales* is doubtful *(Rubiales* or *Campanulatae* derivation), the author rather holds with the latter. The third line extends through the *Geraniales* to the *Malvales* and from there to the sympetalous *Personatae*, while the lateral *Tricoccae* branch points again towards the *Monochlamydeae*. The center of the fourth line, the *Centrospermae*, is likewise a derivation of the *Polycarpicae*. This line is of polyphyletic character. It comprises, on the one hand, the groups leading by progression to the sympetalous *Primulales*, *Plumbaginales*, and on the other, those leading by reduction to the herbaceous apetalous orders. For the present, the woody amentiferous *Monochlamydeae* which are probably in genetic relation also with other polypetalous woody orders, were also included in this line. Finally all apetalous orders of uncertain derivation, such as the *Santalales*, *Proteales*, *Ebenales*, *Salicales* and *Verticillatae*, have been discussed within this line, on the places due to them by virtue of the development of their floral structure, and the most reduced and most contested types *(Salicales*, *Verticillatae)* at the end of the *Dicotyledonae*. Thus the fourth line includes actually six groups of possibly different origin. The fifth line, the large evolutionary line of the *Monocotyledonae* extents from the *Polycarpicae* through the *Helobiae* to the *Liliiflorae* and from there it leads, on the one hand, to the reduced *Cyperales* and *Glumiflorae* and, on the other, to the most differentiated orders. Finally, the simplest line, the *Spadiciflorae* whose starting point is uncertain ends with the *Pandanales*.

His own system the author first elaborated in Soó—Jávorka's : »Manual of the Hungarian Plant World« (1951) in Hungarian, then supplementing it with the modern system of cryptogramic plants, particularly of Algae (on the lines of Pascher—Fritsch—Smith), he further developed it in his university text-book »Phylogenetic System of Plants«. (Vide second and third supplements.)

The relations of lines and orders are represented in the family-tree (Fig. 3).

While the earlier systems reflect the static state of the Vegetable Kingdom, the truly evolutionary system reflects its dynamics and its dialectical development.

BLOOD PRESSURE AND PERIPHERAL NERVOUS SYSTEM

A. ÁBRAHÁM

corresponding member of the Hungarian Academy of Sciences

Institute of Zoology and Biology of the University, Szeged

(Received, May 29, 1952)

Introduction

Neurophysiological and neurohistological investigations inspired by the Pavlovian doctrines have gradually proved in every respect that the nervous system connects every organ and tissue, almost every cell of the polycellular animal organism ; that receiving the stimuli arising in the organs following internal and external effects, it conveys them to higher centres and then projects the processes occurring in the centres to the motor, secretory and inhibitory tissue complexes. In this manner it links up the whole organism morphologically and physiological, organizing, maintaining and counterbalancing the development and functioning thereof; it temporarily or permanently compensates deficiencies by its own hyperfunctioning or by the hypertrophy of the organs, and thus keeps up, coordinates, and governs the unity of the life of the organism resulting from the constant struggle of antagonistic forces. — This manifold influence asserts itself in the organism constantly, everywhere and in every relation, in its unity and totality so that in this respect the whole nervous system must be considered as a genetically and functionally unified organ, with all its cells,fibres, receptors and effectors forming an essentially coherent part of the entire nervous system. In this sense, it, should really be impermissible to speak of a separate central and a separate peripheral nervous system, yet if we do, we should always bear in mind that the term peripheral nervous system with all its ganglions, fibres, effectors and receptors is merely a topical designation of those nervous elements and apparatus which are really such constituents of the central nervous system as have grown out into the periphery, become modified in some respects, but always remain connected with it, genetically and functionally. The term peripheral nervous system embraces not only the nerves of the brain and the spinal cord with the peripheral ganglions located in their pathways and with the end organs, but also the whole sympathetic nervous system which, in spite of its

Lecture held in 1952 at the General Meeting of the Department of Biology of the Hungarian Academy of Sciences.

peculiar structure in many respects differing from that of the central nervous system and in spite of its somewhat independent function, is still not independent, being closely connected with the central nervous system. The connection is maintained by the preganglionic fibres which reach the ganglions and different plexuses through the white connective branches. These fibres are neurites of the nerve cells situated in the lateral horn of the spinal cord, which cells, either through the higher reflex centres of the spinal cord or eventually independently from them, are synaptically connected with those vegetative centres of the brain which are found partly in the medulla oblongata, partly in the midbrain, and partly in the wall of the diencephalon.

Blood pressure

The peripheral nervous system with its mid-centres, but also the cortical and subcortical centres, govern every physiological process and, naturally, also the function of those organs in which the blood circulates. The pressure exerted by the circulating blood on the wall of the vessels, arteries, veins, and capillaries is commonly called blood pressure. This pressure, which can be precisely measured by appropriate instruments, allows very important conclusions as to the conditions of the whole circulatory system, and thereby again of all the organs and the entire organism. This is why the determination of blood perssure is an indispensable diagnostic factor for every clinician, and this is what makes it comprehensible that there are few laymen who would not discuss blood perssure, spasms, vasodilatation, and it is not a rarity to hear quite ignorant persons speaking about vasomotor disturbances, thrombosis, vasoconstriction, angina and other similar circulatory disturbances.

The blood pressure is generally constant. Consequently, within a given age it does not change, presuming, of course, that no considerable disturbance, emotion, impulse, or state of anxiety occurs in the nervous system. For the maintainance of blood pressure the cardiac musculature is firstly responsible, chiefly the musculature of the ventricles, by its rythmical contraction forcing the blood into the great trunks of arteries. Naturally, pressure is the highest in these trunks as it is within them that the propelling effect on the circulating blood is the strongest, as is also the resistance owing to the elasticity and thickness of the arterial walls. The pressure of the blood is gradually decreasing from the large arterial trunks towards the middle-sized and small arteries. The decreasing tendency gradually continues into the small veins and those of medium calibre, pressure being the lowest at the base of the large venous trunks, logically there where the blood contained in them enters the atrium.

Normal blood pressure, naturally, also depends on the excitatory and conductive centres of the heart, firstly the sino-auricular node, further the node

of T a w a r a, the bundle of H i s and the fibres of P u r k i n j e. Besides these, there are the nerves running from the sympathetic ganglia of the neck to the heart serving as cardiac accelerators, and those coming from the vagus through the cardiac plexus, which exert an inhibitory effect on the heart function through the postganglionic fibres of the ventricular sympathetic ganglia. It follows from th e function of the two nerve-bundles just mentioned that the heart and through it the blood pressure is affected also by those central ganglia from which the vagal fibres take their origin, further by the cervical sympathetic ganglia giving rise to the acceleratory fibre and by those myelinated fibres which proceed from the corresponding spinal nerves through the white connective branches to the cells of the lower sympathetic ganglion of the neck and thus, of course, also by those cells from which the myelinated fibres originate.

It must further be emphasized that in the regulation of the blood pressure vasomotor reflex-centres of the spinal cord also take a part, in addition to the vasomotor, vasoconstrictor aud vasodilatory centres in the medulla oblongata and to the vegetative centres in the midbrain and the synaptically connected gray matter, which within certain circumscribed areas of the praecentral gyrus very often exerts a decisive influence on all inferior centres and through these also on the blood pressure.

All that has been said above proves the oneness in structure and the oneness in functioning of the nervous system since the functions of even the more remote, minor or major centres is essentially governed by the cortical centres, these cell-groups of the highest order. The structure of all these centres is more or less known; their correlations, however, require further investigation. This notwithstanding, numerous animal experiments and clinical experience make their blood pressure regulating function very probable. In this study, I do not wish to discuss centres situated within the central nervous system as for our present knowledge they are still remote centres which for the time being are in many respects unapproachable. The main reason for not wishing to deal with the problems concerning them is that my investigations, begun about 27 years ago with the exteroreceptors, have not as yet reached these centres. For this very reason, as is indicated also by the title of this paper, I want to discuss now those nervous correlations to the investigations of which I have devoted more than 12 years and which have referred merely to that part of the peripheral nervous system, which, in the absence of histological changes or obstacles in the circulatory system, governs and regulates the rise and fall of the blood pressure and influences it decisively in every respect. This portion of the nervous system consists mainly of the vegetative nervous system and those cerebral and cerebro-spinal fibres which arise in the cerebral nerves and reach the wall of the vessels through connecting branches of the spinal nerves. All these fibres exert a constant influence on the vessels by governing and regulating the function of the vascular walls, constricting or dilating the lumen.

Innervation of the blood vessels

The wall of the vessels is provided with nerve fibres for the most part by the sympathetic nerve system forming around the vessels copious plexuses well visible to the naked eye. The isolation of these plexuses presented considerable difficulties to the early investigators, for when the anatomist preparing the concomitant plexuses reached the wall of the vessel, i. e. approached the terminal branching along the wall of the vessel, he could never definitely establish whether the structures in question were nerve fibres or some bundle of connective tissue. Owing to this, the precise study of the macroscopical innervation of the vessels was not possible until the Russian workers, namely Vorobyev, Shabadash, Kondratiev, Anufriev and others had furnished researchers with a fairly complicated methylene blue staining method by means of which the nerve character of the finest macroscopic branches could be undoubtedly ascertained. On the basis of these investigations it could be exactly determined that the wall of the vessels, first of all of the arteries and veins, is under an extremely strong nervous influence. The fibres of the nerves producing this effect originate mostly from the cervical sympathetic ganglion of the neck from where they go to the aorta, following this in the form of the aortic plexus up to the capillaries according to some authors, and only to the smaller arteries, according to others. Beside the aortic one, another plexus, or more correctly a nerve, originates from the superior cervical ganglion. This is the internal carotid nerve, proceeding along the internal carotid artery into the skull where it divides into plexuses. These enter the wall of the vessels where they form loose plexuses which can be followed in the adventitia of the intracranial arteries right to the terminal branches, except in the cerebral capillaries whose innervation could not as yet be proved.

Plexuses of different extent pass into the adventitia from the aortic plexus along the arteries branching from the aorta. These plexuses are extremely abundant in some areas, e. g. in the renal and splenic arteries, but elsewhere, where the vessel does not possess so many branches and its physiological functions are not so manyfold as in the kidney and the spleen, the number of fibres is less and the fibres themselves are thinner. Recent investigations carried out by Kondratiev's method and especially severance of nerves prove that, apart from the long aortic plexus just mentioned and the secondary plexuses originating from it, nerves from the cerebrospinal nerves which follow the course of the vessels are also segmentally reaching the medium-sized and smaller vessels. These segmental nerves consist mostly of sympathetic fibres which arrive from the sympathetic trunk through the grey connecting branches into the pathway of the spinal nerves, but there are also some sensory fibres of spinal origin, forming sensory endings in the adventitia. Consequently, the motor innervation of the entire vascular system is almost exclusively of sympathetic origin, except the fibres

coming to the adventitia as special receptors, and except those dendritic branches which as receptors of pain and pressure occur in quite a considerable number in the outer layer of all the vessels.

Since the vessels pulsate, i. e. their walls constrict and relax, and their lumen contracts and expands, it is only natural that the movement of the wall of the vessel should be an indispensable condition of the normalcy of blood pressure, for the maintenance of which the initial energy is supplied by the heart, and of fluctuations of the pressure in consequence of some outer or inner effect being restored to normal conditions again within a short period. This, however, is only possible,



Fig. 1 : *Homo :* Sinus caroticus. Nerve plexus from the adventitia. Microphotograph. Bielschowsky's method. × 200

as has been outlined above, if the impulse needed is given to the wall of the vessel by the peripheral nervous system connected with the vessels. In this way it becomes comprehensible that the wall of the vessels is not only macroscopically but also microscopically under the firm control of innervation. By this copious innervation not only the normal functioning of the vessels is secured but also their ability to adapt themselves to every requirement, and at the same time it is rendered possible that the highest cortical centres should affect the blood pressure, i. e. the movement of the walls of the vessels, almost with the speed of thought. This is clearly proved by vasodilatation produced by psychical influences, by common hyperaemia, blushing, anaemic symptoms, and by paleness occurring with incredible rapidity in consequence of vessel contraction.



Fig. 2. *Felis domestica :* Arcus aortae. Nerve plexus from the adventitia. Microphotograph. Bielschowsky's method. × 200

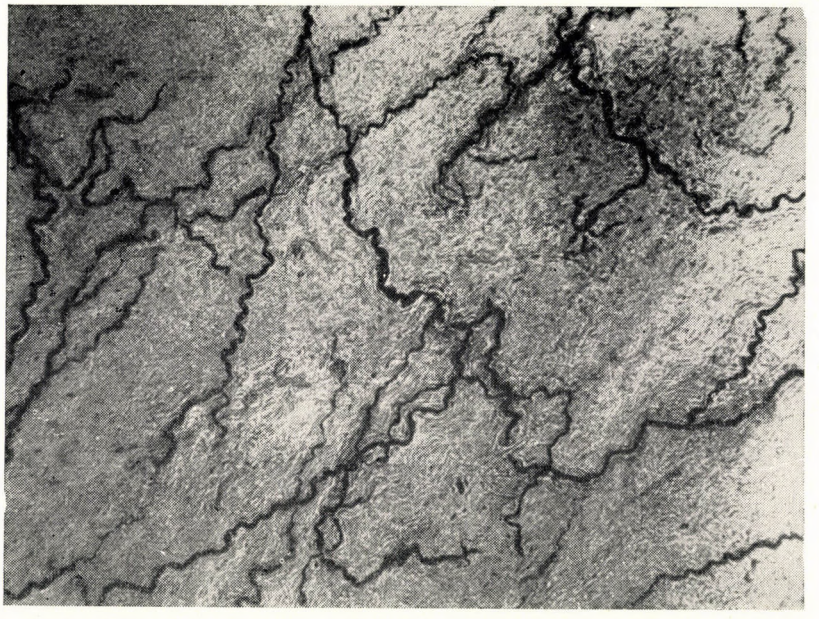


Fig. 3. *Canis familiaris :* Arcus aortae. Nerve plexus from the adventitia. Microphotograph. Bielschowsky's method. × 200

In the production of these changes the primary role is played by the perivascular nervous system running along the vessels. This system, as has been already mentioned, runs in the connective tissue surrounding the wall of the vessel and forms tighter or looser plexuses through its entire course along the vessel. In the plexuses accompanying the larger arteries and coronary vessels a relatively low number of smaller or larger sympathetic ganglia may be present.

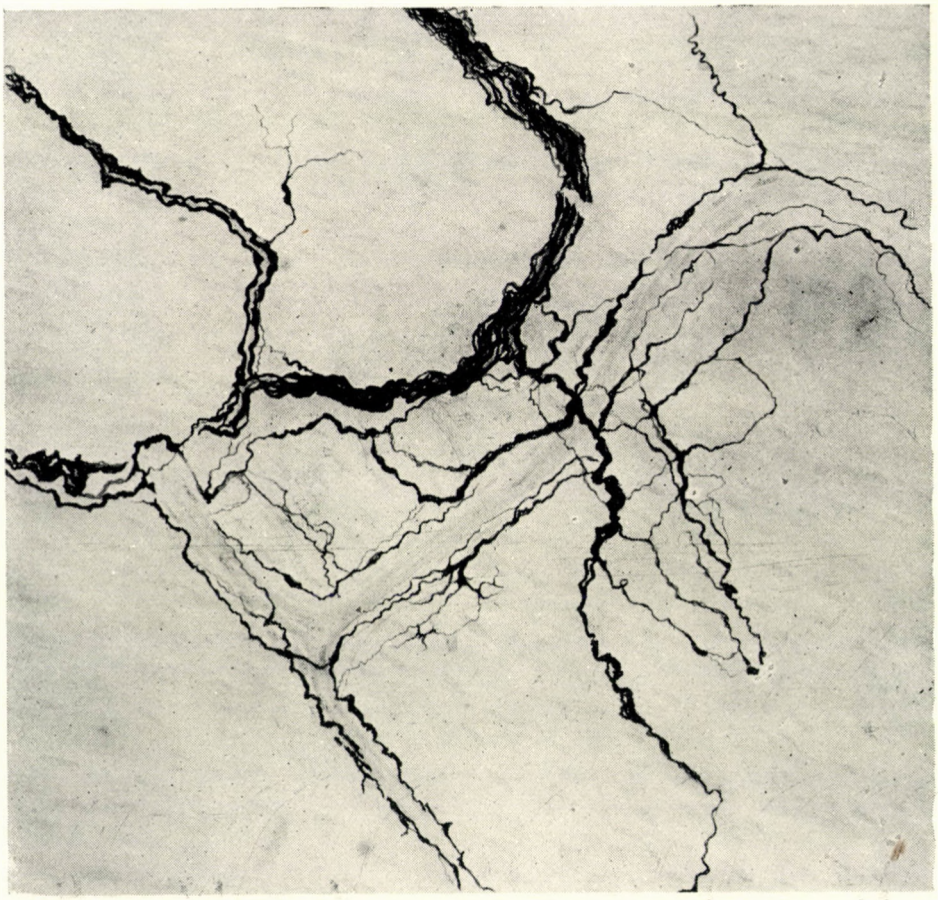


Fig. 4. *Felis domestica* : Arcus aortae. Nerve plexus from the media. Bielschowsky's method. × 400

In certain places, masses of fibres leave the plexus and invade the wall of the vessel, forming there four consecutive plexuses. The first one, the structure of which can be recognized only under the microscope and by using a special technique, extends over the outer part of the adventitia. In this bundle well demarcated nervous trunks can be demonstrated the fibres of which are thin, wavy, smooth, and have no myelin sheath, or if so, then only in part. (Fig. 1.) The

lateral branches of the single trunks anastomise with the adjacent trunks and the fibres exchanged proceed within the new trunk. From the smaller connecting branches lateral branches of different size originate, the fibres of which are still thinner. In some places these fibres leave the trunks and take their individual course. The fibres running above and below each other form fine plexuses in some places of the adventitia. Out of this coarser adventitial plexus fibres stretch toward the inner surface of the adventitia where they form another plexus the structure of which resembles the former. This plexus, the interlamellar plexus, contains, however, considerably less fibres and the number of thick fibres is also less. (Fig. 2.) Starting from this second plexus, smaller fascicles, single fibres and bundles proceed to the inner surface of the adventitia, forming there a third plexus which lies directly on the media and from which relatively numerous fibres proceed among the muscle cells of the media (Fig. 3.). These entering fibres form a fourth plexus the structure of which shows a very variable picture in different vessels and areas. This plexus contains no cerebrospinal fibres ; it consists entirely of typical sympathetic fibres. These plexuses are especially well developed in the aorta, chiefly in the arch, although the whole length of the aorta is rich in them, even after the bifurcation. (Fig. 4)

The shape, structure and construction of the plexuses of the veins and arteries of different size, as well as their connections with each other and with the histological layers of the vessel wall show very significant variations. To understand their precise structure requires a thorough and most careful study even with the best preparations, as in the adventitia endings can only rarely be found, while in the media, where exclusively sympathetic fibres occur, the recognition and site of the endings is almost impossible, chiefly because of the difficulties presented by impregnation. So much, however, may be undoubtedly stated that the sympathetic fibres are in a close connection with the smooth muscle cells of the media. Whether these fibres end epilemmally on the muscle cell, or whether they enter into the plasma and ramifying there pervade and disappear in the cytoplasm, or end intraplasmatically in knobs, or, as some workers assume, by forming the so-called terminal reticulum, cannot be precisely established with the methods and instruments available. — My standpoint from the beginning of my investigations into this subject has invariably been that we have to do with real endings, endings forming a head in the protoplasma itself. My recent studies seem to verify this statement which is further supported by the results, which, chiefly on the basis of W e b e r's work, begin to gain more and more ground in the pertaining literature. These thin sympathetic fibres reach all the way through the media without ever entering into the intima. This plexus is the one which, being in the closest contact with the motor elements of the vessels in constant tone, makes their pulsation possible and, in spite of the changes occurring, ensures the width of the lumen according to the quantity of blood passing through the vessel (Fig. 5).

From all that has been said above about vessel innervation and the structure of the sympathetic nervous system, which, according to my investigations, is the only motor system in this area, and also about its close relation to the vessel wall, it becomes evident that the existing level of the blood pressure



Fig. 5. *Felis domestica :* Arcus aortae. Nerve plexus from the media. Bielschowsky's method. × 400

depends chiefly on that system. The hyperfunction of the thin sympathetic fibres of the media is the very factor raising or decreasing the blood pressure according to need.

Physiologists and pharmacologists who in recent times have dealt even more extensively with the physiology of the vegetative nervous system than we,

neurohistologists, did with its structure, have, as Stöhr said in one of his papers, created their own physiological vegetative nervous system greatly differing from the one investigated by and known to us. They may be right, for it is doubtless that positive conclusions cannot always be drawn from dead material. It is, however, certain that, considering the significant contradictions, either the one, or the other, or both, may be askance. Every neurohistologist and every neurophysiologist feels and must clearly see that the differences in opinion must be eliminated because only after an agreement had been reached will it sound true what we know and publish about structure and function and the changes influenceable by drugs. To decide the question is not my task, nor am I at present, although I have done my best to support my investigations with animal experiments, in the position to do so. So much, however, may be stated that the nerve endings, similarly to the sympathetic endings just discussed, exert their effect humorally, inasmuch as in the moment of the effect, this being of a tonic character, smaller or larger doses of a chemical substance are released almost immediately one after the other. The substance, which is, according to present knowledge, adrenaline, gives rise to contraction in the plasm of the muscle cells, in the myofibrils ; the interval between the release of two successive doses of the substance gives time to the myofibrils to relaxate.

In accordance with the above data, the fibres of the sympathetic nervous system which arrive from the different paravertebral sympathetic ganglia, chiefly from the three cervical ones, being neurites of the multipolar ganglion cells found in those ganglia, convey impulses from the sympathetic nerve cells, and through these from the higher centres, namely from the lateral horn of the spinal cord, from the medulla oblongata, the midbrain, the diencephalon and finally from the cortex. These impulses dilate or constrict the lumen of the vascular system and consequently increase or decrease the blood pressure by releasing adrenaline. There can be no doubt that when under the influence of the nervous system the wall of the vessel contracts and the lumen is narrowed, the pressure of the blood on the wall must be considerably increased. Thus, beside the function of the heart, it is the peripheral nervous system which, by its decisive biological influence exerted on the intermediate, thick, muscular layer of the vessels, regulates the pressure of blood on the wall of the vessels, i. e. the blood pressure.

This is one of the statements upon which both neurohistologists and neurophysiologists equally agree and must be of the same opinion. On this basis, the nerve fibres which, together with their terminal structures have been discussed above, are called vasoconstrictor fibres, in agreement with the physiologists. Accordingly, beside the chain of neurons of the sympathetic ganglia also vasoconstrictor centres have been supposed to occur in the spinal cord, the medulla oblongata, midbrain, diencephalon, and in the grey cortex. If matters are as they have been proved by experiments and histological examinations,

it may be stated as a general fact that under the influence of the corresponding centres the sympathetic fibres of the peripheral nervous system constrict the wall of the vessels. If the constriction is of a tetanic character, i. e. continuous, then it is termed arterial spasm. This condition is, according to the above, of nervous origin and gives naturally rise to a fairly great increase in blood pressure. Thus the origin of arterial spasms, its symptoms and its grave effects involving sometimes the whole body, must be sought in anatomical and physiological changes occurring in the vascular nervous system, in the ganglion cells of the sympathetic ganglia and possibly in the high centres. It has been histologically demonstrated that in bronchial asthma, in angina pectoris, and in other grave vascular diesases changes occur in the cells of the corresponding sympathetic ganglion, and it is known that degenerative changes may develop in the lower cervical ganglion when tobacco and alcohol are taken in excess. How these changes occur in the individual grave vascular diseases, will be dealt with later.

These are the facts neurohistologists can venture to state objectively about the blood pressure in connection with the tonic and tetanic movements of the vascular wall. On the other hand, physiological experiments performed by eliminating nerves and centres and observing certain pharmaceutical effects have proved that in the central organs immediately beside the vasoconstrictor centres vasodilator centres are also functioning, actively bringing about the process which is called vasodilation and which is being explained by us, morphologists, as a temporary interruption of the constrictive impulses. It must be objectively stated that there is no anatomical proof of the presence of two different systems, or of the double innervation of the wall of the vessels, at least not in the media, whose fibres, which alone would be able to perform that double function, are anatomically not differentiable. This is why we, neurohistologists, are absolutely in favour of the single morphological innervation, although I consider it possible that side by side two kinds of nervous effects are acting even if the fibres are uniform. Anyhow, in my opinion, no conclusions as to functional agreement should be drawn from the morphological agreement, as it is easily conceivable that among the morphologically uniform cells of a certain sympathetic ganglion there may be some which perform different functions. Consequently, there may be single cells or cell groups which, on impulses received from higher centres, exert a vasodilatory function through their neurites, while others produce the impulses necessary for the constriction of the muscle cells and mediate them to the effector organs. This is all the more likely because in the maze of sympathetic cells there are quite special groups, the so-called glomeruli, appearing in bicellular, tricellular or multicellular forms. Beside these there are cells surrounded by quite a special intracapsular dendritic plexus.

There are also cells whose dendrites are ending in round terminal lamellae quite close to the cell, but only some of their processes are in the physiological sense arranged in postganglionic bundles, and further there occur in a consider-

able number cells possessing extremely long processes joining without exception the neurite bundles leaving the ganglion. In this great diversity a physiological basis for vasodilation may also be present. Even if there were no such considerable differences, and they are actually lacking in the the sympathetic ganglia of higher mammals, it could be rightly assumed that some of the morphologically and structurally fully identical multipolar cerebrospinal or sympathetic nerve cells would directly or indirectly bring about vasoconstriction, while others would cause vasodilatation. It may even be supposed that part of the cells sends sensory, i. e. afferent, fibres into the vascular wall or into any of the intramural plexuses, while all the rest performs an efferent function. That such an assumption is built on a firm logical and physiological basis, is best proved by the structure of the grey matter of the brain. It is well known and easily demonstrable with experiments, that the precentral gyrus, in spite of its being roughly indentical in structure with the postcentral gyrus, performs with its multipolar cells an effector function, actuating movement, secretion and inhibition, whereas the cells of the postcentral gyrus, presenting just the same structure, size, and position, are functioning without exception as receptors. The example proves that it does not mean something paradoxical if we are obliged to speak about a separate anatomical vegetative system while the physiologists have created their own physiological vegetative nervous system, because, as it has been demonstrated in the above instance, it is not always possible to draw positive conclusions as to the functioning of a cell from its structure and form.

There is, however, an important point, and therein lies the difficulty met with in a great number of places and in a variety of forms in the field of the vegetative nervous system and generally in that of the nervous system, namely, that certain symptoms or symptom-complexes are often attributed by the physiologists to the result of special structures, there and then, where and when the presence of proper nerve elements cannot be demonstrated by anatomical means. This is how and why the sympathetic nervous system has been divided into a proper sympathetic and a parasympathetic system, and how the existence of synapses within the sympathetic nerve system and of the junction of preganglionic fibres with the cells has been presumed, and why the morphological assumption arose that the parietal plexuses are functioning under the influence of cerebral centres. The latter hypothesis has been based especially on the decisive influence the parietal plexuses of the stomach and intestines are exerting on the production of gastric juice. The phenomenon may easily be demonstrated experimentally. If, for instance, a few centimeters of the cat's vagus nerve are removed on one or on both sides of the neck, the animal will remain alive for months but it will develop irreperable symptoms of nutritional disturbance resulting from deficient digestion in the stomach and intestines, simply because the gastric glands have ceased to function, in spite of the fact that these glands receive their secretory fibres from the cells of the submucous plexus. The peculiar-

ity of the experiment is that no synapses can be found in either the oesophagus or the intestinal tract of such an operated cat and what is more, no degeneration can be demonstrated in the oesophagus. Thus it seems that there exist no such structures as morphological synapses, or at least they cannot be demonstrated. Physiological synapses, however, must doubtlessly exist, unless it is assumed that the vagus nerve passes all the ganglia of the intestinal tract, provides the oesophagus with motor end-plates, crosses the parietal plexuses of the stomach and intestines and ends in the secretory cells proper. Taking all the above in consideration, it may be presumed that a physiological vegetative system does exist but in a form invisible under the microscope. Still, from the morphological point of view the existence of such a system must be doubted and on the basis of our intvestigations its morphological formation must, at least for the time being, objectively be denied.

From all that has been said and demonstrated about the nervous connections of the vascular wall in relation to both normal and patho-physiological symptoms, it should have become clear to everybody that, except in diseases of the vessel wall, it is the nervous system which plays the most prominent part in the rise of blood pressure and in the ever increasing number of cases of essential hypertension. Besides, it has been established both clinically and pathologically that the nervous system exerts a decisive influence on the induction of local vasoconstriction. That the constriction is actually dependent on an abnormal functioning of the nervous system, has been proved by surgical results leading not infrequently to permanent recovery, or at least to improvement lasting for several years. This kind of surgical intervention, first introduced by L e r i c h e, is the so-called pariarterial sympathectomy, or more correctly, pariarterial neurectomy.

It is needless to discuss the effect exerted on the blood pressure by vasoconstriction due to nervous influences. It is only natural that when the lumen of any of the arteries becomes to some extent narrowed, then the blood pressure will be increased not only in the area of constriction but elsewhere too, and the effect of the raised pressure will extend all over the vascular system of the body and the function of every organ. It stands to reason that this effect may be terminated by inhibiting the local influence of the nervous system by means of periarterial neurectomy, or ramisectomy, or gangliomectomy.

Periarterial neurectomy is performed as follows. The part in question of the artery is exposed in a length of 5 to 6 cm., its nerve plexuses are removed together with the sheath of connective tissue surrounding the vessel and the outer layer of the adventitia with the adventitial plexus. Considering that the nerve supply of the media is provided by the two exterior plexuses just mentioned, and of these mainly by the second one, degeneration of the third and fourth plexuses sets in soon after the operation and the musculature of the media becomes completely denervated. Following the operation, the hyperfunctioning of nervous

origin is discontinued, involving a relief of the spasm and thus the restoration of the lumen to its original width. Pain is also relieved as a result of the operation but of course the effect manifests itself nonetheless in the change brought about in the blood pressure all over the organism. Blood pressure falls to its normal level and the extremely varied symptoms, arisen throughout the whole body in consequence of the hypertension, cease at once. In this way, periarterial neurectomy proves to be a beneficial operation. Naturally, at the beginning, as every new technique, the intervention had been employed unrestrainedly, often without properly studying the case, so that not infrequently considerable inconvenience and trouble resulted from it because nerve connections absolutely indispensable in other areas of the body had been interrupted and eliminated. For the same purpose is used the so-called ramisectomy, when certain sympathetic trunks or eventually a portion of the truncus sympatheticus are being removed. The method, although hazardous, is often successful. The removal of the ganglia is perhaps even more hazardous, naturally only when the cause responsible for the symptoms is not actually within the vegetative nervous system. All these operations in the area of the vegetative nervous system are extremely efficacious and beneficial interventions which, however, must be executed exclusively after a thorough examination has been performed. Apart from a brilliant surgical technique, a wide experience is needed for deciding whether the removal of the centres will not entail in other regions such damage by which the eventual result would be certainly eclipsed. As regards pariarterial neuroectomy, I must emphasize that if it becomes necessary to perform the operation on the vessels of a limb, the surgeon must be precisely informed from where the artery receives its segmental sympathetic fibres, what segmental nerves lie in the operative area and in general which are the plexuses that may bring about, eventually from two directions, vasoconstriction in the arterial portion in question. All this refers chiefly to arteries of the lower extremities about which some authors suggest, on the basis of experiments, that they receive their nerve fibres only segmentally from the spinal branches.

Inhibitors

It is quite clear from the facts mentioned above that the function of the vessels and, consequently, the blood pressure, is under the complete control of the peripheral nervous system which governs them through adequate centres. My arguments would, however, seem somewhat incomplete if I would not discuss those extremely sensitive cerebral and cerebrospinal apparatuses which maintain the normalcy of the blood pressure, acting as inhibitors in certain parts of the arterial system. These structures of an almost unimaginably fine susceptibility are capable of inhibiting any rise in the blood pressure and of restoring it to the normal level in an instant on certain stimuli arriving from both within and

without. Such an inhibitor is the glossopharyngeal nerve, viz. one of its thin branches, which can be demonstrated already in the frog. The branch leads into the onion-like protrusion on the wall of the internal carotid artery, the carotid sinus, and partly into the carotid glomus. The nerve has been discovered on the basis of the phenomenon known since long that if pressure is exerted on the vagus nerve in the area corresponding to the ramification of the common carotid artery then a sudden drop occurs in the blood pressure within the whole arterial system and the frequency of heart beats also becomes decreased. Early investigators observing the phenomenon have ascribed it to the pressure exerted on the vagus nerve, assuming that the action is performed by the fibres of the vagus, naturally without explaining how and in what way the effect is being brought about. Recent experimental observations, having cleared up the problem, by coordinating morphologically and physiologically the relevant thesis about the inhibitors, are tied up with the name of H e r i n g, F. d e C a s t r o, S u n d e r, P l a s m a n, and Á b r a h á m. On the basis of these investigations it has been discovered that not the pressure on the vagus but a branch of the glossopharyngeal nerve called the sinus nerve is responsible for the symptoms described. Simultaneously with the discovery of this branch it has been also established that the prompt physiological changes are actually reflexes and that in the case under discussion we have to deal with two different reflexes which start simultaneously and result in two functions, one of which affects the cardiac musculature and the other spreads all over the arterial system. It has been further established that if a hardly perceptible pressure is being exerted on the wall of the exposed carotid sinus, a sudden fall will occur in the blood pressure throughout the entire arterial system with a simultaneous decrease in the frequency of heart revolutions. On the basis of physiological and anatomical data it could be determined that an extremely sensitive receptor area is located in the wall of the carotid sinus and that the divided sinus nerve cannot be stimulated in peripheral direction while stimulation of the central stump always elicits the aforesaid effects. This means that there is in fact a proper reflex-arch the sensory end-organs of which are located in the wall of the carotid sinus while the effector system embraces every single sympathetic fibre surrounding, through the plexus, the corresponding histological layer of the vascular system, mainly the media. In the heart the vagus nerve forms the effector. Consequently, when in the whole vascular system a sudden fall of 50 to 60 mm mercury occurs in the blood pressure, after a light pressure had been exerted over the bifurcation of the carotid artery, the pathway of the reflex-arch can be followed both anatomically and physiologically.

The broad, flat neurofibrillar terminal lamellae of the extensive receptor area, situated in the wall of the carotid sinus, form a multiple layer along the border of the media and adventitia, converting this portion of the carotid wall into an almost coherent neurofibrillar veil. Being extremely sensitive, these

lamellae respond to the least exterior or interior pressure, mediating it through the fibres of the sinus nerve, viz. through the glossopharyngeal nerve to the cells of the sensory glossopharyngeal nucleus (Fig. 6). These again, through their neurites, convey the impulse into the medulla oblongata, to the cells of the vasodilatory centre which, with the aid of the corresponding spinal and sympathetic centres, produce dilatation throughout the whole arterial system. This would be the mechanism also of the temporary vascular spasms occurring in different areas and ceasing after a longer or shorter period, perhaps as a result of the function of the aforesaid receptor area or in consequence of the effect of some other, hitherto unknown, receptor systems. Similar effects may be produced through the mediation of the dendritic ramifications and also by the K r a u s' and P a c i n i an corpuscles which occur everywhere throughout the whole vascular system, but chiefly in the renal and femoral arteries, and which, similar to the sensory areas of the carotid sinus, respond not only to outer but also to inner pressure, immediately registering the least change in blood pressure. Owing to the fact that similar fibre endings and terminal corpuscles of central origin may be demonstrated in the wall of the most different arteries, some investigators are of the opinion that the movement of the vascular wall is usually a reflex function.

The other receptor area acting in the arterial system as a primary inhibitor is situated on both the anterior and the posterior surfaces of the wall of the aorta, and on the basis of the large arterial trunks, namely the common brachiocephalic and the pulmonary artery. The function of this receptor system has been known for a long time, together with the nerve leading to it, which previously had been termed the depressor nerve, and is now referred to as the aortic nerve. It has been also established long ago that by stimulating the peripheral stump of this nerve no effect can be elicited. This means that the nerve consists of afferent fibres. On the other hand, stimulation of the central stump of the nerve gives rise to a sharp drop in the blood pressure throughout the entire arterial system, actually in the whole vascular system. So in this case, too, we are faced by the same phenomenon which occurs after stimulation of the sinus nerve. Consequently, in the vascular wall there must be embedded a sensitive sensory apparatus which, as an organ of specific structure sensitive to pressure, reflectorily dilates the lumen of the arteries proceeding to the head and to the upper extremities as soon as the slightest change in pressure occurs within the vessel, i. e. following the slightest increase in blood pressure, and maintains in this way the normal tension. Earlier workers studying the effects elicited by stimulating the aortic nerve had concluded that its function consists in depressing the blood pressure and had termed it, therefore, depressor nerve. The nerve, the function of which is now known to be inhibiting the rise of blood pressure and not depressing the tension, has been described in almost all mammals. As a result of these studies it has been found that there are animals such as, for instance,

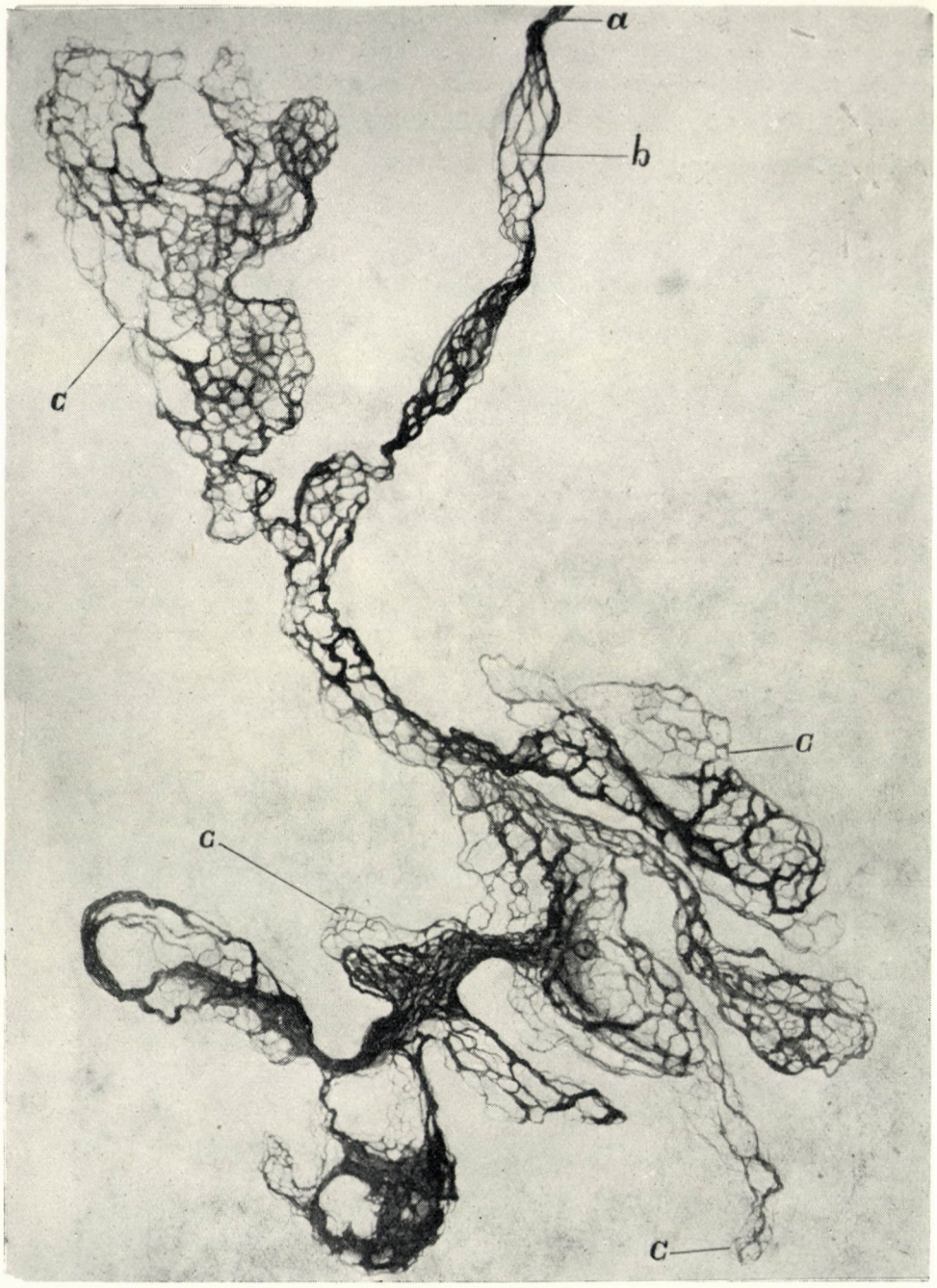


Fig. 6. *Homo :* Sinus caroticus. Nerve end-plates from the adventitia.
a= end fiber; b= neurofibrils; c= end-plates. Bielschowsky's method. × 2500

the rabbit, in which the right and left depressor branch proceeding into the aortic arch originates directly from the superior laryngeal nerve and runs by itself, along its entire length, outside the vago-sympathetic sheath down to the aortic wall. Its anatomy varies so much that conditions differ almost in every animal.



Fig. 7. *Sus scrofa domestica:* Arcus aortae. Pressorereptors from the adventitia. a= axon; b= myeline sheath; c= neurilemma d= end fiber; e= interlamellae; f= endplate. Bielschowsky's method. × 1150

These are differing both in origin and in their relation to the vago-sympathetic system and, further, concerning the groups and the distribution in which the fibres reach the base of the arterial trunks and the aortic arch, and to what extent in the area, or in certain other portions of the nerve, the sensory fibres of vagal origin become intermixed with those of the sympathetic system. Part of these problems has already been cleared. There are, however, cases where the question cannot yet be answered, as, is the case with man. Be this as it may, there can be no doubt that these branches doubtlessly exist, in some form or other, occasionally branching off from the superior laryngeal nerve, to return into the vago-sympathetic sheath which they may leave again, but in the end they join the wall of the above mentioned arterial trunks in any case. My histological investigations into the nature of these connections last for twelve years and, as far as I could review the literature available, nobody except myself has studied the question on adult animals. My first examinations referred to the human aortic arch, of which an enormous number of receptors of different structure were impregnated and studied under the microscope with the highest magnification. As a result of these examinations which included men, women and children of different age, such an incredible abundance and such numerous forms of various terminal systems could be ascertained, as I have found nowhere except in the wall of the carotid sinus. In addition, as it has been repeatedly mentioned in my previous papers, among the various structures there occurred such peculiar ones which at first sight seemed to be pathological formations. In later examinations, however, it could unquestionably be determined that these formations were special depressor structures equally present in humans, dogs, cattle, pigs, rabbits and horses. Their neurohistological meaning could not yet be cleared. At any rate, my investigations, which by now have been extended to nearly all species of mammals, doubtlessly prove that in the wall of the above mentioned arterial trunks there is a receptor area of a considerable extent and of a quite characteristic structure, the general histological picture of which is as follows. The nerve trunks leaving the aortic bundles enter across the adipose tissue surrounding the adventitia into the inner layer of the adventitia, to ramify there into an incredibly rich network and form those most delicate small branches of the terminal system which end in very distinctly visible, very extensive neurofibrillar terminal lamellae of various appearance (Fig. 7). The depressor fibres are usually thick with well visible myelin sheaths the structure of which is very characteristic in the different groups of mammals. It is a peculiarity of these fibres that they are remarkably varicose in appearance, with very large cell-like thickenings which sometimes display signs of dissociation both in humans and animals. The myelin sheath may often be followed almost to the terminal branches, while in other cases it is lost before the last larger ramification. The terminal branches are densely fibrillated and broaden in some places like lamellae. In such inter-lamellar structures the neurofibrillae always impregnate strikingly well.

These inter-lamellar structures probably also function as pressoreceptor sections (Fig. 8). The terminal lamellae are usually circular, elliptical or ivyleaf shaped. Their neurofibrillae can be excellently studied and with due magnification it may be exactly determined that single neurofibrils are sharply demarcated from the environment. Within the terminal lamella they do not form a

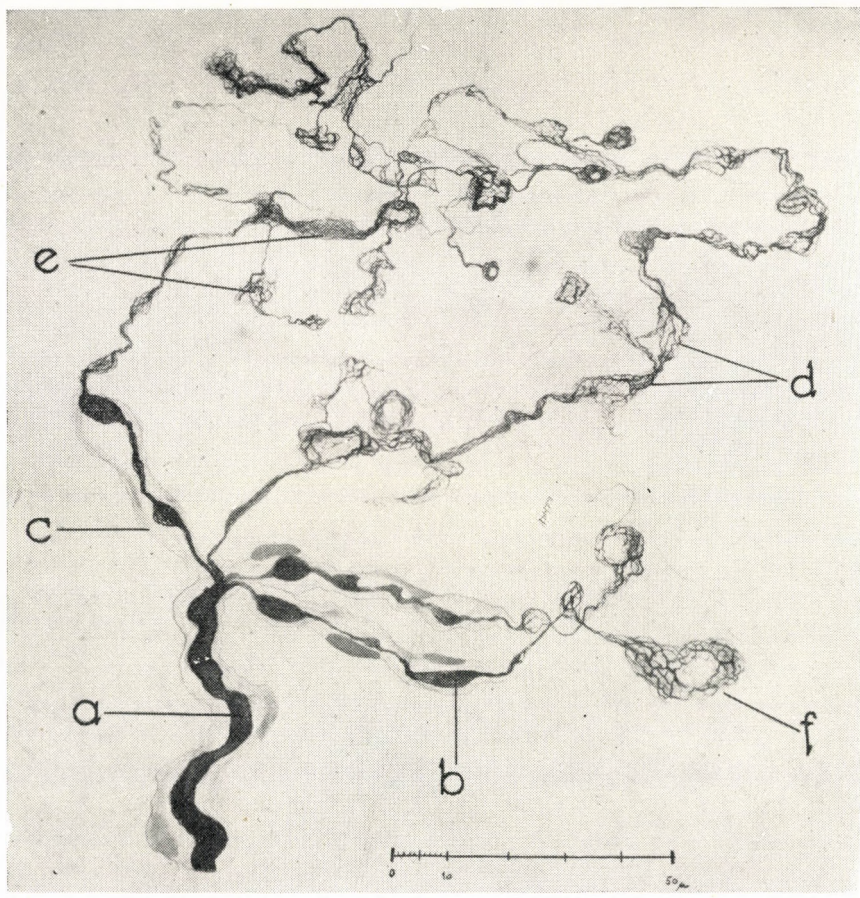


Fig. 8. *Sus scrofa domestica :* Arcus aortae. Nerve end-plates from the adventitia. *a)* main fibre; *b)* by-fibre ; *c)* myelin sheath ; *d)* neurofibril ; *e)* neurofibrillar interlamellae ; *f)* neurofibrillar terminal plate. Bielschowsky's method. × 620

network but a typical plexus (Fig. 9). All these features are clearly visible in Fig. 9 which shows the terminal lamella (f) of Fig. 7. as seen with a 2800fold magnification and reproduced by means of a drawing apparatus. The size and the great number of the terminal lamellae, together with the amount of fibres present, may well account for the necessity of the whole system and simultaneously demonstrate the means by which the great sensitivity to the rise of blood pressure of the arterial trunks is achieved and their important action is brought about.

On the basis of what has been demonstrated above it becomes easy to understand the physiology of the receptor areas, and their part in the regulation of blood pressure may be quite precisely delineated. Histological examinations make it easily comprehensible that if the blood pressure in the above mentioned arterial trunks is increased in consequence of some interior or exterior cause or of a cardiac excitatory hyperfunction (in which naturally the stimulatory centres of the heart play the primary role, together with the heart's acceleratory fibres originating from the cervical sympathetic ganglia, the spinal cord, or from the higher cerebral centres) then the stimulus exerted by the pressure is communi-

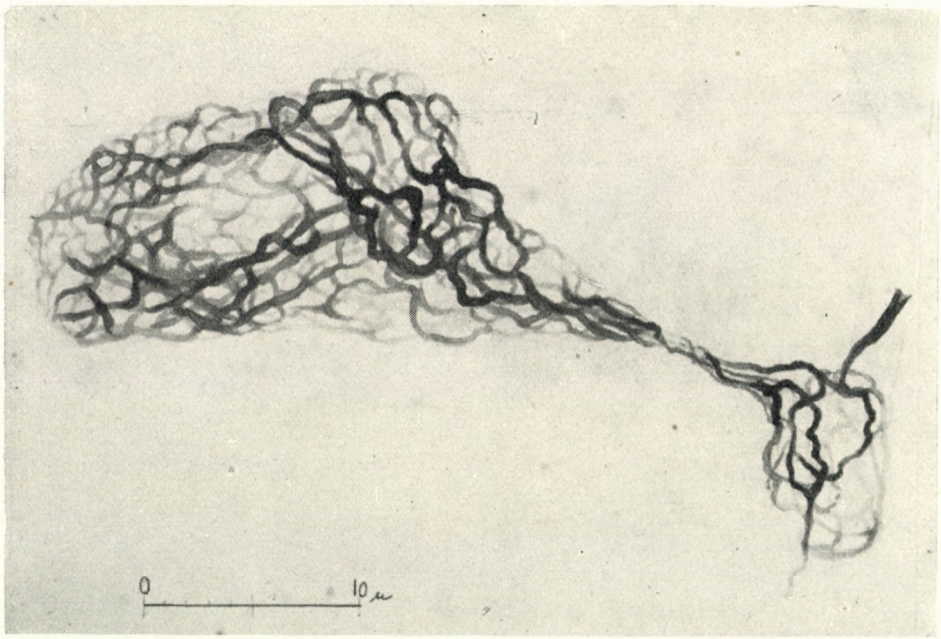


Fig. 9. *Sus scrofa domestica :* Arcus aortae. Neurofibrillar nerve terminal plate from the adventitia. Bielschowsky's method, × 2400

cated by these receptor areas through the depressor, viz. through the vagal fibres, to the sensory cells of the ganglion nodosum vagi and from there the neurites running centrally carry the impulse to the sensory nucleus of the vagus. Subsequently the cells of this nucleus carry the impulse eventually through several associatory neurons to the motor centre of the vessels, or, if there exists such a structure, as according to the physiology there is one, to the vasodilatory centre in the oblongate medulla, and simultaneously also to the inhibitor fibres, viz. the cardiac inhibitory centre of the vagus. These dilate the lumen of the vessels through the sympathetic cells of the spinal cord, viz. through the cells of the ganglions lying within their sphere of activity. In consequence of the vasodilation the pressure falls and the effect the rising pressure exerts on the wall

of the vessels becomes eliminated. Thus while the receptor area of the carotid sinus, being located at the base of the internal carotid artery, maintains solely the normal level of the cerebral blood pressure, the terminal system in the wall of the aorta exerts the same controlling function on the brain, not only through the vessels proceeding directly to it but also by the intermediary of the large arteries running below the clavicle through the vertebral artery. Thus it may be said that the rise of blood pressure within the trunk is under the control of the terminal system of the aortic nerve while the cerebral blood pressure is mainly governed by the glossopharyngeal system situated in the wall of the carotid sinus or eventually in the carotid glomus.



Fig. 10. *Homo :* Arteria renalis. Nerve terminal corpuscle from the adventitia. Microphotograph. Bielschowsky's method. × 800

According to my investigations, the third inhibitory system is limited to the wall of the renal artery, in which, as I have succeeded in demonstrating both in humans and in cattle, there are peculiar endings. According to my investigations, besides the receptory endings dendritic ramifications also occur, definitely presenting the characteristic form of ending of cerebrospinal fibres. I call it »characteristic form« because there is no feature but their form of ending by which it would be possible to distinguish between the fibres of a plexus. On the basis of the endings it can be exactly determined that in the wall of the renal artery certain fibres leaving the sympathetic trunk divide into branches and terminate in the connective tissue of the adventitia. According to the above, they cannot be sympathetic fibres, as in the sympathetic system fibres displaying a similar

ending do not occur. If, therefore, such structures are present in the wall of the renal artery of both humans and cattle, however small their number, one must suppose that their function consists in registering pressure and should, therefore, be explained on the same basis as the above mentioned structures. Of course, the same holds true for the veins and in this respect I would refer only to the great saphenous vein, in which I have also detected similar endings. The fact that the renal artery, with its blood distributing role undoubted, owing to the structure and function of the kidney, contains pressoreceptors functioning in the way described above, became, however, quite evident, when I found glmoerular formations and some special terminal structures somewhat similar to K r a u s s's or the P a c i n i a n corpuscles, although they essentially differ from both these formations in many important respects (Fig. 10). The presence of dendritic terminal ramifications, glomerular structures and terminal corpuscles discussed above obviously supports the assumption that the renal artery is feeding the kidney with the blood received from the aorta according to need, and in case of a rise in the blood pressure it relieves the glomeruli from excessive pressure. This is quite evident and comprehensible because if the blood pressure attains a height that the golmerular endothelium and the basal membrane of B o w n a n 's capsule cannot withstand then there occurs a symptom frequently met with in glomerulonephritis, when the aforesaid endothelial layers are broken through and renal haemorrhage appears.

Knowing the structure and function of the human kidney and understanding the problems discussed above, it becomes easily comprehensible how and why overexertion or excitement may lead to a sudden kidney haemorrhage, i. e. when in consequence of the high blood pressure the two endothelial layers mentioned break through and blood gets from the glomeruls into the primary convoluted tubules. Of course, this occurs only in extreme cases, when the above discussed inhibitors demonstrated by my studies are not capable of dilating the renal arteries, by means of the sympathetic system, to an extent which could inhibit the rise of pressure involving the damage of the two endothelial layers mentioned. This is one of the conlcusions which may be drawn from knowing the terminal sensory corpuscles dealt with. The other conclusion is that, together with the pressoreceptor ones, also fibres of identical origin, sensitive to pain, proceed along the wall of the vessels originating from the renal artery. This assumption follows from the experience that in nephritis dolorosa the pain ceases after a periarterial neurectomy has been performed on the renal artery. It is true that such an operation is indicated in that condition, but following the interruption of the nervous connections the pressoreceptors also degenerate and thus their inhibitory activity controlling the rise of blood pressure in the kidney will be suspended, at least for a while. For a while, because it is well known that fibres do degenerate after having lost their connection with the nerve cells, but after a certain period they again grow out of the central stump, presum-

ably in their original form. Of course, regeneration may also assume some other form. To decide this problem, investigations are being carried out in my Institute, endeavouring to follow the degenerative and regenerative processes arising after elimination of the vagus in the endocardium and in the aortic arch.

In the above, I have attempted to outline statements based on morphological facts, according to which blood pressure is regulated, governed and strictly controlled by remote sections of the peripheral nervous system in order that the pressure should not be subjected to strong fluctuations. I feel, however, that for the sake of completeness I have to discuss in addition those vegetative ganglia that in grave vascular injuries suffer changes from which it may be inferred that they, too, might be responsible for the changes in blood pressure appearing in certain grave vascular diseases, as well as for the consequent conditions seriously threatening the welfare of the entire organism.

I have recently studied the histological structure of paravertebral ganglia removed because of three kinds of grave vascular disease. From among these, let us first discuss Raynaud's disease.

Raynaud's disease

Surgeons to-day endeavour to ascribe Raynaud's disease involving the face and the hands, to pathophysiological changes in the stellate ganglion. There is no medicine known for the local treatment of this extremely grave disease. It could, however, be established by careful investigations that after paralysing the ganglion with novocaine, symptoms of the disease improve and especially the pain is completely relieved after one single infiltration. Therefore, the question may arise which of the structures is being affected by the novocaine: the substance of the ganglion, the nerve cells, the fibres arriving from the spinal cord and from the white connective branch (which, according to physiology, ends in the ganglion), or the capsule, viz. the sensory nerve endings in the capsule? These questions can, however, not be satisfactorily answered. Quite recently I have been studying the comparative histology of the stellate ganglion and as I have also examined some recently removed stellate ganglia from cases of Raynaud's disease, I feel somewhat entitled to express my opinion on the problem, at any rate purely on a morphological basis. The first fact I could definitely determine was that in Raynaud's disease the stellate ganglion has a considerably looser structure than the normal one (Fig. 11).

It may be concluded from the looseness that in the course of the disease certain ganglion cells, or certain parts of them, had undergone atrophy and their place has been taken by an increased number of satellite cells or nuclei. It was remarkable that pericellular plexuses of a probably preganglionic origin were hardly to be found. It was even more striking, although not quite certain,

that the characteristic thick fibres, unquestionably proving their non-sympathetic origin by their course, shape, and intensely varicose structure resembling a string of pearls, could not be found in the ganglion. The non-sympathetic origin of these fibres is quite obvious since when examining a normal ganglion they not only catch one's eye among the thin, smooth, wavy fibres of the sympathetic bundles, but it may be exactly determined that they enter into the ganglion in the form



Fig. 11. *Homo :* Ganglion stellatum (Raynaud's disease). Bielschowsky's method. × 400

of separate bundles and in some places they even constitute plexus-like structures interlacing the sympathetic bundles arranged in tresses. If this is so and these fibres are missing in the stellate ganglion of patients suffering from R a y n a u d's disease then in this condition the action of higher centres is entirely eliminated. The cause underlying R a y n a u d's disease is, therefore, that after the connective fibres have been destructed the sympathetic ganglion left entirely to itself cannot receive impulses from the higher centres and, consequently some

of its cells become atrophied while, in lack of a central regulatory effect, the rest are no longer capable of securing the harmonious function of the organs connected with the ganglion. Further investigations are naturally needed to clear these problems, as all I said are merely suggestions and pragmatic statements of a neurohistologist and at present far from certainties. In my opinion, the elucidation of such an important problem would require the examination of a great number of stellate ganglia from patients suffering from Raynaud's disease, in order to allow completion of the above data by new ones. On the other hand, the fact that this grave disease, involving a rise in blood pressure, spasm, general atrophy, and functional disturbances, is produced by changes occurring in the stellate ganglion is clearly proved by the surgical experience that the whole pathological syndrome ceases after removal of the ganglion. In my opinion, removal of the ganglia may be beneficial. To the best of my knowledge, however, in such cases both ganglia are usually removed and afterwards recovery is taken for assured. Can, however, such a recovery be complete? Is there a possibility of a normal arterial and cardiac function after the removal of both of these important ganglia by which not only most of the sympathetic fibres of the cardiac plexus have been rendered inactive but the entire central connection of the cervical sympathetic ganglia has been interrupted? This, however, does not bear solely upon the heart and the coronary arteries but, considering that the impulses of central origin are being conveyed to the higher located ganglia and through these to the vasomotor and dilatory fibres running along the internal carotid artery exclusively by fibres of central origin pertaining to the stellate ganglion, it extends to the whole cervical region, including all its arteries, capillaries and veins and to each of the intracerebral arteries and veins, all the fibres running along the vertebral artery being similarly involved in the process.

All this lends support to the fact that the removal of both stellate ganglia entails a considerable risk, severing such regional and functional connections for the replacement of which, if at all possible, radical organical changes and considerable time are needed. I am stating this because theoretically and neurohistologically it is doubtlessly presumable that the lost sympathetic pathways of the heart and vessels may regenerate from the middle and upper cervical sympathetic ganglia, and so may, and as it is known, also do the fibres of central origin, but further thorough histological investigations are required to establish whether they can actually find their way to the central cervical ganglion and to more remote centres. Should this not be possible then the hearts's life, the movement of the coronary vessels, the part played by the afferent fibres of the heart, the function of the cardiac ganglia, and especially the harmonious cooperation of this function with the cerebrospinal system, could hardly be imagined. These are questions which must be carefully considered by every specialist. Although the task, the aim and the object of medical science consists in relieving, if only for a while, the symptoms of disease, yet the removal of the stellate ganglion

must be carefully and properly considered, especially if a bilateral operation is planned, for after a period the intervention may result in such deficiencies in various parts of the organism which may cumulate and paralyze the function of remote organs and their interrelations, and later give rise to irreperable changes.

B u e r g e r's disease

The other arterial disease in the genesis of which the sympathetic ganglia may, or even must, play a primary or a secondary part, is B u e r g e r's diesase.

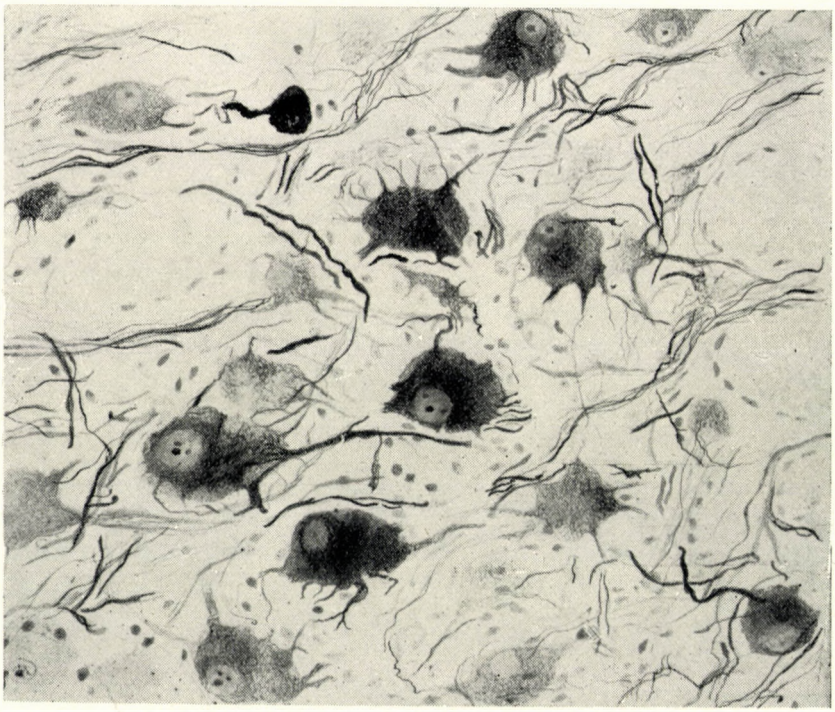


Fig. 12. *Homo :* Ganglion lumbale (Buerger's disease). Bielschowsky's method. × 400

I have succeeded in establishing that in the lumbar ganglia of such patients more or less extensive areas free from cells not infrequently occur. Consequently, this process is also one of nerve degeneration (Fig. 12). Besides degeneration, however, regeneration also occurs, as is shown in some cells by a multitude of very thin, short and delicate dendrites. It is possible that the necrosing dendrites are taken up by satellite cells, as under the microscope one may find areas in which around a cell free from processes an excessive number of satellite nuclei have accumulated. On the whole, an increased number of dendrites and a complicat-

ed glomus formation characterize the ganglion in Buerger's disease (Fig. 13). It is also characteristic of the condition that if it appears on the lower extremity then the changes are confined to the lumbar ganglia, primarily to the first and second one. In such cases, however, preganglionic fibres remain unimpaired both on the periphery and in the centre of the ganglion, and it is through them that central effects are projected on the substance of the ganglion. Consequently, alterations appearing below the ganglion are not produced by central impulses but either by deficiency symptoms occurring in the necrotic ganglion or, and this seems to be the more probable assumption, by changes of the vascular wall.

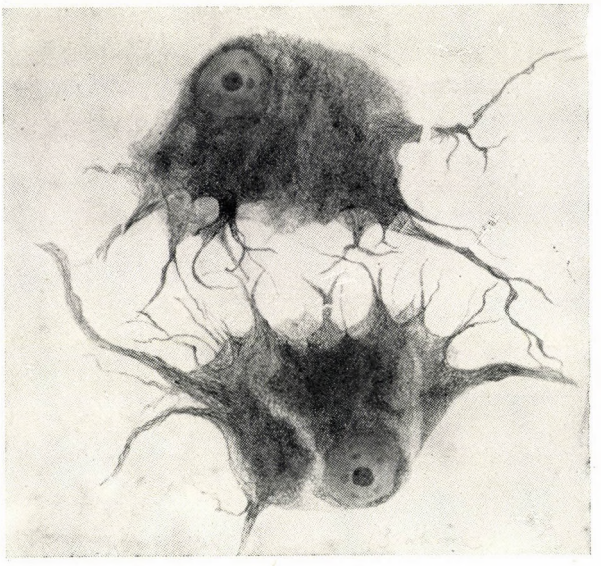


Fig. 13. *Homo :* Ganglion lumbale (Buerger's disease). Regenerating nerve cells. Bielschowsky's method. × 900

This means that the proliferation of the vascular wall, viz. the thickening of the intima, is responsible for the impulses affecting the ganglion through the white fibres originating from the connective branches, or perhaps through the vasomotor fibres. In this instance, however, one should be bound to suppose that in spite of the lack of a morphological basis, afferent elements must be present among the vasomotor fibres. In any case, changes occurring within the ganglion in consequence of both the discussed diseases may be duly considered as primary changes, and thus the cause of vasoconstriction and thickening of the wall must be sought in either a failure or an increase of the functioning of the efferent fibres of sympathetic origin. Both the hypofunction and the hyperfunction of these fibres are productive of trophical disturbances in the vessels, but the reverse process may also hold true. It is, however, also possible that the cause of the

disease should be sought for in the higher vegetative centres,namely in the medulla oblongata or the midbrain.

Gangrene

The third grave vascular disease is the gangrene of arteriosclerotic origin. It is very interesting, peculiar and inspiring that in this last of the three diesases

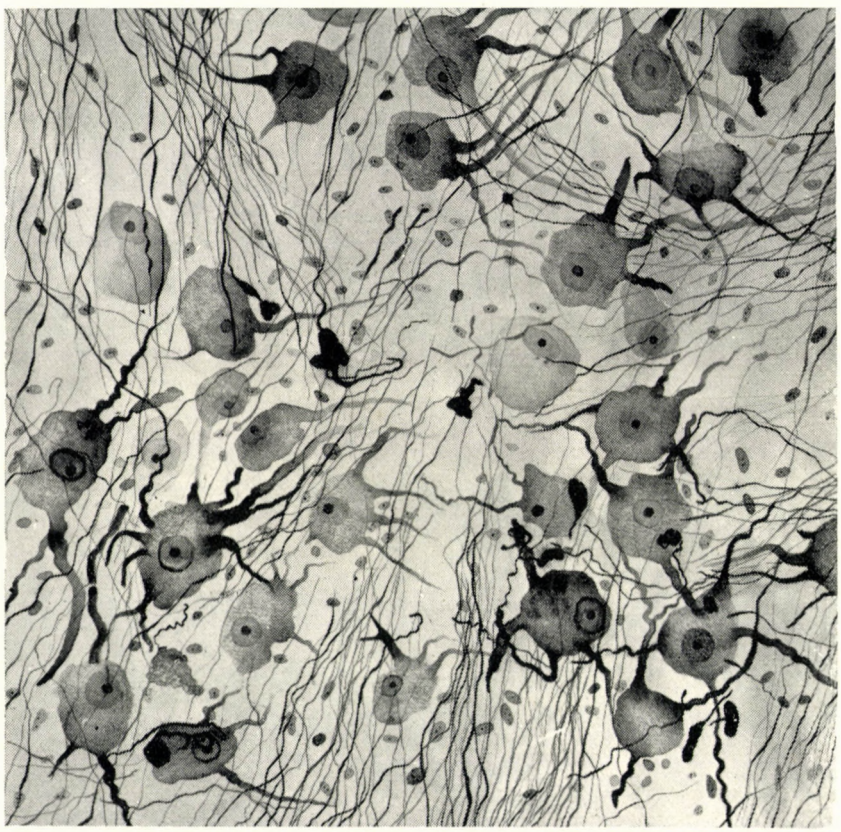


Fig. 14. *Homo :* Ganglion lumbale (gangrene). Terminal clubs. Bielschowsky's method. × 900

such grave and striking changes appear in the sympathetic ganglia, in the case examined by us in the first and second lumbar ganglia, which in the previous conditions were not to be found. One of these changes is the appearance all over the ganglion of an excessive number of very sharply impregnating terminal clubs of widely varying structure (Fig. 14). These terminal clubs are sometimes larger and sometimes smaller and may be localized intercellularly or epicellularly, according to their site, but they are always connected with a small, very thin



Fig. 15. *Homo :* Ganglion lumbale. Intercellular terminal clubs. Bielschowsky's method. × 800



Fig. 16. *Homo :* Ganglion lumbale (gangrene). Epicellular terminal clubs. Bielschowsky's method. × 800

fibre which, so far, could not be impregnated in its whole course, nor has it been possible to determine of what origin these very delicate thin fibres are (Fig. 15). Thus it could not be determined whether they originated from the sympathetic ganglia themselves or whether they belong to the preganglionic fibres (Fig. 16). When engaged in studying this diseased ganglion I was very glad because I thought that at last I had succeeded in finding the endings of the preganglionic fibres in the sympathetic ganglia, thus definitely and incontestably proving morphologically the existence of the synapses physiologically demonstrated by L a n g l e y. I have found a great variety of endings, taking a globular, ovoid or elongated



Fig. 17. *Homo :* Ganglion lumbale (gangrene). Intercellular terminal clubs. Bielschowsky's method. × 900

shape. There were even forms in which the neurofibrillar structure, viz. the structure of the neurofibrillar tuft in the terminal clubs could be distinctly observed (Fig. 17). In order to be able to solve this long-standing, for years much discussed and extremely difficult problem, important from both the neuro-anatomical and the physiological respect, I have diligently collected these synapses. I did, however, not succeed. I failed, simply because I could never, or only very rarely, find such terminal clubs in the paravertebral ganglia either of healthy persons or of patients suffering from the diseases mentioned above. My assumption regarding those terminal structures has been lately supported by some recent observations on similar formations which have hitherto been considered by the neurohistologists as pathological changes. Considering the number, shape, localization and structure of the terminal clubs, that statement seems to be correct,

although one might still suppose that, after all, they are only synaptic endings that impregnate thus sharply owing to pathological changes. The latter supposition seems to be supported by those quite recent investigations according to which in fresh experimental nerve degenerations the H e l d — A u e r b a c h's end knobs can unusually clearly be demonstrated. There can hardly be any doubt

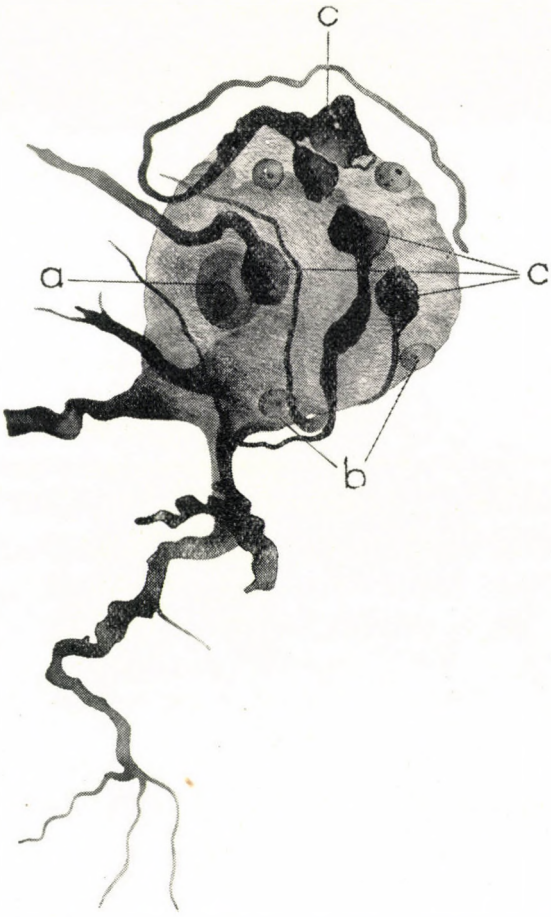


Fig. 18. *Homo:* Ganglion lumbale (gangrene). Knob formations like those of Held—Auerbach's. *a)* nucleus; *b)* capsular cell-nuclei; club formation. Bielschowsky's method. × 1200

that these club formations, as regards shape, localization and structure, are almost fully similar to the above mentioned terminal knobs (Fig. 18). Thus to solve the problem of the sympathetic interneural synapses on the basis of the structure of these ganglia does not seem likely at present and in my opinion for the time being the phenomenon can be clarified only on a pathological basis. Therefore,

these characteristic formations appearing in excessive numbers, which definitely seem to be nerve endings, would be nothing but structures developing in the ganglion in consequence of pathological changes. However, what they actually are, preganglionic endings, remnants of degenerated dendrites, cells in dissolution, quite young cell formations, or deformed neurite particles, cannot be determined.

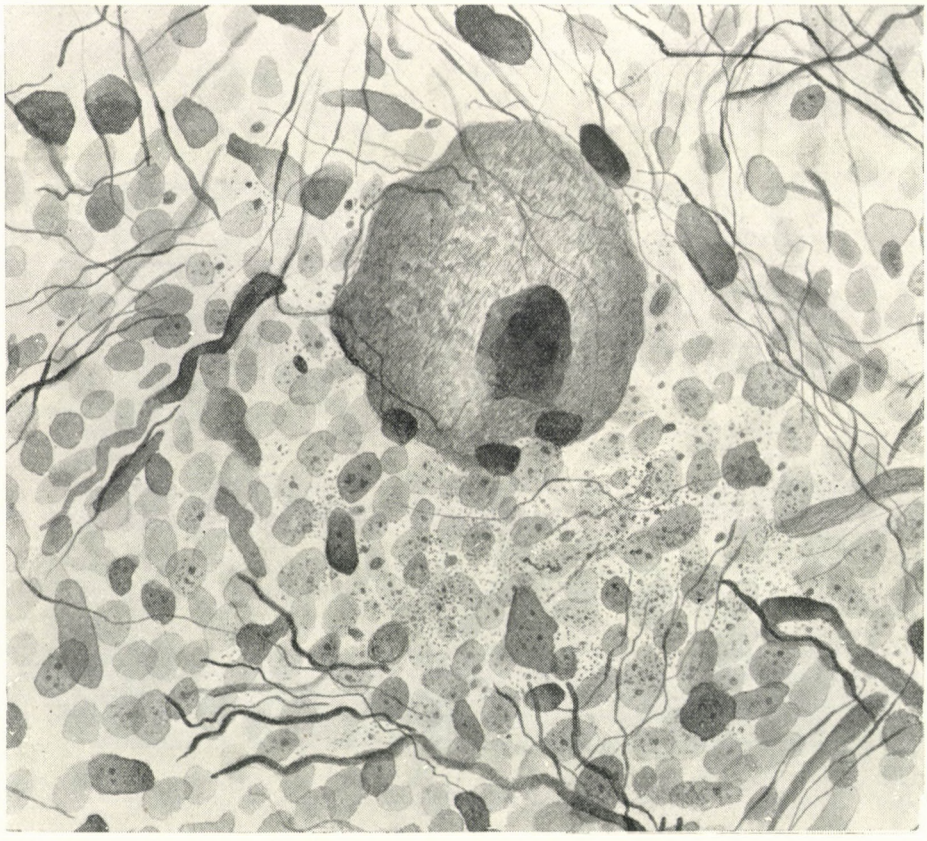


Fig. 19. *Homo:* Ganglion lumbale (gangrene). Necrotic nerve cells and increased number of capsular cell nuclei. Bielschowsky's method. × 900

The only thing which may undoubtedly be stated is that they are nervous elements because they impregnate very quickly and extremely sharply.

Beside the terminal knobs there are places in the ganglion which look as if there the nerve cells would have been destroyed without leaving behind a trace. Disintegrating cells are also present (Fig. 19). It is further characteristic that the blood supply is relatively abundant and that the lumen of the capillaries is extremely dilated. Another striking feature, similar to the one observed in the ganglion in Buerger's disease, is presented by cells with many thin, short dendrites, suggesting that the dendrites were destroyed and have regenerated. Disintegrated

dendrites also occur and in general there is a large number of capsule-plasmodium nuclei present, without, however, any visible plasmodium. All these phenomena point to a process destructing the ganglion, but there are also signs of regeneration. This last statement will seem somewhat novel, with regard to the classical opinion that processes of nerve cells cannot regenerate. My studies have, however, convinced me of the doubtless existence of regeneration which could be certainly established from the numerous and etremely delicate new processes (Fig. 20). The occurrence of such a regeneration in sympathetic ganglia is taken for granted also in the recent literature.

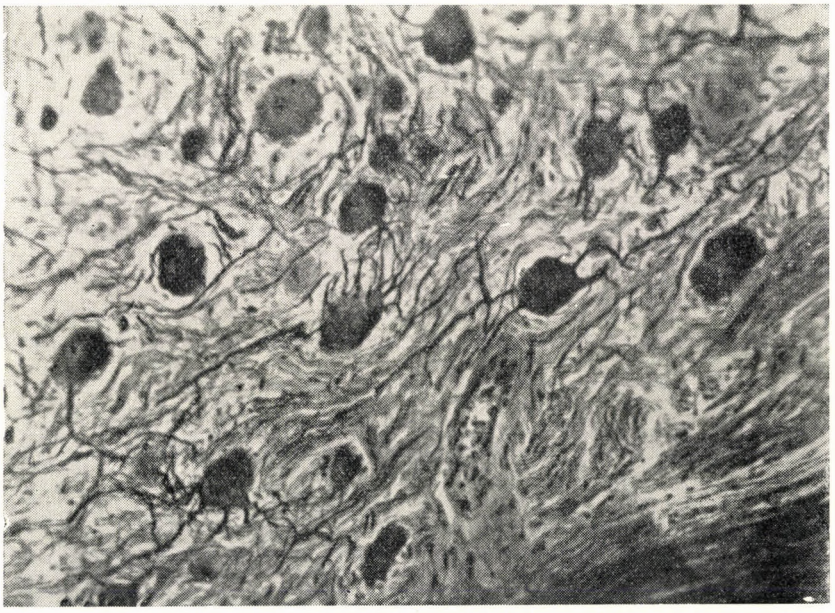


Fig. 20. *Homo :* Ganglion lumbale (gangrene). Dendrite regeneration. Bielschowsky's method. × 200

I suppose that it is quite clear from the above that the peripheral nervous system exerts a decisive effect on the blood pressure and on its changes. This is proved by the rich sympathetic innervation dominating the wall of the vessele and also by the inhibitor apparatuses which, as terminal structures of the afferens fibres of the cerebrospinal system, act as pressoreceptors. Central impulses art carried to the vascular wall by the peripheral nervous system, which contracts or dilates the vessels according to need, and consequently the lumen becomes narrower or wider, producing an increase or decrease in the blood pressure.

If a considerable increase occurs in the pressure then the pressoreceptors begin to act through the vasomotor centres. As these centres are located partly in the spinal cord and the medulla oblongata, and partly in the midbrain and the

diencephalon, it is obvious that their function may be, and is being, manifested in very different areas and in the most variable forms and relations.

Similar is the course of those psychic impulses coming from the cortex which affect the blood pressure and which, similarly to the lower central effects, produce the changes through the peripheral plexuses and endings.

Summing up, it may be stated that in absence of organic diseases the level of blood pressure depends primarily on the condition of the peripheral nervous system within the area of the vessels. If this is anatomically undamaged and normally functioning then the blood pressure is normal. If, however, a shift in one or the other direction occurs then the blood pressure will be above or below the normal level.

Summary

1. The nervous system, by means of its cerebral and spinal centres, peripheral ganglia, efferent and afferent fibres, and its transmitting and receptor apparatuses unites all the tissues, organs and structures of the higher animal organism, harmonizes the various functions, and governs, regulates, defends and secures the life resulting from a constant struggle of contrasts.

2. The nervous system, as regards its origin, anatomy, physiology, and pathology, is a unity. Its division into parts has only a didactical and theoretical significance. There is no such thing as separate and independent central, peripheral or sympathetic nervous systems. The three terms are of a merely local significance, having been introduced only in order to emphasize and unify the specific problems.

3. The peripheral nervous system innervates the peripheral organs, adjusting, regulating and governing their function and as such adjusts, through the sympathetic ganglia and plexuses, the function of the wall of the vessels, contracts or dilates the vascular lumen and, if no organic disease is present, changes the blood pressure according to need and according to certain inner and outer effects, making the tension to increase or decrease, always securing the normal level.

4. The vegetative nervous system provides for the most part the wall of the vessels with nerve fibres, although it contains also myelin sheathed fibres of cerebral and spinal origin which are limited partly to specific sensory fields, partly they are constant components of the exterior layers of the wall.

5. The motor fibres of the vessel wall are exclusively of vegetative origin. They are thin, smoothedged, wavy, without varices, forming, according to their physiological tasks in the different histological layers of the wall, numerous plexuses of denser or looser structure. These plexuses arrive to the perivascular plexus mostly from the aortic plexus, while the rest comes segmentally in the pathway of the cerebral or spinal nerves.

6. Nerves from the perivascular plexus enter into the adventitia, to form there a rich plexus. In this latter plexus a smaller or greater number of myelinated

cerebrospinal fibres may also occur. Fibres running inward from the adventitial plexus form in the same layer a second plexus which gives off fibres reaching to the boundary of the adventitia and the media, forming there a third plexus, which except in some sensitive sections of a vessel, contains only vegetative fibres. From this third plexus delicate demyelinated fibres enter into the media, forming there a thin plexus, especially around the blood vessels of the vessel.

7. Plexuses situated in the media consist exclusively of vegetative fibres, which, after repeated successive divisions, ramify into quite delicate, hardly visible, terminal branches joining with the muscle cells, to end there hypolemmaly in the form of terminal knobs visible only under high power.

8. The vegetative fibres of the vascular wall are morphologically uniform. No parasympathetic or sympathetic elements can be differentiated among them, nor is there any morphological basis on which it would be possible to differentiate vasoconstrictors or vasodilatators. The morphological identity, however, is not inconsistant with eventual physiological differences. There is even no obstacle to attributing an efferent function to some and an afferent one to others of these fibres of a similar appearance.

9. The pressoreceptors have a significant role in regulating the blood pressure. They are specific pressure-sensory fibres of central origin, acting as inhibitors in certain arterial sections. According to our studies, there are three inhibitory zones. One is located in the wall of the carotid sinus, the second in the aortic arch and the third one in the renal artery.

10. In the wall of the carotid sinus the fibres of the sinus nerve ramify in the adventitial layer. The ramification is extremely abundant, the terminal branches are wavy, varicose and are ending in peculiar pearlike or ivy-leaf shaped, sometimes fringed or jagged large neurofibrillar terminal lamellae. — The terminal fibres being extremely numerous and the lamellae being arranged into several rows, because of the large number of fibres and the thinness of the vascular wall, this part of the adventitia is sufficiently sensitive to react to the least pressure exerted on the wall. Consequently, H e r i n g's sinus reflexes appear simultaneously.

11. The second inhibitory area is situated anteriorly and posteriorly on the aortic arch, close to the base of the common brachiocephalic trunk. In this area neurofibrillar terminal lamellae, similar to those of the carotid sinus are aligned. These organs, which are also receptory apparatuses sensitive to the changes of blood pressure, vary in situation and shape in the different species of mammals. If a rise occurs in the pressure, the receptor fields dilate the lumen of the vessel and decrease the blood pressure.

12. In the wall of the renal artery is located the third inhibitory area, which somewhat differs in morphology from the other two. Experimental proofs of its existence are still lacking, but from the similar dendritic ramifications, as well as from the number and the structure of the terminal corpuscles present, it

may be rightly concluded that the section of the vascular wall directly connected with the aorta functions in the same way as the above mentioned inhibitor areas, i. e. it reflectorily decreases the blood pressure in the kidney by varying the size of the lumen.

13. Neurohistological examinations made on removed paravertebral sympathetic ganglia of patients suffering from different vascular diseases revealed that associated with these diseases there appear profound histological changes consisting in the first place of degeneration involving both cells and fibres, further of accumulation of satellite cell nuclei, while regenerations too occur. The changes are different in R a y n a u d's disease and in B u e r g e r's disease and entirely heterogeneous in arteriosclerotic gangrene.

14. The stellate ganglion removed in R a y n a u d 's disease displays a loose structure, clearly showing the degeneration of cells and fibres. The nuclei of the capsular cells are incaresed in number, and symptoms of regeneration also occur in some places. Removal of the ganglion is temporarily beneficial for the patient. Still, with regard to the various and numerous nervous connections involved, general and neurophysiological considerations counterindicate the operation.

15. Neurohistological examinations made on removed lumbar ganglia of patients operated on for B u e r g e r's disease show grave deficiency symptoms. Cell-free areas are numerous, degeneration of the processes is frequent, but their regeneration is well observable. In the ganglion, scattered among the cells or in the cells themselves, peculiar nerve endings similar to terminal clubs are present. These structures, however, do not occur in the stellate ganglion of patients with R a y n a u d's disease, nor in normal lumbar ganglia.

16. The histological structure of lumbar ganglia removed because of arteriosclerotic gangrene is quite peculiar. Degeneration and regeneration are quite distinctly visible. The most striking finding is an excessive number of very intensely impregnating terminal clubs in the ganglia. Their shape may be globular, elliptical, or oblong, and, as regards their structure, they are very similar to H e l d — A u e r b a c h's terminal knobs. In some, even the neurofibrillar coil is conspicuously visible. Considering their localization, shape, and the delicate nerve fibres connected with them, they could be regarded as synapses. As, however, they occur in a greater number only in gangrenous ganglia, they must be considered pathological formations.

17. The histological changes observed in paravertebral ganglia removed in vascular diseases may be interpreted in several ways. It is possible that histological changes occurring in the ganglia are responsible for the injury to the vascular wall, namely for spasms and the histological shifts. It is also possible that the changes found in the ganglion are due to morphological and physiological changes occurring in higher centres, or, and this possibility seems to be the most

probable, the histological changes in the ganglia are consequential to the disease of the vascular wall.

18. The level of blood pressure depends primarily on the morphological and physiological condition of the peripheral nervous system supplying the vessels. If this is anatomically uninjured and normally functioning, then the blood pressure is normal. If, however, the nervous system undergoes a shift in one or the other direction, then the blood pressure becomes raised or decreased.

REFERENCES

1. *Ábrahám, A.:* A vérerek beidegzése. Annales Biologicae Universitatis Szegediensis. Tom. I. p. 137—235, Szeged, 1950.

2. *Ábrahám, A.:* The comparative histology of the stellate ganglion. Acta Biologica Academiae Scientinarium Hungaricae, Tom. 2. Fasc. 4. p. 311—354, Budapest, 1951.

3. *Kondratjew:* Die Technik der makroskop. Unters. des Nervensyst. 1922. (Russian).

4. *Lawrentjew, B. J.:* Experimentell-morphologische Studien über den feineren Bau des autonomen Nervensystems. I. Die Beteiligung des Vagus an der Herzinnervation. Zeitschr. für mikr. anat. Forschung. Bd. 16. p. 383—411. Leipzig, 1929.

5. *Lawrentjew, B. J.:* Experimentell-morphologische Studien über den feineren Bau des autonomen Nervensystems. II. Über den Aufbau der Ganglien der Speiseröhre nebst einigen Bemerkungen über das Vorkommen und die Verteilung zweier Arten von Nervenzellen in dem autonomen Nervensystem. Zeitschrift für mikr. anat. Forschung. Bd. 18. p. 233—262. Leipzig, 1929.

6. *Ljetnik, S.:* Die Verteilung der Nervengeflechte in der Adventitia der Gefässe. (Zur Frage der periarteriellen Sympathectomie). Anat. Anzeiger, Bd. 59. p. 467—470. Jena. 1924—1925.

7. *Schabadasch, A.:* Theoretische und experimentelle Studien zur Methylenblaufärbung des Nervengewebes. Staatsverlag Gorkij. 1935.

8. *Stőhr, Ph. jr.:* Innervation der Blutgefässe. Neuheimer Fortbildungs-Lehrgänge. Bd. 15. p. 1—4. 1950.

9. *Stőhr, Ph. jr.:* Anatomische Grundlagen der Lehre vom vegetativen Nervensystem. Regensburger Jahrbuch für ärztliche Fortbildung. Bd. 2. p. 1—10. München. 1951.

DISCUSSION

I. SZENTÁGOTHAI, corresponding member of the Hungarian Academy of Sciences

Prof. Á b r a h á m's neurological investigations truly deserve their world-wide fame. Preparations made by his own excellent impregnation method show the rich variety of the nervous structure of receptors with an incomparable clarity and sharpness. There is but little to add morphologically to his lecture. You will, however, understand if I, as an experimental-morphological investigator of the nervous system, look at some details of this enormous problem from a somewhat different aspect. This aspect is by no means opposed to the views of Prof. Á b r a h á m, it means rather to further his results in some respects.

Firstly, I would point out that by means of the degeneration method it becomes possible to differentiate between morphologically apparently identical nervous elements. It is a phenomenon common to the peripheral nervous system that fibres of different function, supplying one and the same tissue, should reach

this by the way of other nerves, or at least their ganglionic cells should be located in different ganglia. By dividing a nerve at an appropriate site, by ganglion extirpation or artificial focal lesions of the central nervous system, etc., fibres of various origin and function to be found in the same tissue can easily be differentiated by morphological means, on the basis that certain fibres degenerate, while others, not having been separated from their trophic cells, remain unimpaired.

This kind of analysis of the peripheral innervation, first developed by Lavrantiev's school in order to examine the gastrointestinal tract, was used by me and my collaborators in our investigations into the functioning of the circulatory, endocrine and genital systems. In connection with the innervation of the aortic arch I should like to call your attention to the experimental-morphological analyses of my collaborator, Baka y jr., which perfectly complete Prof. Ábrahám's data. Thus the morphologist is no longer at a loss when he is concerned with the differentiation between the various functional elements of a complicated peripheral nerve plexus. On the contrary, in this respect nowadays even the physiologist is dependent on the morphologist's guidance.

The precise experimental-morphological analysis of the mechanism of vascular innervation is gaining an increased significance in medicine. It was found that the interruption or removal of the efferent stalk of a reflex mechanism, such as periarterial sympathectomy or extirpation of the sympathetic ganglia, does not lead to satisfactory results in many of the vascular diseases of nervous origin. In such vascular lesions the source of the pathological nervous impulse consists of impulses constantly arriving at the centres from receptors situated in diseased vascular areas, keeping the whole vegetative system in an excitatory state. In such cases, extirpation of the efferent vegetative nervous elements of certain vascular regions serves no purpose whatever, as after the intervention the pathological excitatory state of the whole system will appear in other regions either in the same or in some other form of the disease. The successful intervention in such cases consists in removal of the very portion of the vessel from where the pathological impulses originate. The intervention may have the paradoxical effect that removal of a portion of one of the important arteries of a badly supplied extremity suddenly improves the circulation of the entire limb. Such operations may, however, be performed if the innervation of the different vascular regions is known not only in general and in principle but also in every detail so that the various functional elements can be separated. The investigator of neurohistology must, therefore, never be satisfied with a description of the nerve endings found in the vessels and with theoretically bringing them into relation with the general physiological and pathological facts of vascular innervation. He must clarify by means of the experimental degeneration method the actual innervation mechanism of every vascular region, establishing which structures are the receptors of the vessels, through which nerve they reach the vessel, where are their nerve cells, which is the primary

sensory nucleus of the receptor, what reflex arches are formed in the centre, etc. The same problems are the ones to be solved with regard to the efferent, sympathetic and parasympathetic innervation of the vessel in question. Of course, this degree of an analysis is only an ideal aim which at present can only be approximated.

The changes of ganglia associated with different vascular diseases are in fact partly degenerative and partly regenerative. All these belong to the so-called »excitatory« phenomena of the vegetativ cell. The greatest care is, however, indicated when attributing a specific and primary significance to them in the vascular lesions.

A. ZIMMERMANN, Academician

We thoroughly appreciate Academician A. Ábrahám's excellent neurohistological studies, duly recognized both abroad and at home, the results of which I have always acknowledged at our academical meetings. In his present lecture, excellent as it was, I find something to object to, namely, that it was not properly emphasized that the nervous system, according to Pavlov, Bikov and their school, is uniform.

As recently I have been studying the comparative histology of the aorta, especially its elastic fibres, I should like to call the kind attention of the lecturer to the innervation of the bulbus, the origin of the aorta. The bulbus aortae, as to its development and structure, should be considered to belong to the left ventricle, although it is here that the peripheral circulatory system commences. While the aortic bulb takes its origin from the right stalk of the ventral loop of the cardiac tube, the aortic arch arises from the left sixth branchial artery. Its structure also differs from that of the aortic arch as in the bulb the ramifying muscular fibres of the myocardium are continued and the three layers, intima, media and adventitia, become separated from the annulus fibrosus only at a certain distance. May I call the lecturer's attention to Bakay jr.'s work, »Über die Nerven der Aorta descendens« published in 1942 in the third volume of »Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte«, in which the branches of the vagus nerve coming from the nodose ganglion and those of the sympathetic given off from the stellate ganglion are described.

L. JENDRASSIK

In the lecturer's activity I highly esteem his consistency of having thoroughly studied for long years a limited field of histology. Similarly appreciable are his efforts to evalute the physiological significance of his morphological results.

Some of his results, in fact, precede their physiological applicability. The vegetative innervation of the vessels, according to the present physiological stand-

point, is of a humoral nature. Substances such as adrenaline, noradrenaline, acetylcholine, may equally be imagined to be released from nerve endings of any form or from the reticulum. The lecturer's arguments as to the non-existence of this reticulum are to be considered authoritative. The knowledge of the form of the nerve endings will not gain significance until a later, more advanced stage of physiology. (I, for my part, deem it inexpedient even today to refer to the whole vegetative nervous system as »sympathetic« for the term creates confusion in the differentiation of the parts.)

It is, however, important to know what fibres form the plexus of the vascular wall, from where they come and what is their relationship to each other. It makes a considerable difference if the fibres run parallel and close to each other without any connection, as in the adventitia of the coronary arteries, or if they run in different layers one above the other, crossing one another only apparently, or if they are really anastomized with each other, or even if there are nerve cells present in the net. It is incomprehensible that the histologists have not established and introduced a precise and compulsory nomenclature for the different kinds of plexus formation. In order to understand the functions, the quality of connections ought first to be clarified. It is hardly imaginable from the physiological point of view that constrictors with dilatators, or cerebrospinal fibres with vegetative ones, should form common plexuses, as in that case the isolation of their function would be impossible. On the other hand, no independence of the fibres is evident from the preparations displayed.

One conclusion, however, may already be drawn from the preparations shown, namely, a counterargument to the antidrome-afferent character of the vasodilator innervation, as in the media of the vessels no thick capsular cerebrospinal fibres are visible. I think, further, in angreement with S z e n t á g o t h a i, that the plexus formations should be analyzed by means of the degeneration method. Thus division of the corresponding posterior roots effectuated below the spinal ganglion, producing the destruction of a certain group of the vasodilators, may reveal the role they play in the plexuses of the vascular walls.

The chemical functioning of pressoreceptor plexuses surrounding the single cells in the shapes of baskets may also be imagined. The localization of these small plexuses would permit them optimally to collect substances released by the cell. It is not impossible that the deformation of these cells due to the rise of blood pressure would result in a release of potassium and that this excess of potassium, with its known excitatory and pain-inducing properties, should excite the fibres. I suppose that some similar process could be made responsible for the sensation of pain.

The remarkable vericosity of some portions of the terminal nerve branches, in as much as they are not by-products, may be explained on the basis of W e i s s's phenomenon, that the axonic substance released from the nerve cell

becomes stuck in some places and like a casting fills up the wider space available there.

Considering the lengthy technique of fixation, it would be desirable to control the smaller structural details also by other means, in order to exclude by-products. To this aim perhaps the phase contrast microscope would offer a possibility, with the examination of fresh frozen sections. Owing to their various refractive properties, the finer nerve branches could also be observed. Physiologically it would be important if it were possible to differentiate morphologically between the various functional endings. To reach this, however, a considerable improvement of the methods would be required. For solving these problems, if someone, primarily Prof. Ábrahám is qualified. So we beg and wish him to continue his investigations in the future with further significant success.

G. MÖDLINGER

Academician Ábrahám's valuable lecture about the relations of the blood pressure and the peripheral nervous system has made us acquainted with the present state of the problem on the basis of his work of several decades.

If we really want to know the specificity of nervous structures, the significance of which had been so much emphasized by Pavlov, the experimental approach ought to be urged in studying the nervous connections, this being the only way by which the mechanism of reflexes as well as all links of this chain can best be revealed and classified. It is equally important that we know the nerve endings of which we have just heard in the lecture.

The results achieved in the physiology of blood circulation, and to a great extent Pavlov's ingenious examinations, prompted the morphologists to commence to study the heart and the arteries. This work had been long ago launched by Arnstein, Dogyel and their pupils. Soviet morphology attained considerable results in clearing the innervation of blood vessels. Of their results the most conspicuous are the examinations referring to angioreception. Results of similar investigations have now been revealed by Academician Ábrahám.

The problem of vascular innervation is still more than timely and the interest shown has been considerably increased by the studies on interception made by Bikov and his school. Questions related to the nervous regulation of blood circulation cannot be solved and decided without knowing the precise morphology of the regulatory pathways and the peripheral nerve apparatuses in the vascular walls and without an exact morphological knowledge of their relations to the centres.

I should like to call the attention to another fact, i. e. that the level of blood pressure does not depend solely upon the condition of the peripheral nervous system situated in the area of the vessel, as the influence of the endocrine

organs closely connected with the nervous system has also to be taken into acount. The disturbed function of several endocrine organs is capable of raising or reducing the blood pressure. At the same time, their normal activity exerts an important regulatory effect on blood pressure.

J. MEGYERI

I beg to be allowed to supplement by a few remarks the comment of Academician Z i m m e r m a n n who objected to Academician Á b r a h á m's not having stressed and accentuated the unity of the nervous system in the introductory part of his lecture. The fact is, that not only did he emphasize by his words the unity of the nervous system but, at the same time, he elucidated its functional and structural oneness and its primary importance by the very choice of his theme, by his approach to the problem, and by his elaboration of the details concerning the relations between the peripheral nervous system and the higher nerve centres, the vessels and the nervous system, and their anatomical and physiological conncetions, respectively. Much more plainly than mere words did his investigational results make us perceive the unity of the nervous system and cause us to feel convinced that he is a true nervist by deeds, and not phrases. With us, scientifical interest has been centered on the problem of nervism only in recent years, and it must be pointed out that in many a case it is still an often declared principle and not a working basis. Being one of Academician Á b r a h á m's older pupils I feel bound to emphasize that his university lectures, his methods of investigation, which he employs in educating his students, and his own past and present work are evidence and proof of his having been a pioneer and advocate of nervism for many years. His scientifical results as much as the lecture delivered to-day bear tettimony to the fact that Academician Á b r a h á m is not limiting himself to utterances but unfolds his activity in the spirit of Pavlovian traditions.

K. BUGÁR—MÉSZÁROS

As a clinician studying vascular disease I have followed Academician Á b r a h á m's significant lecture with great interest and pleasure. The tireless and steadfast research work accomplished through many long years with a paramount precision and thoroughness has yielded results of great importance.

In connection with R a y n a u d's disease he mentioned the extirpation of the stellate ganglion and as its result the cessation of pain. I must add that the operation, like infiltration with novocaine of the stellate ganglion, has not only a palliative but also a vasodilatory effect, manifesting itself in relief of the spasm and warming of the fingers. Characteristic of the attacks in the condition

is the spasmodic contraction of the digital artery capillaries, accompanied by pain. I no longer employ the extirpation of the stellate ganglion partly because its effect is not sufficiently lasting and partly because the ganglion plays an important role in the innervation of cerebral vessels and of the coronary arteries and its extirpation may lead to very grave consequences. Two of my patients died a few days after operation in consequence of grave circulatory insufficiency. One had developed a cerebral embolism and the aphasia ensuing could not be relieved by means of serial novocaine infiltrations of the stellate ganglion. It had been tried to improve his condition by an operation, but not even a transitory improvement could be seen during the 12 days the patient survived. The reason was found in an emollition of the size of half a palm in the brain. Operation on the second patient was performed in order to eliminate the circulatory disturbance and consequential weakness of the upper extremity induced by an embolism of the axillar artery. Extirpation of the stellate ganglion has also the disadvantage that it produces a Horner's triad which, especially in case of an unilateral operation, results in a disagreeable cosmetical defect. The bilateral operation leads to a similarly unfavourable change of the face, owing to the narrowing of the palpebral fissure. At present, in case of R a y n a u d's disease, I prefer preganglionic sympathectomy of the 2nd and 3rd thoracic ganglia to the extirpation of the stellate ganglion. The operation consists in dividing the preganglionic fibres of these ganglia and interrupting the boundary-bundle between the 3rd and 4th thoracic ganglia. The upper stump of the boundary-bundle is usually sutured to the scalenus muscle in order to avoid a joining of the stumps. This intervention results in improvement of the blood circulation of the limb more lasting than the stellectomy.

In case of circulatory disturbances of the lower extremities caused by arteriosclerosis and arteritis, extirpation of the lumbar paravertebral ganglia is performed in order to eliminate the spasms associated with organic arterial constriction. The periarterial sympathectomy of the femoral artery, mentioned by the lecturer, is no longer performed seeing that only a few of the sympathetic fibres supplying the vessels being severed the operation does not yield a satisfactory and lasting result. Considering that in the 1st Medical Department of the Stephen's Hospital, which deals especially with arterial disease, there are always a great number of patients in whose case lumbar sympathectomy is indicated, I should beg Academician Á b r a h á m to allow me to send him the removed ganglia for histological examination. Operations are mostly performed by T. V e r e b é l y, surgeon-in-chief of the Szövetség Street Hospital. Pain associated with intermittent limp following arterial constriction in the lower extremities has been explained by L e w i s on the basis that products of muscular metabolism accumulated, which he termed P-factor. Owing to the insufficient blood supply, these exert an excitatory action on the pain sensory terminal apparatuses.

Arteriectomy mentioned in Academician S z e n t á g o t h a i's comment, consisting of extirpation of the obliterated arterial portion, exerts in many cases a really beneficial effect on the circulation of the limb. This may be ascribed to the fact that it eliminates the vasovasal reflexes starting from the receptors of the injured vessel wall and inducing spasms in other arteries, primarily in the collateral ones.

Concerning the regulation of blood pressure and its disease, the essential hypertension, great importance must be attached to Academician Á b r a h á m's discovery that inhibitor fibres of the depressor type can be demonstrated in the renal artery. I am certain that his further studies will result in other significant discoveries which will considerably contribute not only to his own branch of science but to the development of medical science, in general.

AGNES FEKETE

Academician Á b r a h á m has mentioned in his lecture that he succeeded in demonstrating pressure sensory receptors in the renal artery at the site where it leaves the aorta. Investigations into the nervous regulation of renal function performed in the Physiological Institute of the University Medical School have proved that at a critical pressure of 60 to 70 mm mercury the innervated kidney in the organism is practically excluded from the circulation and its function ceases. A transplanted and consequently totally denervated kidney continues to function at that pressure.

Investigations were made to discover which and where are the receptors eliciting reflexes consequential to pressure changes. After opening the thorax, we constricted the aorta above the diaphragm by means of a clamp which permitted to regulate the pressure of the blood going to the kidney and the lower part of the body. It was found that in isolated hypotony of the lower body renal function ceased, which means that the reflex discussed could be elicited. From this we had to conlcude that besides the pressoreceptors of the aorta and the carotid sinus already known there must be receptors sensitive to pressure also below the diaphragm.

Academician Á b r a h á m's investigations have lent support to our experimental results.

F. BÖLÖNYI

In connection with the statement that in the media of the vessels only one kind of nerve can be demonstrated, I should like to mention my own examinations referring to the macroscopical innervation of the thyroid gland in the course of which I have found along the superior and inferior thyroid arteries fibres originating from the vagus, the sympathetic, and the cervical plexus. I should like to know if in order to ascertain the kinds of nerves present in the vessels

investigations with methods, other than impregnation, such as staining the myelin sheaths, had been carried out.

As regards the pressoreceptory mechanisms found in certain areas, I want to mention R a i n e r's investigations, who demonstrated that the P a c i n i-an corpuscles, with their special fluid-system and the glomus-like structure of their vessels, may be considered as pressosensory mechanisms. His view is supported by the fact that in certain animals many such corpuscles occur at the junction of the portal vein, in the penis, at the site of arterio-venous anastomoses, all these being areas important from the point of view of blood pressure changes.

As to the question of synapses in the sympathetic nervous system, I would cite J a b o n e r o's studies published in 1951. Examining the sympathetic innervation of the intestinal tract he established that the nerve fibres terminate synaptically in D o g y e l's type I cells, which would have an associative function. These cells have similar synaptical endings in D o g y e l's type II cells, which are motor ones. The processes of the latter cells form a protoplasmatic plexus which, column-shaped, penetrates in between the smooth muscle cells, innervating them without having any morphological connection with the myofibrillum.

As to the changes of the sympathetic ganglia in R a y n a u d's disease, details may be found in H a g e n's paper published in 1949. Hagen examined the ganglia also in other diseases, such as hypertension, endarteritis obliterans, etc., and could register changes such as hyperplasia, hypertrophy, vacuolisation, granular disintegration of the neuroplasm, etc. It may be supposed that these changes are due to a constriction of the ganglionic vessels, arising in consequence of the trophical disturbance of the ganglia. The assumption seems to be supported by our observation, that the vessels of the sympathetic ganglia form independent circulatory areas within the ganglion, so that they should really be regarded as functional terminal arteries.

I. KROMPECHER

I highly appreciate Academician Á b r a h á m's beautiful preparations. In my opinion, those concerning the innervation of the capillaries are of great importance. May I ask whether in the intima formations, i. e. in the penis, tuba, tongue, lungs, etc., and in those of the arteriovenous anastomoses there are nervous elements present?

I wish to point out that the various nervous functions occurring in the cortex are carried out by cells, i. e. nerve elements of different shapes lying in different layers, as is well known from B r o d m a n n's fifty different areas of the human cortex.

As to the nerve endings in the wall of the aorta, may I ask how they are microtopographically related to the other elements of the aortic wall, especially to the cellular ones ?

Concerning the evaluation of the pathological findings in the ganglia relating to the synapses, I would suggest that experimental examinations be employed whereby the value of the lecturer's significant results would be enhanced.

ÁBRAHÁM's answer to the comments

I owe thanks to Prof. Szentágothai for his comments. There can be no doubt that to overcome the difficulties arisen in connection with the innervation of the vessels, as well as with the structure of the sympathetic ganglia, and in order to solve the various pertaining problems by means of the methods available, degeneration of fibres following elimination of centres should be taken into due consideration. The degeneration should be followed over the whole length of the nerve to its ending or to the site of its junction. As to the innervation of the aorta, during my investigations I have always taken into account the entire aorta and its precise innervation has been registered in my preparations, nevertheless I have not dealt with the whole problem, nor do I intend to at present, as in my investigations I have been concerned merely with the structure of the depressor nerve and with the forms of its endings, and as far as I know the world literature on the problem, I am the only one who has examined them in adult animals.

Bakay's paper is not known to me but I shall consult it and should I find his results appropriate I shall employ them in my further investigations. For interrupting the connections of vascular innervation by surgical means, I give preference to periarterial neurectomy, if it is properly performed. When, however, the portion in question of the vessel is diseased, then, in my opinion, it is reasonable to remove it, provided that lasting regeneration of the involved layers of the vessel leading to their steadfast connection can be assumed.

The aim pointed out by Szentágothai is nice and practicable. I fully admit that it is an ideal task the realization of which requires an enormous practice, an excellent technique, a broad experience, and very much time.

For Prof. Zimmermann's appreciation, repeatedly expressed at sessions, I am very thankful and I emphasize that I shall assiduously continue the work begun in order to be able to give an at least acceptable explanation of the extremely various and continually occurring problems arising in connection with the sympathetic nervous system. As to the unity and uniform function of the nervous system, I have properly accentuated it, both in the present lecture and every time in the past. Proof of this are my lectures delivered at the Meetings of the Academy, my University teaching and particularly my conviction, held for 27 years, that the whole nervous system as to its structure and function

is realy a neuron chain, anatomically, genetically, morphologically, and pathologically uniform but polarized in its function.

The aortic bulb has not been dealt with in the lecture. Its innervation does not pertain to the problems discussed. Accepting the bulb to form a part of the heart, one ought to deal with it when treating of that organ, and when the innervation of the heart will be dealt with, then will the conditions of the bulb be discussed. At any rate, the innervation of the bulb is of a great interest and I shall endeavour to look into it.

To Prof. Jendrassik's comments I may reply as follows. I am glad he noticed that my research work, started about 27 years ago with the investigation of exteroreceptors, has been continued without interruption aiming at the central organs at a rate allowing to perfect the means and methods to such an extent that with them the central problems and the effect of the central function on the periphery will be precisely and completely explainable. Being always guided by integrated aspects, in order to elucidate my problems, I have naturally included the experimental physiology and I have taken due consideration of the pathology as well, as only in this way can both structure and function be understood, just as in this form can anatomy, physiology and pathology lead to a precise recognition of the facts and processes, and to a careful, rational and successful use of our knowledge in order to protect human health.

As to the conveyance of central effects, I fully agree with Prof. Jendrassik that it is not absolutely necessary to know whether or not the fibres of the vegetative nervous system are ending in the muscle cells of the media of the vessel, ramifying there or disappearing in the cytoplasm. I, have always aimed however, at precision and exact truth in my investigations. Consequently, as he himself stated, I have in fact preceded the present state of physiology in this respect, but I believe, and this too appeared from his comment, that physiology will soon follow me, particularly if I am taking into consideration the recent biochemical investigations bearing on the function of the smooth muscle cell and the striated muscle fibre.

As regards the terms, sympathetic nervous system and vegetative nervous system, I do not see any peculiarity in the nomenclature. I think one is justified in calling the system sympathetic, vegetative or autonomous, or it may equally be called the adrenin system and its fibres adrenalin erg fibres, if that physiological statement still holds true.

As regards the plexuses, they are in fact plexuses in the strict sense of the word. I mean that no anastomosis occurs among the fibres. Among the single bundles there are anastomoses. This statement, however, does not refer to the fibres of which it must be known, as it could well be seen in one of the slides, that the fibres of one nerve bundle go over into another nerve bundle and vice versa. Fibres lying within the plexuses may of course perfectly be differentiated,

considering that the fibres of cerebral or spinal origin, reaching the wall of the vessel in the pathway of cerebral or spinal nerves, are myelinated fibres, and their myelin sheath is quite clearly discernible in impregnated sections. On the other hand, in the sympathetic nervous system no myelinated fibres appear within the region of the vascular system. In my opinion, myelinated fibres do not occur in the symphatetic nervous system.

A morphological differentiation of vasodilatators and vasoconstrictors situated in the wall of the vessel i. e. in its media, is technically still impossible. It becomes, however, possible whenever in the medulla oblongata the vasodilatory centre can be found precisely beside the vasoconstrictor centre and if it is possible to eliminate each of these centres separately. In this case, with the right technique, both varieties of fibres can be found, the morphological uniformity of which naturally does not render unacceptable the physiological statements.

About the synapses I should remark that their presence in the sympathetic nervous system has not been satisfactorily demonstrated. Special and peculiar pericellular plexuses, strikingly varicose fibre bundles may be found in the sections, but synaptic connections of the kind exactly demonstrable elsewhere have so far not been found in the sympathetic nervous system. I fully agree with Prof. J e n d r a s s i k that it is quite unnecessary to suppose the presence of some specific synaptic apparatus since the dendritic ramification of the preganglionic fibres fully suffice for explaining or establishing the existence of a physiological synapsis. Even this proof is, however, lacking at present. After L a n g l e y's nicotine experiment with which he had succeeded in proving physiologically the existence of interneuronal synapses in the sympathetic nervous system, several workers tried to find the morphological synapses. In this connection I must mention the late Russian neurologist, L a v r e n t i e v, who demonstrated synapses in the oesophageal ganglia after vagus degeneration. I must, however, point out that his observations have so far not been confirmed, and we too, searched in vain for synapses in the oesophageal ganglia of the cat after dividing the cervical vagus nerve. The experiment revealed that the vagal fibres hardly degenerate, i. e. they pass through the ganglion and are ending in terminal plates on the striated muscle fibres, but do not form impregnable synapses within the ganglion. Recently, a cat with its vagus bilaterally divided could be kept alive for months. Its intestinal tract has been fixed and it will be subjected to a thorough examination. To the best of my knowledge, no case has as yet been mentioned in the literature in which an animal deprived of vagal connections remained alive for so long. I hope to be able to clarify many problems in connection with vagal relations, not only in the oesophagus but also in the stomach, the small intestines, and in all the organs in which the vagal and the sympathetic nerves run parallel but function as antagonists.

I have been much concerned with the pressoreceptors and their sensitivity and especially with the fact that on the endings and also on the fibres proper

there are many signs indicating that the endings become disintegrated and this dissolution seems to be constant and continuous. My assumption has been recently confirmed by a preparation from a cat, where next to the endings of the depressor nerve, fragments of a nerve positively breaking up to pieces could be impregnated. In solving this question, Prof. Jendrassik's idea means considerable help. In his opinion it is possible that the endings of these fibres or systems fall apart and produce, perhaps in some neurosecretory way, some substance that renders the cells of the vascular wall, being in immediate contact with it, especially sensitive, in the present instance sensitive to pressure. It is quite possible that, as he suggests, the release of potassium has some specific role very important in the present case.

As to the results which would be obtained with a phase contrast microscope, I am sorry but I cannot give an answer, simply because I do not possess such an instrument and consequently I have no opportunity of examining preparations with it. At any rate, I shall find a way to study my preparations also under a phase contrast microscope.

Prof. Mödlinger's comments are of a general character. I cannot reply to them as they are standpoints constantly emerging in every field of research and they will emerge also in the future. At best I can say something about what he said of the effect of hormones on the blood pressure. This is generally known, as it is common knowledge that adrenaline and vasopressin exert a constrictive effect on the vessels, and it is again well known that the function of the endocrine glands is being governed by the nervous system. Thus if we speak about the effect on blood pressure of the peripheral nervous system it is quite natural that the endocrine system too is being taken into account.

Lecturer J. Megyeri's comments fully confirm what I have emphasized here, to what I used to call the attention of my assistants, and used to emphasize in my lectures, namely, that the nervous system is a genetical and functional unity and combines the entire animal organism into a physiological entity, organising and coordinating its processes.

I wish to thank Prof. Mészáros for his comment which I particularly appreciate because he, being a specialist of vascular disease, has established in practice all that I had ascertained theoretically and merely from the structure of the nerves, and many times published, and advocated by word of mouth. When the practice to remove not only on one but on both sides the stellate ganglion in Raynaud's disease became known to me, I warned the specialists that the intervention will not serve the purpose, even if a transitory improvement followed the operation because the loss of these ganglia may lead to deficiency symptoms which, in my opinion, are irreparable. Here I have borne in mind the innervation of the cerebral vessels, the elimination of the central effects and, last not least, the nerve supply of the heart. I am really glad that Prof. Mészáros is of the same opinion, and still more glad

that, owing to his extreme cautiousness, such operations will not be perfomed by our surgeons except in an emergency.

I do not know what the results are that follow the division of the first and second thoracic ganglia, viz. severing of their connecting branches. At any rate, if improvement is remarkable after such operations their performance should by all means be permissible but deficiency symptoms should be watched as closely as possible; also, it would be advisable to control on an experimental material the neurological changes appearing in consequence of the elimination. As regards periarterial neurectomy, it is evident that its effect cannot be lasting because of the regeneration of the nerve. I think, however, that if the vascular lesion is not extensive and is presumably of nervous origin the intervention will be of advantage, if employed with due precaution and exact knowledge of the local nervous connections.

I, too, think it possible on the basis of neurological examinations that vaso-vasal reflexes do exist, especially in connection with larger vessels. Of course, in this case one must reckon with the two different forms of movement of the vascular wall, namely, with tha tof automatic origin and with the reflectorily resulting changes of the lumen.

I gladly undertake the histological examination of nerve branches and ganglia removed at operation, the more so as I am deeply interested in the vegetative nervous system as a whole whether of normal or pathological structure. I think, the important problems encountered at every step when studying the sympathetic nervous system can only be solved by integrating the results of normal and pathological examinations. I am having in mind firstly the relation of the ganglion forming cells to each other, the role of capsular cells, the preganglionic fibres, and every form of the physiologically assumed synaptic relations. Their study, in my opinion, is of great importance because as long as they will not have been completely clarified morphologically, the question will always arise whether the neuron doctrine is valid in connection with the vegetative nervous system, or, as some suggest, the whole sympathetic system should be considered as a complex and completely closed syncytial system.

As to the sensory endings and terminal corpuscles present in the renal artery, I should like to accentuate again that, in my opinion, they are the receptor organs of the reflex functioning there. Of course, my statements are based on morphological findings exclusively, whereas this problem ought to be verified by experimental physiology. Considering the numerous examinations on this subject, I hope this will soon be the case.

I am thankful to Dr. A. Fekete for her report from which it transpires that the physiologists are in agreement with me in considering the endings and terminal corpuscles in the wall of the renal artery to be receptors that suggest the existence of a reflex arch of renal origin; moreover, that they were bound to assume this reflex arch on the basis of their own experiments at a time when

they had no previous knowledge of my investigations. On the other hand, I must emphasize the fact that my investigation into this subject had been published as early as 1943 in the »Állattani Közlemények« in Hungarian with a German summary, and later in the »Hungarica Acta Biologica« in 1949, while recently I have given an account of them in the »Annales Biologicae Universitatis Szegediensis«, in 1950.

Assistant Bölönyi found a double innervation in the vessels of the thyroid gland since he could establish at autopsy already that myelinated fibres from the vagal, and nonmyelinated fibres from the sympathetic, system enter in the wall of these vessels. In answer to his question, the two different nerves in the wall of the vessel can be easily differentiated by the osmium method and perhaps even more readily by impregnation. If Dr. Bölönyi will impregnate these vessels either by my own method or by that of Bielschowsky-Gross, he will be able to differentiate splendidly the myelinated fibres from the sympathetic ones in the adventitia. Of course, this does not refer to the fibres of the media which are vegetative fibres, but there may be present among them vagal fibres too, which in the wall of the vessel cannot be distinguished from vegetative fibres on a morphological basis. Nevertheless, there are means for differentiation, namely, impregnating a great number of vesssels at a time. And if the assumption, that the vagus fibres, after having lost their myelin sheath, enter into the media, were correct, which, according to my examinations, seems to be unlikely, a microscopical picture should be looked for in which a fibre of vagal origin together with its myelin sheath could be followed right to the boundary of the media, and the invasion of the naked axon among the tissues of the media could also be demonstrated. Moreover, I was glad to hear Dr. Bölönyi's statements because when I began to examine the anatomical basis of the reflexes of the blood vessels I knew it from the outset that every vessel, and mainly every ramification, must be examined, as it may be rightly supposed that receptor areas exist not only at the sites already known but also elsewhere in the vascular system. The performance of such a task is necessary not only for the sake of protecting the cerebral and sensory organs but also for securing the function and the precise structure of other organs. Accordingly, pressoreceptors may occur elsewhere in the vascular system.

As to the presence of synapses in the sympathetic system, I have made a great number of examinations in the intestinal tract, including some recent ones, in which I have tried to solve the problem of the synapses by studying degenerative processes. I must, however, confess that no satisfactory results have so far been achieved. Consequently, I dare not have much faith in the decisive significance of Jabonero's examinations.

That the Pacinian corpuscles have a role in the regulation of blood pressure is very plausible in my opinion too, the more so as I have found such corpuscles also in the cat's penis where in all probability they

act as pressoreceptors. I think this is all the more acceptable because some early investigators did, in fact, imagine that the laminar system of these corpuscles may temporarily become filled with fluid and thus play a part in the regulation of blood pressure.

H a g e n's work dealing with sympathetic ganglia of patients suffering from grave vascular disease is known to me only from literary references and I am sorry to say I had not yet the opportunity to read the paper. At any rate, I will try to get it and will use his results in evaluating my further examinations.

Many thanks for Prof. K r o m p e c h e r's comment. I was glad that he emphasized his appreciation of my statements referring to the innervation of the capillaries. This is all the more significant as the problem of capillary innervation is a topic still very much discussed in many a respect. S t ö h r's view is that capillaries are only accompanied by nerve fibres, but possess none of their own. In contrast to this, I found that the wall of the capillaries is provided with quite a considerable nerve plexus. Whether the fibres of this plexus terminate among the endothelial cells or whether their action, according to the classical statements of the neuron doctrine, becomes effective by the mediation of parallel contacts, could not yet be determined.

So far, I have never found nerve fibres in the intima of either mammals or birds. I know a paper according to which the depressor nerve of birds forms a glomus in the intima but, in my opinion, this statement is not acceptable because I never noticed even in birds nerve fibres entering into the intima.

I have not yet studied the arteriovenous anastomoses from this respect, but on the basis of my earlier studies I suppose no innervations other than normal can occur there. I did not study E b n e r's intima cushions but, for the time being, I hold contrary views. Of course, it is not impossible that future investigations will discover something new in that field.

As to the precentral and postcentral convolutions, I would point out that the cells of the motor and sensory zones of the cortex are essentially identical in structure. I spoke of the cells, and not of the layers, not of the structure of the cortex, i. e. of the number of the layers and size of the cells.

I have read B r o d m a n n's book and I have a fair knowledge of the structural diversity of the fields. I simply intended to point out that in spite of the similar structure of the multipolar nerve cells to be found in the above mentioned gyri, their function is totally different. It was on this basis that I have stated, and still state, that the function of cells of similar structure present in sympathetic ganglia or in higher centres may be different. Thus, part of the cells may give rise to dilatation of the vascular wall while the rest, displaying a similar structure, may bring about vasoconstriction. As to the aorta and the renal artery, there is no special topographical relation in either of the cases. The ends of the fibres are in both cases simply joining the connective tissue, special cells not being present either in the one or in the other vessel. Specific cells, or cell-

structures, may at best occur in cases when the depressor endings are located expressly on smooth muscle cells. Such is the case in the pig's aortic arch. In this instance, it may be supposed that cells of the smooth muscle on which inhibitor or pressosensory fibres terminate would possess a particular sensitivity to register the effect.

The problem of morphological synapses in the sympathetic system is in fact existing. Its solution, however, is for the time being not too promising, considering the great variety of different ganglia, although there are numerous formations of which it ought to be assumed that they are terminal structures of some preganglionic fibre. At any rate, our elimination experiments are being continued and it is hoped that future investigations will clarify many of the pending problems. From this respect, it would be important to eliminate the spinal connections of the stellate ganglion but I think that by eliminating the cervical vagus some favourable result will also be attained, both in the various sections of the intestinal tract and in the sympathetic ganglia situated around the sinus region of the heart.

These are the questions to which I have tried to give a satisfactory answer. Of course, the answers cannot be fully exhaustive as a great many problems have arisen the discussion and elucidation of which would need considerably more time and for understanding them the demonstration of some preparations would also be necessary. I hope, however, that I shall have both time and opportunity to do it on another occasion. Anyhow, my preparations, made with the most different staining and impregnation methods, are always available in my Institute to anyone whom they may interest.

I beg to thank you once more for your contributions to the discussion and the valuable ideas which, Iam sure, will be of great assistance to me in my further studies.

R. MAUCHA, corresponding member of the Hungarian Academy of Sciences

It falls upon me to briefly summarize the proceedings of our Meeting.

Since, howewer, the problem discussed is rather outside the range of my work I will offer a few general remarks only to today's Session.

Prof. Á b r a h á m gave us an account of the results of his laborious efforts of several decades. The histological methods by which he achieved them have gained him reputation the world over. As he himself remarked, it is very desirable that use be made of his investigational results in pathology, anatomy, and experimental physiology. The problems raised by him in connection with internal medicine and surgery fully justify the Biological Department's decision that his lecture be delivered on the occasion of the General Meeting. Academician Á b r a h á m's investigations have reached the level where their results should be made the point of departure for others,

thus developing wide-ranging collective research activities. I may state, the Academy did attain its object, for the research activity will vigorously continue and vill be of great help to our scientists.

In conclusion, I thank Academician Á b r a h á m for his discourse, warmly congratulate him upon his results, express my gratitude for the many valuable comments, and for the patience and endurance of the audience. I close the Meeting.

ДАВЛЕНИЕ КРОВИ И ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

А. Абрахам

член-корреспондент Академии Наук Венгрии

Кафедра зоологии и биологии университета в Сегед

Р е з ю м е

В итоге 15 летней исследовательской работы по изучению гистологии нервной системы, проведенной на здоровых и патологических измененных сердцах, кровеносных сосудах и симпатических ганглиях человека и животных относительно взаимосвязи между давлением крови и периферической нервной системой, автор устанавливает :

1. Нервная система своими черепно-мозговыми и спинномозговыми центрами, периферическими ганглиями, приводящими и отводящими нервами, проводящими и воспринимающими приспособлениями объединяет в единое целое все ткани, органы и системы высоко-организованного животного организма, устраивает разные отправления организма и управляет, охраняет и обеспечивает его жизнь, являющуюся результатом борьбы противоположностей.

2. Нервная система в генетическом, анатомическом, физиологическом и патологическом отношении является единым целым. Разделение ее на разные отделы имеет только дидактическое и теоретическое значение. Нет отдельной центральной, периферической и симпатической нервной системы. Эти названия имеют только ограниченные значения, служат только для постановки и обобщении частных проблем.

3. Периферическая нервная система иннервирует периферические органы, оказывает регулирующее действие на деятельность органов и как таковая, управляет, в первую очередь путем симпатических ганглиев и сплетений, функцией стенок кровеносных сосудов, суживая и расширяя их просвет, изменяет при нормальных условиях давление крови, согласно условиям существования и внутренним и наружным влияниям, то повышая, то понижая давление крови, обеспечивая таким образом его нормальный уровень.

4. Стенки сосудов в основном снабжены вегетативными нервными волокнами, хотя в них и имеются мякотные черепномозговые и спинномозговые волокна, ограничены отчасти на специальные чувствительные поля, отчасти являющиеся постоянными составными элементами наружного слоя стенки.

5. Моторические волокна стенки сосудов являются без исключения вегетативного происхождения. Они гладки, тонки, извилисты, не показывают утолщений и в разных гистологических слоях, согласно физиологическим задачам, образуют то густые, то менее густые сплетения. Эти волокна проходят к околососудистым сплетениям по большей части в грудном сплетении, в меньшей части сегментально в черепномозговых или спинномозговых нервах.

6. Из околососудистых сплетений нервы направляются в адвентицию, образуя там богатые сплетения. В последних, согласно условиям существования, имеется разное количество мякотных цереброспинальных волокон. Из адвентициального сплетения волокна направляются кнутри и в адвентиции образуют другое сплетение, из которого исходят волокна на границу между медией и адвентицией ; здесь они образуют третье сплетение. В последнем за исключением некоторых чувствительных чуастков сосудов, имеются только вегетативные волокна. Из третьего сплетения тонкие, безмякотные волокна поступают в медию, образуя там тонкие сплетения около сосудов сосуда.

7. Сплетения медии состоят исключительно из вегетативных волокон. Волокна, повторно разветвляясь, в конце концов распадают на очень тонкие, и при максимальном увеличении еле заметные концевые нити. Последние прилегают к мышечным клеткам, образуя концевые уплотнения, наблюдаемые только при максимальном увеличении и заканчиваются эпилемально.

8. Вегетативные волокна стенки сосуда морфологически одинаковы. Нельзя отличить особые симпатические и парасимпатические элементы. Нет орфологической основы для различений вазоконструкторов и вазодилататоров. Но морфологическое сходство не говорит против физиологической разнокачественности; больше того, ничто не говорит против предположения, согласно которому часть морфологически сходных волокон выполняет приводящую, частью же отводящую функцию.

9. В регулировке давления крови очень важную роль играют прессорецепторы, которые как барорецепторы центрального происхождения в отдельных артериальных участках выполняют функцию чувствительного инхибитора. В настоящее время нам известны три инхибиторных зоны. Одна находится в стенке sinus caroticus, вторая — в суге аорты, третья — в стенке почечной артерии.

10. В стенке sinus caroticus разветвление волокон синусного нерва происходит в адвентиции. Разветвления очень богаты, концевые ветви извилисты, варикозны и заканчиваются в концевых неврофибриллярных пластинках характерной грушевидной, сердцевидной формы, края коих в отдельных случаях бохромчаты или подразделены на лопасти. Ввиду того, что концевых волокон очень много, стенка же тонкая, волокна и пластинки расположены в нескольких ярусах, благодаря чему эта часть адвентиции очень чувствительна, воспринимает самое ничтожное внутреннее давление. Как реакция на изменение давления появляются синусовые рефлексы Херинга.

11. Второе инхибиторное поле находится в дуге аорты перед и за основанием truncus brachiocephalicus communis. Здесь у разных млекопитающих, в разном расположении и форме, имеются подобные sinus caroticus неврофибриллярные концевые пластинки, являющиеся чувствительными рецепторами повышения давления крови. При подъеме последнего они рефлекторно расширяют просвет сосуда, снижая этим давление.

12. В стенке почечной артерии имеется третье инхибиторное поле, которое морфологически нечто отличается от первых двух. Экспериментально функционирование этого поля еще не доказано, но на основании подобного древовидного ветвления, дальше, на основании имеющегося здесь большого количества и структуры концевых пластинок, с полным основанием делается вывод, согласно которому прилегающий к аорте участок почечной артерии функционирует подобно тому как и упомянутые инхибиторные поля. Изменением просвета почечной артерии рефлекторно понижается давление в сосудах почки.

13. При разных заболеваниях кровеносных сосудов неврогистологическое изучение паравертебральных симпатических узлов показало, что болезнь сопровождается, резким изменением их гистологической структуры: дегенерацией клеток и волокон-размножением ядер сателитных клеток и, параллельно с ними, регенерацией. Эти изменения по-разному проявляются при болезнях Рейно, Бюргера и гангренах артериосклеротического происхождения.

14. Удаленный по поводу болезни Рейно звездчатый узел показывает рыхлую структуру. В нем отчетливо заметна дегенерация клеток и волокон. Повышается количество ядер сателитных клеток (амфицитов), в отдельных очагах имеются явления регенерации. Удаление ганглия временно полезно для больного, но из-за множественных нервных связей с нейрофизиологической и общей физиологической точки зрения не рекомендуется.

15. Нейрогистологическое изучение оперативно удаленных поясничных ганглиев, больных болезнью Бюргера выявляет резкие явления выпадения. Имеется много безклеточных очагов, часто наблюдается дегенерация клеточных отростков, хорошо заметна регенерация отростков клеток. В ганглии между клетками или в них тут-там наблюдаются свойственные булавовидные нервные окончания, которые не наблюдаются ни при болезни Рейно ни, в звездчатом узле, ни в лумбальных ганглиях.

16. Гистологическая картина поясничных ганглиев, удаленных по поводу гангрены артериосклеротического происхождения совсем характерна. Хорошо заметны дегенерация и регенерация, но очень замечательно то, что в узле очень много четко импрегнированных булавовидных окончаний. Они то шарообразной, то эллиптической то удлиненной формы и своей структурой напоминают тельца Гельд-Аурбах; больше того, в некоторых четко отличим фибрилярный клубок. Их расположение

и их форма а, также и присоединяющиеся к ним тонкие нервные связи показывают на синапсис. Но ввиду того, что наблюдаются в большом количестве только в гангренозных узлах, мы их считаем патологическим явлением.

17. Гистологические изменения оперативно удаленных по поводу болезни сосудов паравертебральных узлов объясняются по-разному. Возможно, что в основе изменений стенки сосудов — спастическое состояние и сдвиги в гистологической картине — лежат гистологические изменения узлов. Но допустимо и то, что изменения в узлах возникают на фоне морфологических и физиологических изменений высших нервных центров. По всей вероятности, гистологические изменения в узлах являются следствиями заболевания стенки сосуда.

18. Давление крови в первую очередь зависит от морфологического и физиологического состояния периферической нервной системы, иннервирующей сосуды. В случае нормального анатомического и физиологического состояния, давление крови дает тоже нормальные показатели. Если же в одном, или в другом или в обеих отношениях имеются сдвиги, давление крови будет ниже или выше нормального.

BLUTDRUCK UND PERIPHERISCHES NERVENSYSTEM*

A. ÁBRAHÁM

korr. Mitglied d. Akad.

Zoologisches und Biologisches Institut der Universität, Szeged

ZUSAMMENFASSUNG

Verfasser stellt auf Grund seiner sich über mehr als 15 Jahre erstreckenden neurohistologischen Untersuchungen an menschlichen und tierischen Herzen, Gefässen, an intakten und pathologischen sympathischen Ganglien in bezug auf die Zusammenhänge zwischen Blutdruck und peripherischem Nervensystem folgendes fest.

1. Das Nervensystem mit seinen zerebralen und spinalen Zentren, mit seinen peripheren Ganglien, seinen efferenten und afferenten Fasern, seinen reizaufnehmenden und reizübertragenden Apparaten fügt alle Gewebe, Organe und Apparate der höheren tierischen Organismen in eine Einheit zusammen, harmonisiert die verschiedenen Funktionen und steuert, reguliert und stützt das aus den Kämpfen der Gegensätze hervorgehende Leben derselben.

2. Das Nervensystem stellt in genetischer, anatomischer, physiologischer und pathologischer Hinsicht eine Einheit dar. Seine Aufteilung in verschiedene Teile hat nur didaktische und theoretische Bedeutung. Es gibt kein besonderes zentrales, peripherisches oder sympathisches Nervensystem ; diese drei Benennungen sind nur von örtlicher Bedeutung und wurden nur geprägt, um die Einzelprobleme besser darstellen und vereinheitlichen zu können.

3. Das periphere Nervensystem innerviert die peripher gelegenen Organe, steuert und reguliert deren Funktionen und lenkt als solches — in erster Linie über die sympathischen Ganglien und Geflechte — auch die Funktion der Gefässwand. Es verengert oder erweitert das Gefässlumen und verändert somit — wenn nicht irgendwelche Organerkrankungen vorliegen — den Blutdruck den jeweiligen Lebensbedingungen und den inneren und äusseren Einwirkungen gemäss und, indem es ihn hebt oder senkt, sichert es sein normales Niveau.

4. Die Gefässwände werden vorwiegend vom vegetativen Nervensystem mit Nervenfasern versorgt, doch finden sich auch zerebrale und spinale markhaltige Fasern, die teilweise auf besonders sensible Felder beschränkt, teils ständige Aufbauelemente der äusseren Gefässwandschicht sind.

5. Die motorischen Fasern der Gefässwand sind ausschiesslich vegetativen Ursprungs ; es sind dies glattrandige, varixfreie, wellig verlaufende Fasern, die in verschiedenen Gewebsschichten der Wand, deren physiologischen Aufgaben entsprechend, zahlreiche dichtere oder lockere Geflechte formen. Diese Geflechte treten vorwiegend aus dem Plexus aorticus, zum kleineren Teil segmental in die Bahn zerebraler oder spinaler Nerven eingeschaltet, an das perivasale Bindegewebe heran.

6. Aus dem perivasalen Geflecht treten Nerven in die Adventitia ein, dort reiche Geflechte bildend, die je nach den ihnen gestellten Bedingungen, markhaltige zerebrospinale Fasern in kleinerer oder grösserer Zahl enthalten. Die aus dem adventitiellen Geflecht heraustretenden,

* Vorgetragen anlässlich der Plenarsitzung der Biologischen Abteilung der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, Budapest. 1952.

einwärts ziehenden Fasern lassen in der Adventitia ein zweites Geflecht entstehen, welches Fasern an die Grenze von Adventitia und Media entsendet, die dort ein drittes Geflecht bilden. Hier kommen — abgesehen von einigen empfindlicheren Gefässabschnitten — nurmehr ausschliesslich vegetative Fasern vor. Aus dem dritten Geflecht treten feine marklose Fasern in die Media ein, wo sie insbesondere um die Vasa vasorum ein feines Geflecht formen.

7. Die in der Media sich ausbreitenden Geflechte bestehen ausschliesslich aus vegetativen Fasern. Diese Fasern zerfallen nach wiederholter Teilung in ganz feine, selbst bei starker Vergrösserung nur kaum wahrnehmbare punktförmige Endästchen, die sich den Muskelzellen anschliessen und in diesen in nur bei starker Vergrösserung sichtbaren Endköpfchen epilemmal enden.

8. Die vegetativen Fasern der Gefässwand sind morphologisch gesehen homolog, parasympathische und sympathische Elemente sind nicht zu unterscheiden und es fehlt auch eine morphologische Grundlage dafür, sie als Vasokonstriktoren oder als Vasodilatatoren unterscheiden zu können. Die morphologische Gleichheit widerspricht aber keinesfalls der physiologischen Verschiedenheit dieser Elemente, ja es steht sogar auch dem nichts im Wege, dem einen Teil dieser morphologisch einheitlichen Fasern efferente, und dem anderen afferente Funktionen zuzusprechen.

9. Eine sehr wichtige Rolle in der Regulierung des Blutdrucks kommt den Pressorezeptoren zu, die als zentrale Elemente und besonders druckempfindliche Fasern in bestimmten Arterienabschnitten die Rolle äusserst empfindlicher Inhibitoren spielen. Unsere bisherigen Forschungen haben drei solche Inhibitorenzonen erkennen lassen: die erste in der Wand des Sinus caroticus, die zweite im Arcus aortae und die dritte in der Arteria renalis.

10. In der Wand des Sinus caroticus verzweigen die Fasern des Sinusnerven ausserordentlich reich. Die stark gewellten Endäste sind varikös und enden in grossen eigentümlichen birn- oder efeublattförmigen fibrillären Endlamellen mit ausgefranstem oder geriffeltem Rande. Da die Zahl der Fasern aussergewöhnlich gross ist und die Lamellen infolge der Vielheit der Fasern und der Dünne der Wand in mehrere Lagen übereinander geschichtet sind, ist dieser Teil der Adventitia derart empfindlich, dass auch der geringste auf die Wand einwirkende innere Druck wahrgenommen wird, auf dessen Wirkung sofort die Hering'schen Reflexe in Erscheinung treten.

11. Im Aortenbogen, nahe der Basis des Truncus brachiocephalicus communis breitet sich ventral und dorsal das zweite Inhibitorenfeld aus. Hier sind bei den verschiedenen Säugern in verschiedener Anordnung und Form — ähnlich wie im Sinus caroticus — neurofibrilläre Endlamellen aneinander gereiht, die gleichfalls empfindliche Empfangsapparate des Blutdruckes darstellen. Erfährt der Druck eine Erhöhung, so wird durch die Rezeptorenfelder das Gefässlumen reflektorisch dilatiert und der Blutdruck herabgesetzt.

12. In der Wand der Arteria renalis befindet sich das dritte Inhibitorenfeld, das sich morphologisch von den zwei ersteren unterscheidet und experimentell noch nicht bewiesen ist. Aus den ähnlichen dendritischen Verzweigungen aber und aus der Zahl der hier gefundenen Endapparate kann mit Recht darauf geschlossen werden, dass der der Aorta anliegende Teil der Gefässwand gleiche Funktionen erfüllt, wie die eben beschriebenen Inhibitorenfelder und durch Lumenveränderung in den Nierengefässen den Blutdruck nötigenfalls reflektorisch herabsetzt.

13. Die neurologischen Untersuchungen von operativ entfernten paravertebralen sympathischen Ganglien von Individuen mit verschiedenen Gefässerkrankungen haben ergeben, dass in Verbindung mit diesen Krankheiten in den Ganglien tiefgreifende histologische Veränderungen, in erster Linie Zell- und Faserdegenerationen stattfinden, Satelliten-Zellkernvermehrungen und daneben auch Regenerationserscheinungen zu beobachten sind. Diese Veränderungen treten bei der Raynaud'schen Krankheit in anderer Form zutage wie bei der Bürger'schen Krankheit und ganz verschieden davon sind sie in den Gangränen arteriosklerotischen Ursprungs.

14. Anlässlich der Raynaud'schen Krankheit exstirpierte Ggl. stellata haben lockere Struktur und lassen Zell- und Faserdegenerationen deutlich erkennen. Die Kerne der Kapselzellen sind vermehrt und stellenweise machen sich auch Regenerationserscheinungen bemerkbar. Die Exstirpation der Ganglien ist zwar vorübergehend für den Kranken von Nutzen, sollte aber in Anbetracht der zahlreichen Nervenanschlüsse derselben und auf Grund neurophysiologischer und allgemeinphysiologischer Gesichtspunkte vermieden werden.

15. An den bei Bürger'scher Krankheit operativ entfernten Lumbalganglien lassen die neurohistologischen Untersuchungen schwere Ausfallserscheinungen feststellen. Es finden sich viele zellenlose Gebiete und Zellfortsatzdegenerationen sind, ebenso wie auch Zellfortsatzregenerationen, eindeutig zu beobachten. Im Ganglion sind stellenweise interzellulär oder epizellulär gelegene eigenartige, an Nervenendingungen erinnernde Endkolben sichtbar, die aber weder im Ganglion stellatum in der Raynaud'schen Krankheit, noch in intakten Lumbalganglien gesichtet werden können.

16. Die histologische Struktur der bei arteriosklerotisch bedingtem Gangrän entfernten lumbalen Ganglien weist eigenartige Besonderheiten auf. Degeneration und Regeneration bestehen nebeneinander ; überaus interessant ist aber die sehr grosse Zahl der ausserordentlich scharf imprägnierten Endkolben von kugeliger, elliptischer oder länglicher Gestalt, die in ihrem Bau stark an die Held — Auerbach'schen Endplättchen erinnern. An manchen treten sogar die neurofibrillären Knäuel deutlich zutage. Die Lokalisation und Gestalt dieser Endkolben, sowie die sich ihnen anschliessenden feinen Nervenfasern würden für Synapsen sprechen ; da sie aber nur in den gangränösen Ganglien in grosser Zahl vorkommen, halten wir sie für pathologische Gebilde.

17. Die an anlässlich von Gefässerkrankungen entfernten paravertebralen Ganglien beobachteten histologischen Veränderungen können verschieden ausgelegt werden. Es können die Veränderungen der Gefässwand durch histologische Veränderungen in den Ganglien verursacht sein, so namentlich die Krämpfe und die geweblichen Verschiebungen ; es können aber auch die in den Ganglien gefundenen Veränderungen infolge von in höher gelegenen Zentren auftretenden morphologischen und physiologischen Veränderungen zustande kommen, doch ist es auch möglich — und vielleicht sogar am wahrscheinlichsten — dass die histologischen Veränderungen in den Ganglien eine Folgeerscheinung der Gefässerkrankung darstellen.

18. Das jeweilige Mass des Blutdruckes ist in erster Linie von dem morphologischen und physiologischen Zustande des die Geäfsse versorgenden peripheren Nervensystems abhängig. Ist dieses anatomisch intakt und seine Funktion normal, so ist auch der Blutdruck normal. Bestehen aber Verschiebungen in der einen oder anderen Richtung, oder eventuell in beiden zugleich, so ist der Blutdruck höher oder niedriger.

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER VEGETATION UNGARNS SEIT DEM LETZTEN INTERGLAZIAL

B. ZÓLYOMI

korr. Mitglied d. Akad.

Botanische Abteilung des Naturwissenschaftlichen Museums (Ungarisches Nationalmuseum), Budapest

(Vorgetragen am Kongress der Biologischen Abteilung der Ungarischen Akademie der Wissenschaften am 30. Mai 1952)

I. Überblick über die Forschung der Vegetationsgeschichte in Ungarn. Methodik

Bei einer pragmatischen zönologischen Untersuchung der Zusammensetzung der heutigen Vegetation Ungarns genügt es nicht, Licht in die heutigen Wechselwirkungen zwischen Umwelt und Vegetation zu bringen, sondern diese müssen auch in Hinsicht auf die vergangenen Zeiten einer Untersuchung unterzogen werden. Die Vegetation ist also nicht nur in ihrem augenblicklichen, gegenwärtigen Zustand, sondern auch in ihrer historischen Vergangenheit, in ihren Veränderungen und in ihrer Entwicklung zu untersuchen. Ebenso wie bei der Untersuchung der heutigen Pflanzendecke z. B. auch die Forschungsergebnisse der Klimatologie, der Pedologie, der Geomorphologie und sogar der Soziologie in Betracht zu ziehen sind, wird man auch bei der Untersuchung der Vergangenheit der Pflanzendecke die Angaben der Paläoklimatologie, Bodengeschichte, Geologie, Archäologie usw. nicht missen können. Erst wenn alle diese Ergebnisse summiert und miteinander in Einklang gebracht werden, wird eine richtige Deutung der Ursachen der einzelnen Erscheinungen und letzten Endes ihre Betrachtung als zusammenhängendes, einheitliches Ganzes möglich sein.

Die Ausbildung und regionale Verteilung der heutigen Pflanzendecke Ungarns dürfte erst nach dem letzten Tiefpunkt des letzten Glazials (Würm III) erfolgt sein. Die Eiszeiten des Pleistozäns übten nämlich selbst auf die ungarischen — weiter von der Vereisung entfernten — sogenannten pseudoperiglazialen Gebieten einen entscheidenden Einfluss auf das Klima und so auch auf die Vegetation aus. In der Zusammensetzung der heutigen natürlichen Pflanzendecke ist der Anteil der seit dem Ende des Tertiärs oder seit den Interglazialen *kontinuierlich* urheimischen Elemente allerdings gering. Auch einige Pflanzenarten der pleistozänen Eiszeiten haben sich nur noch als Relikte infolge von besonders günstigen, speziellen lokalen Verhältnissen erhalten können.

Die Bedeutung der Eiszeiten des Pleistozäns für Ungarn wurde noch vor einigen Jahrzehnten ebenso von den Forschern der historischen Pflanzengeographie wie auch von den Geologen unterschätzt. B o r b á s versuchte im

Jahre 1900 die Herkunft einzelner subalpin-montaner Elemente des Transdanubischen Mittelgebirges mit seiner Abtragungstheorie zu erklären, während jedoch Kerner schon am Ende des letzten Jahrhunderts (1888) die Bedeutung der quartären Klimaveränderungen hervorhob. Die unentwickelten Untersuchungsmethoden, die geringe Anzahl von Funden, die Vernachlässigung der Hilfswissenschaften und der Nachbargebiete führten schliesslich dahin, dass selbst noch im Jahre 1925 die allgemeinen Feststellungen der entwicklungsgeschichtlichen, pflanzengeographischen Abhandlung Gáyers auf keinen grösseren Widerspruch stiessen; in dieser Abhandlung leitete Gáyer die heutige Pflanzendecke Transdanubiens in einer ununterbrochenen Kontinuität über das Pleistozän von der Vegetation des Endes der Tertiärzeit ab. Ähnlicherweise vermutete auch der österreichische Forscher Lämmermayr (1923) im pannonischen Florengebiet Refugien ausgedehnter eiszeitlicher Buchenwälder und zeichnet sie auch in seine Karte ein.

Nicht viel später *bestätigten* die Ausgrabung von *Larix-* und *Pinus cembra-*Resten bei Kiskunfélegyháza in der Ungarischen Tiefebene (Tuzson 1929, Szepesfalvi 1930), die Inangriffnahme von anthrakotomischen Untersuchungen der Feuerstellen des Urmenschen (Hollendonner 1926, später Greguss 1936 und Sárkány 1938) und schliesslich die Einführung der pollenanalytischen Untersuchungen in Ungarn (Kintzler ap. Rudolph 1930, 1936, Zólyomi 1931) in entscheidender Weise den bedeutenden Einfluss der Glazialzeiten auch in Ungarn. Als Soó eine moderne Entwicklungsgeschichte der ungarischen Steppe entwarf (1931), vermochte er sich bereits auf neue, positive Ergebnisse zu stützen.

Die *pollenanalytischen* bzw. *-statistischen Untersuchungen* klärten dann — da die einzelnen Pollenspektren ein weit grosszügigeres und vollständigeres Bild geben als die meistens nur über die Flora ihrer engeren Umgebung Aufschluss erteilenden Makrofossilien — im wesentlichen die waldgeschichtlichen und klimatischen Veränderungen, die sich vom Ende der Eiszeit bis zum heutigen Tage abgespielt haben. Kintzler stellte Bohrungen in den Wiesenmooren des Plattenseegebietes, sowie im Niedermoorgebiete Sárrét an (veröffentlicht 1936), während der Verfasser der vorliegenden Abhandlung das Material von Bohrungen der in der Nähe des Bükkgebirges gelegenen Übergansmoore von Kelemér und Egerbakta (1931) und dann des Wiesenmoores bei Isaszeg (östlich von Budapest) aufarbeitete (Zólyomi 1937). Bei Berücksichtigung der in ähnlicher Weise zustande gekommenen Forschungsergebnisse der benachbarten Staaten konnte nunmehr die postglaziale Entwicklungsgeschichte der Vegetation des Ungarischen Beckens und der Karpaten in zusammenfassender Weise charakterisiert werden (Zólyomi 1936). Als Schlussteil der »Geschichte der ungarischen Botanik« von Gombocz (1936) veröffentlichte der Verfasser auch eine historische pflanzengeographische Skizze Ungarns, während die diesbezüglichen Vergleiche mit den geologischen, geomorphologischen, pedolo-

gischen und archäologischen Ergebnissen nur in Form eines Vortrages mitgeteilt wurden (Zólyomi 1937 ap. Bulla 1937—38). Auf Grund der kritischen Aufarbeitung der anthrakotomisch-xylotomischen und anderen Angaben wurde dann auch eine chronologische Tabelle des ungarischen oberen Pleistozäns angefertigt (Zólyomi ap. Soó 1940).

Die für pollenanalytische Untersuchungen international allgemein verwendete Kalilaugemethode war in erster Linie für Hochmoore ausgearbeitet worden, so dass seine Anwendbarkeit für die ungarischen Verhältnisse begrenzt war. Im Falle der ungarischen Wiesenmoore ergab dieses Verfahren nur lückenhafte, schwer auswertbare Resultate oder zeitigte überhaupt keine positiven Ergebnisse. An der geologisch-stratigraphischen Aufarbeitung der quartären Sedimente des Alföld (Grosse Ungarische Tiefebene), die damals von neuem in Schwung gekommen waren (so Scherf 1935), vermochte dann der Verfasser durch Übernahme der neuen Schwefelsäure-Essigsäureanhydrid-Methode des schwedischen Forschers Erdtman (1936) teilzunehmen: so im Jahre 1938 durch die pollenanalytische Aufschliessung des Kiskunfélegyházaer alten Materials von Scherf (vgl. S. 384) und des neuen Mezőberényer Materials von Schmidt (Zólyomi ap. Schmidt 1940, vgl. 1946). Diese sind die ersten subglazialen und interstadialen Pollenspektren aus dem Pleistozän bzw. aus dem Würm des Alföld (vgl. noch Černjavski—Kirilin 1934). Zur gleichen Zeit wurde auch das Pollenmaterial des paläolithischen Magdalénienfundes von Öthalom bei der Stadt Szeged qualitativ, aber nicht quantitativ von Greguss (1940) aufgearbeitet.

In den überwiegend mineralogenen Sedimenten des Alföld führte selbst das mit der Asarson—Granlund schen Flusssäuremethode (1924) ergänzte neue Verfahren von Erdtman nicht zum gewünschten Resultat. Schon grundsätzlich war es unrichtig, das Pollenmaterial aus dem mineralischen Sediment durch chemische Methoden, mittels Auflösung der mineralischen Bestandteile anzureichern. Es musste eine prinzipiell neue Methode gesucht werden, die dann in der Trennung auf Grund des *spezifischen Gewichtes* gefunden wurde. Dieses Prinzip wird in der Mineralpetrographie schon seit langem angewandt (schwere Flüssigkeiten, z. B. die Anwendung der Thule schen Lösung) und wurde auch schon hie und da in der Biologie herangezogen. Die Trennung auf Grund des spezifischen Gewichtes bei Sporen- bzw. Pollenanalysen wurde schon von mehreren Forschern, zumeist unabhängig voneinander angewandt, doch fanden ihre Methoden — mit Ausnahme derjenigen von Gritschuk in der Sowjetunion — keine Verbreitung (Gross 1927, Gritschuk 1937, Zólyomi 1944, Wenner 1944, Hofmann 1948).

*

Das vom Verfasser eingeführte *kombinierte Zinkchloridverfahren* bestand aus folgenden Vorgängen (in einer Serie wurden gleichzeitig 4 Proben aufgearbeitet):

I. Abtrennung des mineralischen Teiles

1. Von dem in 10 %igem (mit 1—2 Tropfen Formalin versetztem) Alkohol konservierten feuchten Material werden 10—20 g (bei Ton oder Schlamm 10 g, bei Sand 20 g, bei einem grösseren Gehalt an organischen Substanzen die Hälfte oder bei Torf ein Viertel dieser Menge) in einen Erlenmeyerkolben von 200 ml eingemessen, mit 40 ml im Verhältnis von 1 : 5 verdünntem HCl aufgeschwemmt und gut zusammengeschüttelt.

2. Das Gemenge wird 24 Stunden stehen gelassen und danach, wenn die Blasenbildung aufgehört hat, in eine grosse Zentrifugenröhre geschüttet, zentrifugiert und dekantiert.

3. Die Zentrifugen werden mit einer auf 20° C gehaltenen 70 %igen $ZnCl_2$-Lösung von einem spez. Gewicht von 1,95 zu $^2/_3$ aufgefüllt. Der Inhalt der Röhre wird mit einem Glasstäbchen tüchtig umgerührt und mit 2500 U/Min. 15 Minuten lang zentrifugiert (in diesem Falle beträgt die Zentrifugalkraft ungefähr das Tausendfache der Schwerkraft).

4. Die mineralischen Bestandteile reichern sich am Boden des Zentrifugenrohres an, während die organischen Bestandteile an der Oberfläche der Flüssigkeit bald eine schärfer getrennte, doch öfters eine kaum wahrnehmbare Schicht bilden. Diese Oberschicht wird abpipettiert und in einer grossen Röhre gesammelt, wo sie dann durch Zentrifugieren mit destilliertem Wasser gewaschen wird. Das organische Material setzt sich nun auf den Boden, das Wasser kann abgegossen werden.

(Bei einem grösseren Gehalt an organischen Stoffen empfiehlt es sich, das Material nochmals in Zinkchlorid umzurühren, zu zentrifugieren und zu pipettieren. Bei der Aufschliessung von Torf fällt die 3. und 4. Phase weg, oder aber kommen diese Phasen, wenn der Torf auch mineralische Bestandteile enthält, erst nach der Durchführung von 5—7. an die Reihe.)

II. Zerstörung des organischen Teiles

(Azetolyse nach E r d t m a n)

5. Das Material wird mit 5 ml Eisessig ($C_5H_4O_2$) in einer kleinen Zentrifuge gewaschen, zentrifugiert und dekantiert.

5a. Im Falle von *Torf* oder von torfigem Schlamm wird auch eine Chlorierung vorgenommen. Dem in der kleinen Zentrifuge befindlichen Material werden 4 ml Eisessig, 1 ml konz. HCl und 6—7 Tropfen $NaClO_3$ beigefügt, das ganze verrührt, worauf dann nach einigen Minuten die Entfärbung eintritt. Danach wird das Gemisch zentrifugiert und dekantiert.

6. Aus einem Gemisch von 36 ml frisch hergestelltem Essigsäureanhydrid ($C_4H_6O_3$) und 4 ml konz. H_2SO_4 (für 4 Proben) werden 10 ml mit der Pipette in kreisender Bewegung auf das in der Zentrifuge befindliche Material gespritzt. Dieses wird dann in ein Wasserbad von 70° C gestellt und bis auf 95° C erhitzt,

wobei es inzwischen öfters umgerührt wird. Bevor das Wasser zu kochen beginnt, werden die Zentrifugenrohre aus dem Bad herausgenommen, abgetrocknet und auskühlen gelassen. Nach 10minutigem Zentrifugieren wird die durch die organischen Bestandteile gefärbte Lösung abgegossen.

7. Der Satz wird mit 10 ml destilliertem Wasser zweimal durch Zentrifugieren gewaschen und dann das Wasser weggeschüttet.

8. Mit einem Gemisch von gleichen Teilen dest. Wasser und Glyzerin wird das Material in numerierte kleine Phiolen übertragen und dort zur Herstellung des Präparates aufbewahrt.

Dieses Verfahren wurde auf die ungarische Verhältnisse zugeschnitten. Sein hauptsächlicher Vorteil besteht darin — selbst gegenüber der mit dem Fluorsäureverfahren kombinierten ursprünglichen Erdtman schen Methode —, dass sich damit eine wesentlich grössere, nahezu zehnmal so grosse Pollenkonzentration erzielen lässt und dass es daher auch in Schichten benutzt werden kann, die nur wenige Pollen enthalten. Dies wird auch durch die neben den Pollendiagrammen des Balaton (Plattensee) und des Federsees abgebildeten Pollenhäufigkeitskurven bestätigt (s. Diagramm). Bei den Präparaten der mit der kombinierten Flusssäuremethode aufgearbeiteten Proben vom Federsee beträgt die Baumpollendichte 100—400, während bei den mit den kombinierten Zinkchloridverfahren aufgearbeiteten Material vom Balaton eine durchschnittliche Dichte von 1200—2500 und eine maximale von 5000 Baumpollen (pro cm^2) vorhanden ist. Die bedeutend grössere Dichte erhöht wesentlich die Geschwindigkeit und Verlässlichkeit der statistischen Auswertung.

Die Behandlung mit Salzsäure vor der Trennung mit Zinkchlorid ist wichtig, weil der Grossteil der ungarischen quartären Sedimente stark karbonathaltig ist. Die Salzsäure greift die das Material zusammenhaltende Karbonathülle an und auch das sich bildende CO_2 zersetzt das Material, das auf diese Weise für die Trennung nach dem spezifischen Gewicht geeignet wird. Die Gegenwart der verdünnten Salzsäure ist auch sonst von Vorteil, da es die leicht eintretende Hydrolyse des Zinkchlorids verhindert. Die Anwendung einer konzentrierten Zinkchloridlösung bedeutet auch anderen schweren Lösungen gegenüber eine bedeutende Ersparnis. Vorteilhaft ist weiters, dass das Zinkchlorid die Zellulose angreift und gewissermassen die Zerstörung der organischen Bestandteile vorbereitet. Bei Anwendung der mit dem Flusssäureverfahren kombinierten Erdtman schen Methode kristallisierte sich in den sodahaltigen Schichten des Alföld häufig Gips aus, wodurch das mikroskopische Bild ausserordentlich gestört wurde. Die Beschreibung der azetolytischen Methode im zusammenfassenden Werke von Bertsch (1942) enthält einige Irrtümer.

Schliesslich sei hier auf die neuen Methoden für die Aufarbeitung rezenten Pollenmaterials von Awetissjan (1950) und Smoljaninowa—Golubkowa (1950) hingewiesen.

*

Die Mehrzahl der quartären Sedimente des Alföld ist allochtonen Ursprungs, diese sind also für eine *erste* Bestimmung und vollständige Erforschung der geschichtlichen Veränderungen der Pflanzendecke weniger geeignet. Auf der Suche nach einem geeigneteren Material gelangte der Verfasser zum Balaton (Plattensee), der nach den Folgerungen der neuesten geomorphologischen Untersuchungen in der letzten Zwischeneiszeit, im Riss-Würm-Interglazial enstanden ist (B u l l a 1943 ; wie hier später gezeigt werden wird, konnte die Richtigkeit dieser Folgerungen — leider — nicht bestätigt werden). So war eine Reihe von autochtonen Seeablagerungen gegeben, aus denen man mit Hilfe der Pollenanalyse den vollständigen historischen Ablauf sämtlicher Veränderungen der Vegetation festzustellen hoffte. So erwartete man z. B. *ein als Grundlage dienendes Pollendiagramm* erhalten zu können, das für eine stratigraphische Einteilung der Sedimente des Alföld aus dem oberen Pleistozän auf floristischer Basis geeignet wäre. Hierbei waren aber auch mehrere neu auftauchende Fragen in Rechnung zu stellen, da man ja hier Neuland betrat. In der internationalen Literatur sind nämlich nur wenige Angaben über die pollenanalytische Aufarbeitung von Unterwasserbohrungen bzw. von Sedimenten von Seeböden zu finden. Solche sind z. B. die Berichte über den Kormasee in der Ukraine (Z e r o w 1934), den Genfer und Lugano-See in der Schweiz (L ü d i — J e a n n e t 1944), den Praesto-Fjord in Dänemark (M i k k e l s e n 1949) und dem Gullmars-Fjord in Schweden (F r i e s 1951).

Die Bodenschichten des Balaton wurden am Ende des vorigen Jahrhunderts bereits von L. L ó c z y S e n. angebohrt. Mit einer primitiven technischen Ausrüstung wurden zwischen 1894 und 1896, innerhalb von zwei Jahren, insgesamt 17 Bohrungen vorgenommen (L ó c z y 1913). Wegen der ungenügenden Dichte und Methode der Musternahme ist das noch vorhandene alte Material kaum für die Pollenanalyse geeignet.

Im Zusammenhang mit der geplanten internationalen Konferenz der INQUA und mit Hilfe des Ungarischen Wasserbauamtes, gelang es dann endlich im Jahre 1948, die seit mehr als einem Jahrzehnt vergebens geplanten Bohrungen im Balaton zwecks Gewinnung von Pollenmaterial auszuführen. Das Hafeninspektorat in Siófok am Balaton stellte zu diesem Behufe ein für die Bohrungen umgebautes und eingerichtetes Depotschiff zur Verfügung (Abb. 1—6). Zwischen dem 17. Oktober und dem 25. November, d. h. in einer kurzen Zeitspanne, wurden insgesamt 7 Bohrungen (I—VII) im See bis zu einer Tiefe von 10—16 m unter dem Wasserspiegel durchgeführt (von einer genaueren Anführung der technischen Angaben soll hier abgesehen werden). Es wurden hierbei Schichtenfolgen in einer Gesamtmächtigkeit von 70 m in einer für die moderne Pollenanalyse geeigneten Weise mit je 5—10 cm Dicke der Einzelschichten eingesammelt. Zusammen waren es mehr als 700 nasse Proben, sowie für die mechanisch-petrographisch-mineralogischen Analysen der Ungarischen Geologischen Anstalt rund 500 trockene Proben. Hier sei allen Mitarbeitern, die an dieser

Kollektivarbeit beteiligt waren, der beste Dank des Verfassers ausgesprochen. Die Aufschliessungen des Materials mit dem Zinkchloridverfahren wurden von M. Veszprémi durchgeführt.

Bei dieser Arbeit und bei der seither erfolgten Aufarbeitung des Materials waren folgende Überlegungen massgebend.

Es ist allgemein bekannt, dass die prozentuale Zusammensetzung des Baumpollens in der oberflächlichen Torfschicht von kleineren Mooren der bewaldeteren Gebiete im wesentlichen mit der prozentualen Zusammensetzung der Baumarten der in einem Umkreis von 10 km befindlichen heutigen Wälder übereinstimmt. Dagegen treten im rezenten Pollenspektrum ausgedehnterer und von den Wäldern weiter entfernt gelegener Moore die an Ort und Stelle im Moore dominierenden Baumarten in einem allzu grossen Verhältnis auf, wobei auch Pollenzuwehung aus entfernteren Gebieten zu beobachten ist. So gelangten z. B. Bremowna und Sobotewska (1939) in den tief im Urwald von Biatowieska befindlichen kleinen Mooren bzw. in den ausserhalb des Waldes gelegenen ausgedehnten Wiesenmooren zu solchen Ergebnissen. Wenn man die Durchschnittsergebnisse der Pollenanalysen von der Oberfläche zahlreicher Moore eines grossen Gebietes betrachtet, so zeigt sich gleichfalls eine Zusammensetzung, die mit der Wirklichkeit nahezu übereinstimmt. Als Beispiel sei hier die Zusammensetzung der deutschen Wälder nach Baumarten im Jahre 1900 mit den Durchschnittsergebnissen der rezenten und subrezenten oberflächlichen Pollenproben verglichen, wobei sich folgende Übereinstimmung ergibt (Firbas 1949):

	Wald %	Pollen %
Pinus	45	46
Picea	20	17
Abies	3	3
Fagus	14	9
Carpinus	?	1
Quercus + *Tilia* + *Ulmus*	7	6
Betula + *Alnus*	11	18 (9+9)

Alle diese Ergebnisse wurden hauptsächlich in Hoch- und Übergangsmooren in den nördlicheren Gebieten Europas erhalten, die ein kühlatlantisches oder ein kühlkontinentales Klima aufweisen und wo die Möglichkeiten der Konservierung des Pollens günstiger sind (vgl. noch Jonassen 1950). Demgegenüber sind in den Wiesenmooren und besonders in den südlichen bzw. südöstlichen Teilen Europas, so auch in Ungarn im teils warmkontinentalen teils submediterranen Becken der mittleren Donau (wo in den infraaquatischen Wiesenmooren die Schwankungen des Wasserspiegels infolge des extremen Klimas bedeutend sind), die Möglichkeiten einer Pollenerhaltung weit un-

günstiger. Es tritt die *selektive Fossilisation* auf, die in den allochtonen, d. i. umgelagerten Schichten und Sedimenten ein stärkeres Ausmass als gewöhnlich erreichen kann, so dass die Zusammensetzung der Walddecke im Pollenspektrum nur in starker Verzerrung widergespiegelt wird. Bei niedrigem Wasserstand verfällt nämlich der Pollen der Korrosion, wobei dann infolge der unterschiedlichen Erhaltungsfähigkeit der einzelnen Pollenarten eine Selektion eintritt: auf diese Weise kommt es z. B. zur Anhäufung des wegen seiner anderen chemischen Zusammensetzung widerstandfähigeren Kiefernpollens *(Pinus)*. In solchen Gebieten werden also die Sedimente von Seen mit ständigerem Wasserspiegel unbedingt ein zuverlässigeres Bild bieten als die der Wiesenmoore. Die Pollenanalyse der Seeablagerungen des Balaton bestätigte dann in entscheidender Weise die Richtigkeit des Entschlusses, die alten, allgemein verbreiteten Gewohnheiten aufzugeben und auf die Anbohrung und Aufarbeitung der Sedimente des Seebodens überzugehen, was zwar eine grössere technische Ausrüstung erforderte, aber hier zuverlässigere Ergebnisse zeitigte. Diese Methode führt zu einer wesentlichen Ausdehnung der für Pollenuntersuchungen geeigneten Gebiete.

Für die zum Zweck der Altersbestimmung durchgeführten geologischen und stratigraphischen Bestimmungen ist auch das verzerte Pollenspektrum bzw. Pollendiagramm geeignet (die meisten stratigraphischen Altersbestimmungen erfolgen auf Grund eines im Vergleich zur ursprünglichen Lebewelt nur lückenhaften, unvollständigen Materials). Wenn man jedoch die Entwicklungsgeschichte der Pflanzendecke untersucht, muss auch auf die Fehlerquellen der Pollenanalyse ein vermehrtes Augenmerk gerichtet werden. Ausser der selektiven Fossilisation und der bei der Bohrung nicht gänzlich vermeidbaren Einmengung fremden Materials müssen noch folgende Umstände berücksichtigt werden, wenn man das Ausmass der Wiedergabe der Vegetation im Pollenspektrum untersucht (vgl. F i r b a s 1949):

a) *Die unterschiedliche Pollenproduktion der einzelnen Baumarten* und sogar innerhalb derselben Baumart der durch die verschiedenen Standortsverhältnisse bedingte Unterschied in der Pollenproduktion. Vom Gesichtspunkt der Pollenerzeugung können die waldbildenden Baumarten in folgende Gruppen eingeteilt werden:

1. Mit grosser Pollenerzeugung: die Pollen sind im Spektrum in der Regel im Vergleich zu ihren tatsächlichen Anteil übervertreten: *Pinus*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*.

2. Mit mittelmässiger Pollenerzeugung: das Spektrum spiegelt den Anteil der einzelnen Arten im grossen ganzen der Wirklichkeit entsprechend wider: *Carpinus*, *Picea*, *Abies*.

3. Mit geringer Pollenerzeugung oder zumindest mit schwer fliegenden Pollen, der Pollen kommt also im Spektrum mit einem Wert vor, der niedriger als seine tatsächliche Verhältniszahl ist: *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Tilia*, *Salix*, des weiteren *Larix* und *Acer*. Selbst innerhalb dieser Gruppe gibt es

indessen graduelle Unterschiede, so weist z. B. *Tilia* eine weit grössere Pollenproduktion auf als *Quercus* (G r i t s c h u k 1950).

b) *Die Transportfähigkeit in der Luft und die Verbreitung.* Versuche im Windkanal haben mit dem Irrglauben aufgeräumt, dass die durch einen Flugsack ausgezeichneten Koniferenpollen bedeutend leichter in der Luft befördert werden als die Pollen der Laubbäume. Nur der verhältnismässig kleine *Pinus*-Pollenstaub weist eine hervorragendere Flugfähigkeit auf, doch übertrifft er hierin nur um weniges die weit kleineren, doch flugsacklosen Pollen von *Betula*, *Alnus*, *Corylus*. Durch Untersuchungen mit dem Flugzeug konnte klargestellt werden (R e m p e 1937), dass der Pollengehalt der Luftschichten bis 2000 m sehr hoch ist und dass er am Tage auch mit zunehmender Höhe kaum sinkt, ja die Pollendichte in den mittleren Luftschichten am grössten ist. Dies bietet eine Erklärung für die grosse regionale Übereinstimmung der Pollendiagramme, die dadurch gegenüber den oft nur eine lokale Bedeutung besitzenden Makrofossilien als Grundlagen von allgemein gültigen Folgerungen geeignet erscheinen.

c) *Die Wirkung der Dichte der Walddecke*, — richtiger der Bewaldungsdichte bzw. des Fehlens von Wäldern — auf das Pollenspektrum ist ebenfalls von Bedeutung. Auf waldlosen oder nur wenig bewaldeten Gebieten spielt im Vergleich zum Baumpollen (AP = arbor pollen) die Menge des übrigen Pollens (NAP = non arbor pollen) eine wesentliche Rolle. Im Spektrum beträgt die Menge des übrigen Pollens zumeist über 100% oder mehr als mehrere hundert %. Dagegen darf man aus den weit geringeren prozentualen Werten des NAP in den Sedimenten grösserer Seen (da das pollenerzeugende Gebiet im Vergleich zur Seefläche klein ist) bereits auf eine geringe Bewaldungsdichte schliessen. Im Vergleich zur freien Fläche der grösseren und tieferen Seen ist die Pollenproduktion der in diesen lebenden Wasserpflanzen unbedeutend. Eine grössere Seefläche vermehrt natürlich das Verhältnis des unbewaldeten Gebietes. Da in weniger bewaldeten Gebieten die Pollenzufuhr aus grösseren Entfernungen leichter möglich ist und im Falle von grösseren Seen auch der pollenstreuende Einfluss der lokalen Flora — abgesehen von der unmittelbaren Uferzone — nicht vollkommen zur Geltung kommen kann, ist in den Spektren die Wirkung der entfernteren Walddecke besser erkennbar. In neuester Zeit hat besonders G r i t s c h u k (1950) in den verschiedenen Vegetationszonen der Sowjetunion ausgedehnte Untersuchungen zur Feststellung der für die Vegetationstypen charakteristischen Pollen- und Sporenspektren durchgeführt.

d) Bei der Bewertung der pollenstatistischen Ergebnisse bzw. des Pollendiagrammes müssen ausser den angeführten Gesichtspunkten auch noch folgende in Betracht gezogen werden. Wo Seeschlamm vorhanden ist, besonders bei so seichten Seen wie z. B. der Balaton, *wühlen die durch die Winde hervorgerufenen Strömungen* die augenblicklich jüngste, oberste Schlammschicht immer von neuem auf und gleichen die Unterschiede aus. Zur gleichen Zeit kann in der Nähe des Ufers infolge des *Wellenschlages* eine Selektion bzw. Anreicherung

einzelner Pollenarten zustande kommen, z. B. von *Abies* (vgl. L ü d i 1939). Wie aus der Aufarbeitung des Materials der hier nicht behandelten Balatoner Bohrung Nr. III hervorgeht, sind im Schlamm des Balaton infolge der Wasserströmungen auch ganz bedeutende *Umlagerungen* möglich. Aus diesen Gründen sind *die im Pollendiagramm von Seesedimenten sichtbaren Horizontgrenzen häufig verschwommen*, d. h. nicht so scharf wie bei den torfbildenden Mooren (vgl. F r i e s 1951). Von den Umlagerungen sind die Einspülungen zu unterscheiden, die besonders bei der Ausbildung des Seebeckens von Bedeutung sein können, hauptsächlich dann, wenn die Sedimentbildung rasch vor sich geht und während der kurzen Bildungszeit verhältnismässig wenig Pollen in das Sediment gelangen kann. In der Literatur hat als erster I v e r s e n (1936) auf diese Fehlerquelle (Sekundärpollen) hingewiesen. Im Falle einer Zusammenspülung von Pollen sehr verschiedenen Alters bzw. von verschiedenem Fossilisationsgrad wird die Trennung durch den *verschiedenen Erhaltungsgrad*, durch das korrodiertere Aussehen des älteren Pollens, man könnte sagen : durch seine *Patina* ermöglicht. Am Anfang des Jahres 1950 trennte der Verfasser im Laufe der Verarbeitung des im Balaton erbohrten Materials schon auf dieser Grundlage die quartären und tertiären Pollen voneinander. Wie dann nachträglich aus der Arbeit von G r i t s c h u k (1950) zu entnehmen war, ging auch dieser sowjetische Forscher auf ähnliche Weise vor. Die Umlagerungen und Einspülungen können besonders in Flusssedimenten von Bedeutung sein (z. B. in den quartären Sedimenten des Alföld) und lassen eine gesteigerte Vorsicht geboten erscheinen.

Bei Berücksichtigung der obigen und anderer spezialer Gesichtspunkte wurden ausführlichere Untersuchungen durchgeführt, *um das Ausmass festzustellen, in dem die heutige Vegetation im Pollenspektrum des rezenten Bodenschlammes des Balaton widergespiegelt wird.* Die aus der obersten Schlammschicht der Bohrstellen stammenden Proben sowie vom Biologischen Forschungsinstitut in Tihany bzw. von L. F e l f ö l d y gesammelten Proben aus Keszthely und Tihany wurden deshalb mit gesteigerter Sorgfalt auf Pollen analysiert.

Die auf die Schlammproben bezüglichen Angaben sind :

1. Keszthely, in der Verlängerung des Molos, 100 m vom Molokopf, aus der Bohrung Nr. VII, 0—20 cm, in einer Tiefe von 150 cm unter dem Wasserspiegel, mit Schlammlöffel (19. XI. 1948).

2. Keszthely, in der Nähe der vorigen Stelle, Probe von der Schlammoberfläche, mit Schlammgreifer genommen (16. IX. 1949. F e l f ö l d y).

3. Wie die vorige Probe, nur mit Schlammschappe.

4. Bucht von Szigliget, 200 m vom Ufer, in der Nähe der Mündung des Baches Lesence aus der Bohrung Nr. V, 0—10 cm, 140 cm unter dem Wasserspiegel, mit Schlammlöffel (11. XI. 1948).

5. Zwischen Szigliget und Balatonfenyves, gegen die Mitte des Sees im nördlichen Drittel, aus der Bohrung Nr. III, 0—20 cm, 340 cm unter dem Wasserspiegel, mit Schlammlöffel (2. XI. 1948).

TABELLE I

Probe Nr.	AP %															
	Pinus	*Picea*	*Abies*	*Juglans*	*Castanea*	*Fagus*	*Carpinus*	*Quercus*	*Acer*	*Fraxinus*	*Tilia*	*Ulmus*	*Alnus*	*Betula*	*Salix*	*Corylus*
1	30,6	4,0	4,4	1,7	—	8,2	4,7	26,2	—	0,8	0,2	2,0	9,3	5,5	2,6	3,2
2	25,3	4,1	3,5	1,3	—	10,8	3,8	34,5	0,2	—	—	2,7	7,9	3,9	2,1	3,7
3	24,6	3,0	2,3	2,3	—	12,5	5,0	31,2	—	1,2	1,2	2,3	8,7	3,4	2,3	5,3
4	34,0	10,7	14,7	—	—	11,7	1,7	20,3	—	0,6	0,8	0,8	2,1	1,5	1,1	2,6
5	42,1	7,7	2,9	1,0	—	7,7	1,9	28,7	—	0,4	0,2	0,5	2,5	3,4	1,0	3,1
6	26,6	6,2	1,8	1,8	0,4	6,6	4,4	40,2	—	—	0,7	0,7	4,0	3,3	3,3	6,2
7	37,3	5,8	2,2	2,7	0,4	7,1	1 8	32,5	0,4	—	0,4	—	4,9	3,1	1,3	4,4
8	28,8	5,2	3,7	1,0	—	9,0	3,7	32,6	0,8	—	0,7	2,0	5,7	3,8	3,0	3,2
9	7,5	1,0	0,6	0,4	0,2	15,2	14,3	30,7	—	—	0,2	1,8	12,9	6,7	8,5	3,6
B.	35,2	2,5	0,4	5,7	1,8	7,1	5,0	20,6	0,4	1,1	2.1	2,1	5,7	3,6	6,8	5,0
V.	6,3	0,9	0,3	1,3	—	13,3	6,0	50,0	—	—	0,6	1,3	6,3	6,0	7,6	5,1

Probe Nr.	Absolutwert			NAP %						(NAP) Σ %	
	Baumpollen (AP) + *Corylus*	Baumpollendichte je Präparates 18 × 18 mm	Nichtbaumpollen (NAP)	*Gramineae cult.*	*Gramineae spont.*	*Cyperaceae*	Varia	*(Typha)*	*(Ericaceae)*	Nichtbaumpollen insgesamt	*Pteridophyta*-Sporen %
1	343+11	700	326	22,2	37,3	5,2	30,0	2,9	—	95,0	13,1
2	535+20	2500	383	24,5	20,9	1,5	24,7	1,7	0,4	71,6	12,9
3	606+32	3000	422	20,6	21,0	2,3	25,7	0,7	0,5	69,6	10,7
4	531+14	4500	186	9,0	15,2	4,5	6,2	1,3	—	35,0	6,6
5	522+16	700	197	10,3	9,6	1,9	15,9	0,8	—	37,7	14,0
6	274+17	2700	101	7,3	10,6	5,5	13,5	1,1	—	36,9	6,9
7	225+10	2200	64	7,1	9,3	1,8	10,2	0,5	—	28,5	3,1
8	598+19	3000	262	13,2	12,2	0,8	17,6	0,5	0,3	43,8	4,0
9	495+18	5000	86	2,6	7,3	1,6	5,9	0,4	—	17,4	2,0
B.	281+14	150	805	23,5	101,8	10,7	150,5	75,1	0,7	286,4	2,5
V.	316+16	1000	873	26,0	168,7	3,5	79,1	1,3	0,3	276,3	2,8

6. Zwischen Akali und Balatonszemes, gegen die Mitte des Sees im nördlichen Drittel, aus der Bohrung Nr. II, 0—50 cm, 380 cm unter dem Wasserspiegel, mit Schlammlöffel (27. X. 1948).

7. Akali, neben der Eisenbahnstation, 200 m vom Ufer entfernt, aus der Bohrung Nr. I, 0—50 cm, 280 cm unter dem Wasserspiegel, mit Schlammlöffel (23. X. 1948).

8. Tihany, Schlammprobe vom Seegrund, mit Schlammschappe (16. IX. 1949. F e l f ö l d y).

9. Tihany, Balatonschlamm, unter der Eisdecke (II. 1950. F e l f ö l d y).

B. Belső-tó (sog. Innensee-Teich auf der Landzunge von Tihany), Schlamm vom Seegrund (20. VII. 1950. F e l f ö l d y).

V. Velenceer See, Probe aus dem Bodenschlamm (M a u r i t z).

Die Ergebnisse dieser Analysen sind in *Tabelle I* enthalten. Laut der Tabelle sind die Resultate der drei Keszthelyer Proben (Nr. 1—3) im wesentlichen dieselben. Probe Nr. 4 gibt, da hier ein Fall von Zusammenspülung besteht (siehe S. 387), kein vollkommen kennzeichnendes rezentes Pollenspektrum (die prozentualen Werte für *Picea* und *Abies* sind zu hoch). Probe Nr. 5 aus der Mitte des Balaton zeigt eine Anreicherung des *Pinus*-Pollens. Proben Nr. 6—8 geben die Pollenprozente des rezenten Schlammes aus der östlichen Seehälfte an. Dagegen ist Probe Nr. 9 unbrauchbar, da es aus der Analyse fast mit Sicherheit hervorgeht, dass sie nicht aus dem oberflächlichen Schlamm, sondern aus der darunter folgenden Schicht stammt (als Beweis hierfür dient der niedrige Prozentsatz des *Pinus*-Pollens, der hohe Prozentsatz von *Fagus* und *Carpinus*, der niedrige Prozentsatz des Pollens von Kultur-*Gramineae*, und im allgemeinen der NAP). Interessant ist die mit **B.** bezeichnete Probe aus dem Belső-tó bei Tihany, bei dem die prozentualen Werte der Baumpollen gut mit den Werten aus dem rezenten Bodenschlamm des Balaton übereinstimmen, während die Werte der Nichtbaumpollen den Einfluss der lokalen Flora (*Typha* usw.) aufweisen. Die genaue Sammelstelle des aus dem Boden des Sees von Velence stammenden Schlammes ist unbekannt, deshalb kann diese Probe auch nicht ausgewertet werden.

Die Verteilung der Bebauungszweige und die Zusammensetzung der Walddecke der Umgebung des Balaton wurde von Forstingenieur F. T u s k ó in langer mühsamer Arbeit aufgezeichnet bzw. ausgerechnet, u. zw. gesondert und zusammen für alle um den Balaton befindlichen Gebiete und für Zonen von 5, 10 und 20 km Breite.

Vom Ufergebiet des Balaton entfallen *in einem Umkreis von 20 km* auf die einzelnen Bebauungszweige: Äcker 49%, Gärten und Weinberge 4,5%, Wiesen-Weiden-unfruchtbares Röhricht 27,5%, Wälder 19% (auf dem ganzen Gebiet von Transdanubien 19,6%). Auf dieses Ufergebiet bezogen (738 000 kat. Joch*) beträgt der Wasserspiegel des Balaton 13,4% (99 000 kat. Joch). Diese Angaben sind deshalb von Bedeutung, weil sie zeigen, dass das Pollenspektrum des rezenten Schlammes des Balaton *als das Spektrum eines wenig bewaldeten Gebietes* beurteilt werden muss.

Der obere Teil der nachfolgenden *Tabelle II* enthält die auf den Wald bezüglichen statistischen Angaben, doch nur auf eine 20 km breite Uferzone bezogen, und zwar für den westlichen Teil und für den östlichen Teil des Nordufers, für das ganze Nordufer, für das ganze Südufer und schliesslich auf das

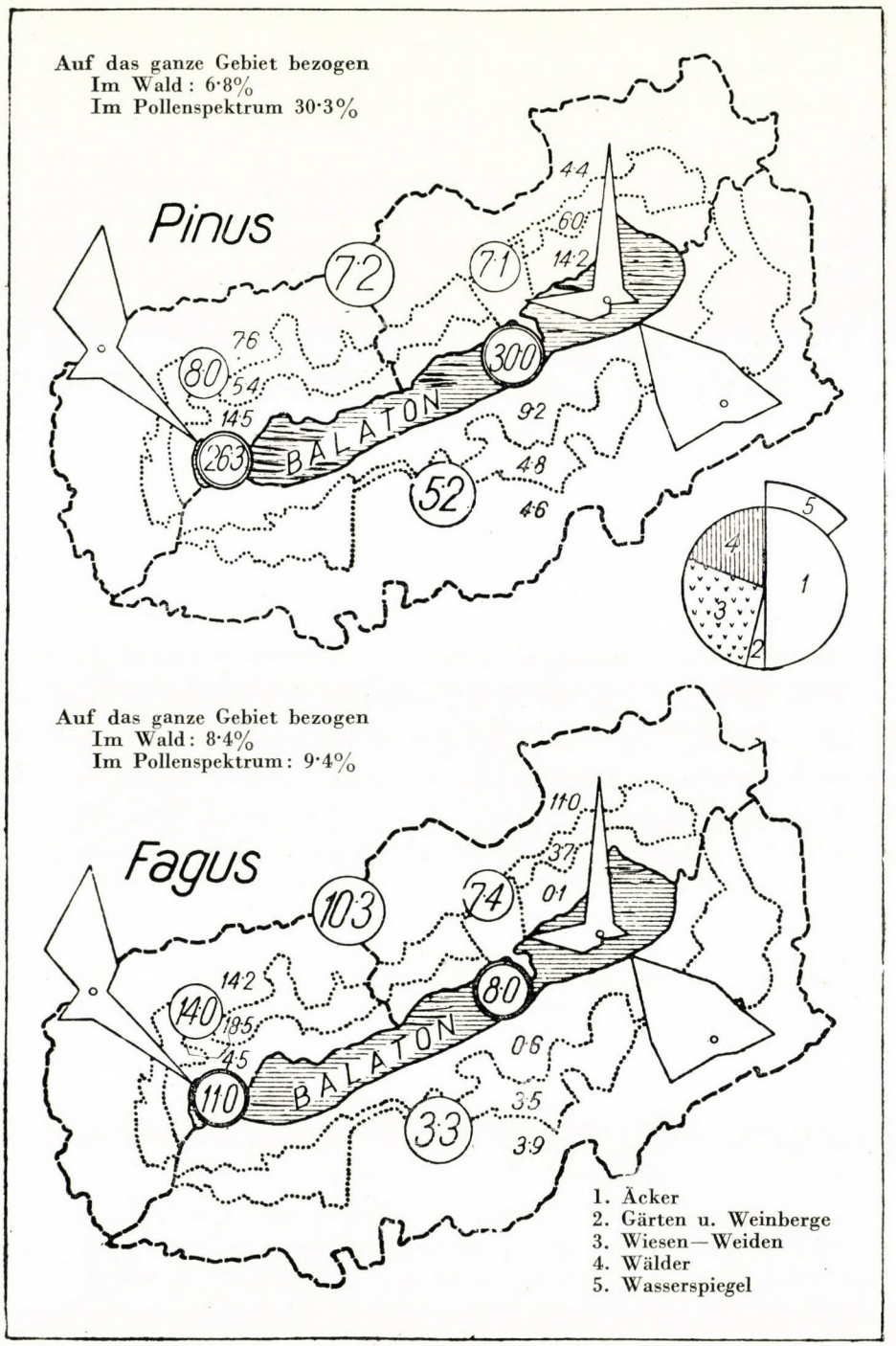
* 1 kat. Joch = 0,5754 ha.

gesamte Ufer bezogen. Die prozentuellen Werte wurden so berechnet, dass die auf dem ganzen Waldgebiet mit 11,3% vertretene Robinie abgezogen und das Verhältnis der übrigen Baumarten umgerechnet wurde (da Pollen der insektenblütigen Robinie bei den Analysen überhaupt nicht oder kaum zum Vorschein kamen).

TABELLE II

N-Ufer W-Teil 0—20 km		8,0	0,1	0,01		14,0	15,9	49,1	11,8	1,1						
N-Ufer O-Teil 0—20 km		7,1	0,2	0,04		7,4	9,1	66,4	9,1	0,6						
N-Ufer 0—20 km ...		7,2	0,2	0,02		10,3	11,6	59,7	10,2	0,8						
S-Ufer 0—20 km		5,2	0,6	0,03		3,3	12,7	59,2	11,4	7,3						
Ganzes Ufergebiet 0—20 km		6,8	0,3	0,1		8,4	12,3	58,9	10,6	2,6						
Wald % Pollen		*Pinus*	*Picea*	*Abies*	*Juglans, Castanea*	*Fagus*	*Carpinus*	*Quercus*	*Acer, Fraxinus, Tilia, Ulmus*	*Alnus, Salix, Betula*	*Corylus*	*Gramineae cult.*	*Gramineae spont.*	*Cyperaceae*	Varia	NAP Nicht-baumpollen
Unkorrigiert	Keszthely (1—3).	26,3	3,6	3,2	1,8	11,0	4,3	31,2	3,8	14,8	4,2	22,4	24,7	2,7	26,4	76,2
	Akali—Tihany (Nr. 6—8)	20,0	5,6	2,9	1,7	8,0	3,5	34,5	2,4	11,4	4,2	10,5	11,2	2,2	15,0	38,9
	Mittelwert (Nr. 1—3, 5—8)	30,3	5,0	3,0	1,7	9,4	3,6	32,0	2,8	12,2	4,0	16,2	17,4	2,4	20,6	56,6
Korrigiert	Keszthely	6,6	0,9	0,6	0,5	11,1	2,7	70,6	3,4	3,7						
	Akali—Tihany ..	7,2	1,3	0,7	0,5	7,7	2,1	74,6	3,3	2,7						
	Mittelwert	7,6	1,3	0,8	0,4	9,4	2,2	72,3	2,9	3,1						

Der untere Teil von *Tabelle II* zeigt die zusammengezogenen Ergebnisse der untersuchten Schlammproben an, u. zw. gesondert für das westliche, für das östliche und das ganze Balatonbecken. Wie aus den Angaben ersichtlich tritt der Pollen von *Pinus in den Pollenspektren mit einem vielfachen Wert seines Anteils in den Wäldern* (u. zw. mit ungefähr dem fünffachen Wert) hervor. Demgegenüber bzw. in Verbindung damit beträgt der Anteil des Pollens von *Quercus* nur *ungefähr die Hälfte* seines Wertes in den Wäldern. Der Grund hierfür liegt in erster Linie in der ausserordentlich hohen Pollenproduktion von *Pinus* bzw. in der ausserordentlich niedrigen von *Quercus*. Bisher versuchten nur wenige, die verzerrten Proportionen des Pollenspektrums mit


Auf das ganze Gebiet bezogen
Im Wald: 6·8%
Im Pollenspektrum 30·3%
Pinus
4·4
6·0
14·2
7·2
7·1
7·6
8·0
5·4
14·5
30·0
9·2
26·3
BALATON
4·8
5·2
4·6
5
4
1
3
2
Auf das ganze Gebiet bezogen
Im Wald: 8·4%
Im Pollenspektrum: 9·4%
Fagus
11·0
3·7
10·3
7·4
0·1
14·2
14·0
18·5
4·5
8·0
BALATON
0·6
11·0
3·5
3·3
3·9
1. Äcker
2. Gärten u. Weinberge
3. Wiesen—Weiden
4. Wälder
5. Wasserspiegel

konkreten Zahlen, mit Koeffizienten zu korrigieren. So errechnete jüngstens C a m p o (1950) im Bois de Boulogne in Paris Korrektionskoeffizienten durch Annahme einer gewissen Proportion zwischen dem Mittelwert der während einer Vegetationsperiode gesammelten Pollenniederschlagproben und den forststatistischen Werten. Die Koeffizienten von C a m p o sind: *Pinus* 1, *Carpinus* 2,5 (was allerdings zu wenig ist), *Quercus* 9 (erscheint als zu gross), *Acer* 13, *Tilia* 2 (zu wenig), *Ulmus* 4,5, *Betula* 1. Zweifellos sind die Angaben eines einzigen Jahres ungenügend, da sich die Proportionen der Pollenerzeugung in den verschiedenen Jahren wegen der unterschiedlichen Witterungsverhältnisse sehr verschieben können. Dennoch führte die Anwendung der von ihr berechneten, also nur als angenähert anzusehenden und auf ein entferntes Gebiet bezüglichen Koeffizienten auf das Pollenspektrum des rezenten Bodenschlammes des Balaton zu recht guten Ergebnissen (vgl. den untersten Teil von Tabelle II, die anderen Koeffizienten wurden bei Berücksichtigung der relativen Pollenproduktion vom Verfasser errechnet, so für *Fagus* 4 und für die übrigen Bäume 1). Mit den quantitativen Gesetzmässigkeiten der durch den Wind erfolgenden Verbreitung der *Quercus*- und *Pinus*-Pollen hat sich in jüngster Zeit F e d o r o w a (1950) beschäftigt.

Auf zwei Kartenskizzen wurden gesondert die forststatistischen und pollenstatistischen Angaben von *Pinus* und *Fagus* dargestellt. Die Windrosen der meteorologischen Stationen von Keszthely, Balatonfüred und Siófok (auf das ganze Jahr bezogen, mit denen die Windrose für das Frühjahr im wesentlichen übereinstimmt) zeigen, dass *die Pollenproduktion des nördlichen Ufergebietes* bei der Beurteilung der Pollenspektren des rezenten Schlammes *in grösserem Ausmass in Rechnung zu stellen ist.* Zweifellos ist der hohe Anteil des *Pinus*-Pollens (im Vergleich zu seinem Anteil in den Wäldern) nicht nur auf die Überproduktion von Pollen der im Ufergebiet gepflanzten Kieferwäldern, sondern auch auf die Pollenzuwehung aus entfernten Gebieten zurückzuführen. Der Vergleich der auf *Fagus* bezüglichen Angaben ergibt bei der Zusammensetzung der Waldpollen im grossen und ganzen entsprechende Pollenwerte. Aus der Tabelle geht auch die *ausgleichende Wirkung der Wasserströmungen* und der grössere Einfluss der Buchenwälder des Nordufers hervor. Alle diese Untersuchungen besitzen jedoch bloss einen orientierenden Charakter, zu einer endgültigen Bewertung wäre die Sammlung und Aufarbeitung einer weit grösseren Zahl von rezenten Proben notwendig, die sich auch auf andere stehende Gewässer erstrecken müssten.

II. Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation

Bevor nach dem historischen und methodisch-kritischen Teil die postglaziale Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns zur Sprache kommt, soll zuerst ein zusammenfassendes und kritisches Bild der Geschichte und Ver-

änderungen der Pflanzendecke Ungarns vom letzten Interglazial bis zum Ende des letzten Glazials (Würm) gegeben werden (hauptsächlich auf Grund der anthrakotomischen Untersuchungen).

Das *letzte Interglazial*, das *Riss-Würm*, dauerte von ungefähr 170 000 bis 117 000 v. u. Z. (die absoluten chronologischen Angaben nach Milankovič — Bacsák 1942). In diese Zeit fällt das Früh- und Hoch-(»Warm-«) Moustérien des Neandertaler Menschen. Im Bükkgebirge wuchsen im Hoch-Moustérien *Carpinus*, *Cornus*, *Cotinus*, *Pinus silvestris* und *Larix* (die I. Holzkohlenschicht der Höhle Subalyuk, Hollendonner 1934, 1938 ; die Richtigkeit der Holzkohlenbestimmungen wird von Greguss 1940 teilweise bezweifelt). Aus einer ungefähr gleichaltrigen Schicht des Gerecsegebirges kamen *Tilia cf. platyphyllos* und *Pinus silvestris* zum Vorschein (»E«-Schicht der Selim-Höhle, Sárkány 1950). Diese Flora weist auf ein dem heutigen ähnliches gemässigtes, niederschlagreiches Klima hin. Ein charakteristischer Zug ist, wie auch im Ausland, das Fehlen der Buche (vgl. Gams 1935, Gritschuk 1950). Wenn man die ausländischen Ergebnisse und auch die Anwesenheit der Koniferen in Betracht zieht, so dürfte es sich wahrscheinlich um eine spätere Phase des Interglazials handeln. Am interessantesten ist das Vorkommen des zu den pontisch-mediterranen Florenelementen zu zählenden *Cotinus* (auch in den Nordkarpaten in den Kalktuffen bei Lučki, die nach Nemejc 1929, 1931 gleichfalls aus dem Riss-Würm-Interglazial stammen). Das Auftauchen dieses wärmebedürftigen, stärkerem Frost gegenüber empfindlichen Strauches in der Zwischeneiszeit weist darauf hin, dass in den Karpatenbecken auch in jener Zeit der Einfluss des mediterranen Klimas spürbar war, und zwar anscheinend ausgeprägter als heute. Im letzten Abschnitt des Hoch-Moustérien zeigt das Verschwinden der thermophilen Elemente bzw. die Alleinherrschaft der Nadelbäume — *Pinus silvestris* und *Larix* — im Mittelgebirge die Abkühlung und das Ende des Interglazials an (II. Holzkohlenschicht der Höhle Subalyuk, Beginn der Übergangsperiode, Hollendonner 1938).

Über die Änderungen des Klimas und der Vegetation des Riss-Würm-Interglazials (Masovien I. Szafer 1931, Eemien Gams 1935, dnjeprwaldaisches Interglazial Gerassimow — Markow 1939) in bezug auf Nordosteuropa hat neuestens Gritschuk (1950) auf pollenanalytischer Grundlage ein umfassendes Bild gegeben. Entsprechend den einzelnen klimatischen Abschnitten erreichte der Pollen der verschiedenen Baumarten in folgender Reihenfolge seinen Höchstwert : *Pinus*, *Quercus*, *Corylus*, *Tilia*, *Carpinus*, *Picea* und wiederum *Pinus*. Da im Klimaoptimum der Zwischeneiszeit die Eichen sich fast bis zum Polarkreis und die Hainbuchen sich bis Moskau verbreiteten und die Ausdehnung der Steppe wahrscheinlich beschränkter als heute war, so war das Klima damals im Vergleich zu dem des Holozäns wärmer und atlantischer. All dies war zum Teil die Folge der Transgressionen des Eem-Meeres und der Pontischen Meere.

Die nachfolgende Würmeiszeit ist, wie bekannt, nicht einheitlich, sondern zerfällt in drei Teile : in die Stadiale Würm I, II und III und in die zwischen diesen liegenden Interstadiale Würm I—II und II—III.

Das *Würm I* wird zuerst durch das Vordringen der Eisdecke und später durch die Lössbildung gekennzeichnet, sie dauerte vom Jahre 117 000 bis zum Jahre 100 000 v. u. Z. In der Übergangsperiode zeigte sich zuerst nur *Larix*, dann später zusammen mit ihr vorübergehend auch *Tilia*, bis dann schliesslich im Spät-Moustérien *Larix* und *Pinus cembra* für ein subarktisches, extrem kalttrockenes, pseudoperiglaziales Klima Zeugnis ablegen (III—V. Holzkohlenschicht der Höhle Subalyuk, Hollendonner 1938). Wahrscheinlich gleichaltrig damit ist der *Pinus montana* (?)-Fund im Gerecsegebirge (»D«-Schicht der Selim-Höhle, Hollendonner ap. Gaál 1935). Diese Zeit stellt das erste Kältemaximum der Würmeiszeit dar. Der Charakter der Pflanzenwelt kann zum Teil mit der Flora der subalpinen Gebiete an der oberen Waldgrenze der Alpen und Karpaten und zum Teil mit jener der sibirischen subarktischen Taiga verglichen werden. Wahrscheinlich gab es im zweiten Teil dieser Zeit, die eine kalte Steppe war, auch eine Tundrencharakter aufweisende Periode (Bacsák 1942).

Der nächste Abschnitt, *Würm I—II*, das in ganz Europa bekannte *Aurignac-Interstadial*, nahm vor ungefähr 100 000 Jahren seinen Anfang. Da sich die nördliche kontinentale Eisdecke nicht vollständig zurückzog, kann man nur von einem Interstadial und nicht von einem Interglazial sprechen. In Ungarn hörte im späten Mittel-Aurignacien die Lössbildung auf. Auch die kalt-kontinentale Lössteppe und die subarktischen Bäume verschwanden, am längsten hielt noch *Larix* aus, doch schloss sie sich wahrscheinlich schon zu Wäldern zusammen (Bükkgebirge, rotbraune Schicht der Höhle von Istállóskő, Sárkány 1939, vgl. Stieber 1942, Würm I und Übergang I—II). Danach erlangte der *Pinus silvestris*-Wald die Vorherrschaft, neben ihm spielen *Picea* und sogar auch Laubbäume, wie *Acer pseudo-platanus*, *Quercus cf. petraea* oder *cf. robur* und *Sorbus aucuparia* (? Greguss) eine gewisse Rolle (gelblichbraune Höhlenschicht, Istállóskő, Sárkány 1939). Der *Sorbus torminalis*-Fund im Gerecsegebirge (Selim-Höhle, Sárkány 1950, ? Greguss 1940) ist wahrscheinlich gleichaltrig. Alle diese Funde weisen auf ein kühles, gemässigt-kontinentales Klima hin.

Gleichzeitig mit dem *Protosolutréen* ist jedoch wieder nur *Larix* anzutreffen, was auf einen neuerlichen subarktischen Einbruch hindeutet (oder *Picea*, die Bestimmung ist unsicher, doch dürfte es sich eher um erstere handeln, Szeleta-Höhle, Sárkány 1938). Die Bestimmungen sind wegen der schlechten Erhaltung des Materials ungewiss ; *Pinus silvestris* oder *montana*, *Abies* oder *Juniperus* und *Larix* oder *Picea*, aus denen man eine der alpin-subarktischen Waldgrenze ähnliche Vegetation (u. zw. *Pinus montana—Juniperus—Larix*) oder auch die Waldvegetation eines gemässigteren kühleren Klimas (z. B. *Pinus silvestris*—

Abies—Picea) zusammenstellen kann. Demgegenüber wurden aber gleichfalls aus dem Hoch-Solutréen auch die Überreste eines durch Laubbäume gekennzeichneten Mischwaldes von ausgeprägtem Interstadialcharakter zutage gefördert: *Acer*, *Quercus*, *Fraxinus* (letztere auch aus der »B/2«-Schicht der Selim-Höhle) und *Pinus silvestris* (Ausgrabungen in der Szeleta-Höhle im Jahre 1948, S t i e b e r 1952).

Die Kulturen des Solutréen pflegt man gewöhnlich in das Interstadial Würm II—III (55 000—40 000 v. u. Z.) zu verlegen, dessen Interstadialcharakter aber sehr verschwommen ist. So würde das Protosolutréen in das Stadial Würm II fallen. Diese Parallelisierung kann jedoch noch nicht als endgültig angesehen werden. Es ist nämlich auch möglich, dass das Ende des Solutréen in eine weit frühere Zeit, in das Ende von Würm I—II und in das Würm II (das vor 72 000 Jahren kulminierte) fällt, wie es S c h e r f (1936) annimmt. B a c s á k (1942) hält im Würm II—III eine Waldperiode nicht für möglich, doch nimmt er innerhalb des Würm I—II eine unterbrochene doppelte Waldperiode an. Sowohl auf Grund der Holzreste als auch des doppelten Verlaimungshorizontes der Würmlösses steht es jedoch fest, dass sich zwischen Würm I und Würm III eine doppelte Klima- und Vegetationsveränderung abgespielt hat. Dies wird zum Teil auch durch die ausländischen Pollenuntersuchungen bestätigt (vgl. G a m s 1935).

In den aus dem oberen Pleistozän stammenden Sedimenten des Alföld wurden schon viele, bisher in der Regel kaum datierbare, subglaziale Florenreste gefunden. Am bekanntesten ist der Fund bei Kiskunfélegyháza (Kom. Bács-Kiskun). Aus dem in der kommunalen Lehmgruppe ausgegrabenen Bette des ehemaligen Wasserlaufes wurden *Salix cf. purpurea*, *Betula cf. pendula*, *Pinus cf. peuce* und *Scorpidium scorpioides*-Laubmoostorf zutage gefördert. Am Ufer, einer etwas späteren Zeit entsprechend, sind in situ verwurzelte Stammreste von *Pinus cembra* (auch Samen) und *Larix* (auch Nadeln) anzutreffen (T u z s o n 1929, S z e p e s f a l v y 1930, S c h e r f 1935). Zweifelsohne hat man es hier mit einem Übergang von einem Stadial in ein Interstadial zu tun. Spuren des Urmenschen fehlen hier, so dass man nur auf Grund der stratigraphischen Verhältnisse auf das genaue Alter der Flora schliessen kann, S c h e r f (1936) verlegt sie in das Würm I—II und auf den Anfang von Würm II. Das Ergebnis der Pollenuntersuchung — die vom Verfasser noch im Jahre 1938 durchgeführt wurde — steht mit den makroskopischen Überresten im Einklang (1. der Laubmoostorf des Bettes, 2. die mit *Pinus cembra* bestandene Oberschicht des mit »2 b« bezeichneten blauen Tones des Ufers, s. S. 385).

Der im Vergleich zum Gesamtbaumpollen (AP) hohe Prozentsatz des übrigen Pollens (NAP: *Gramineae*, *Cyperaceae* usw.) weist darauf hin, dass die Baumvegetation nur spärlich gewesen sein dürfte. Es muss hier erwähnt werden, dass die Flora des Bettes auf keinen Fall als in das Maximum eines Interstadials gehörig betrachtet werden kann, sondern nur aus deren letzten

Endphase stammen dürfte. Auch aus dem Vorkommen von *Pinus peuce* kann man nicht auf eine hohe Temperatur schliessen, weil diese Koniferenart heute in den subalpinen Gebieten des nördlichen Balkans zwischen 1600 und 2000 m heimisch ist.

	1. %	2. %
Pinus	65,5	68,8
Picea	3,5	0,5
Larix?	—	1,0
Alnus	0,7	0,5
Betula	25,3	18,5
Salix	5,0	10,7
NAP	320,0	280,0

Das Stadial Würm III kulminierte ungefähr vor 22 000 Jahren. Es fällt mit dem Magdalénien zusammen. Der Charakter seiner Pflanzenwelt ist mit dem von Würm I identisch und zeugt von einem extrem kalt-trockenen, subarktischen lössbildenden, pseudoperiglazialen Klima : *Pinus montana* (von den Orten Ságvár, Dunaföldvár, Hollendonner 1930, 1931), *Larix* (bei Süttő), *Pinus cembra* (in Szeged-Öthalom, hier ebenfalls ein einziger Splitter von Abies, Gregus s, 1936, 1940). An letzterem Fundort wird dies auch durch die Pollenzusammensetzung bestätigt. Aus dem jüngeren Abschnitt des Magdalénien, als Vorboten des Postglazials wurden bereits folgende Arten nachgewiesen : *Quercus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Juniperus* (Nische bei Pilisszántó, Hollendonner 1926, Magdalénien II ; wirklich aus dieser Zeit und nicht aus einer jüngeren Schicht?). Die Ergebnisse der Pollenanalysen stehen dazu im Gegensatz, da sie in der als gleichaltrig anzusehenden Schicht die Vorherrschaft von *Pinus* zeigen.

Das allgemeine Bild der Stadiale der Würmeiszeit kann übrigens folgenderweise rekonstruiert werden. In Ungarn war nirgends Vereisung vorhanden, dagegen herrschte die dieser entsprechende kalte Lössteppe (deren floristische Zusammensetzung bei uns heute noch leider vollständig unbekannt ist). Auch in den benachbarten Karpaten waren nur kleinere Flächen vereist. Die klimatische Schneegrenze lag in den Nord- und Nordostkarpaten über 1450—1600 m ü. d. M., in den Südkarpaten begann sie in einer Höhe von 1750—1950 m ü. d. M. Die grosse kontinentale Eisdecke näherte sich dem nördlichen Fusse der Hohen Tatra, auch die Eisdecke der Alpen war ausgedehnt. Auf den eisfreien Gebieten Mitteleuropas fehlte damals die Baumvegetation zur Gänze, wie dies auch durch die Pollenspektren aus dem Würm III bewiesen wird. An die Ränder der Eisdecke schloss sich die Tundrenvegetation an, weiter entfernt breitete sich die baumlose, kalte Lössteppe aus. In Ungarn gab es niemals eine wirkliche Tundra, hier fehlt die für die Glazialzeiten so charakteristische *Dryas*-Flora (die auch in den Karpaten selten ist, z. B. Freck (Feleac) am Fusse der Fogarascher Alpen). Die ungarische Lössteppe konnte hingegen selbst in den Stadialen nicht gänzlich baumlos gewesen sein. Hier und dort, an den Ufern der Flussläufe, an den

Rändern von Laubmoosmooren, an geschützteren Stellen dürften sich kleine *Pinus cembra—Larix*-Gruppen, *Pinus montana*-Gestrüpp hingezogen haben, die sich in den subglazialen Übergangszeiten immer ausdehnten, besonders in den Phasen des Vorrückens der Eisdecke. Dies bestätigten auch die Holzkohlenreste, die aus der Tiefe des Lösses der Magdalénienzeit des Würm III ausgegraben wurden (in Ságvár aus einer Tiefe von 4—6 m, in Dunaföldvár aus einer von 3 m). Die kalte Lössteppe dehnte sich im Ungarischen Mittelgebirge bis zu einer Höhe von 400—450 m aus, oberhalb von ihr folgte bis ungefähr 900—1000 m ein subarktischer *Pinus cembra—Larix*-Taigagürtel, der ziemlich offen und von subalpinen Rasen unterbrochen war (in den Karpaten folgt dann oberhalb dieses Gürtels bis zur klimatischen Schneegrenze die Zone der subalpinen Wiesen). Dies ist das wahrscheinliche Vegetationsbild der Würmstadiale in Ungarn.

Es muss noch erwähnt werden, dass die wärmeren, felsigen Abhänge des Ungarischen Mittelgebirges nur ganz ausnahmsweise einzelne anspruchsvollere Bäume aus den Interglazialen oder Interstadialen mit einem günstigeren Klima in die Postglazialzeit zu retten vermochten. Es scheint, dass das niedrigere Bergland Siebenbürgens eines der eiszeitlichen Refugien der Fichte war. Die geschlosseneren Nadelwälder lagen aber viel südlicher, während sich die Laubwälder ganz bis in das Mediterraneum verzogen (dort war die pluviale Phase), da ja auch am Meeresufer des mittleren Teiles der Apenninenhalbinsel *Abies*-Wälder aus einer der Eiszeit entsprechenden Periode nachgewiesen wurden.

Danach sei es nun gestattet, auf die Entwicklungsgeschichte der *nacheiszeitlichen* Vegetation überzugehen, u. zw. in erster Linie auf Grund der Ergebnisse der pollenanalytischen Untersuchungen. Zuerst sollen die neuen und bisher noch unveröffentlichten Resultate der Bohrungen im *Balaton* behandelt werden, vor allem auch deshalb, weil sie gegenüber den älteren Untersuchungen sowohl in methodischer (ausser des Blütenstaubes der Bäume auch vollständige Berücksichtigung des übrigen Blütenstaubes) als auch in quantitativer Hinsicht (bisher 67 000 bestimmte und ausgezählte Pollen aus den Sedimenten des Balaton) einen Fortschritt darstellen. Über die Ergebnisse wurde teilweise schon anlässlich einer Diskussion in der Akademie der Wissenschaften im Dezember 1950 (Z ó l y o m i 1951) und in der Sitzung der Hydrologischen Gesellschaft im Februar 1951 im Zusammenhang mit den Fragen des Entstehungsalters, der Wasserstandsveränderungen und der Verschlammung des Balaton berichtet. Jetzt soll eine ausführlichere botanische Analyse folgen.

Aus dem bisher aufgearbeiteten Material des Balaton wurde hier die das vollständigste Resultat aufweisende *Bohrung Nr. V* ausgewählt. Der Ort der Bohrung befindet sich ungefähr 200 m vom Ufer der *Bucht von Szigliget* und 500 m von der Mündung des Baches Lesence in einer Tiefe von 140 cm unter dem damaligen Wasserspiegel (d. i. in einer Wassertiefe von 70 cm unter dem mittleren Wasserspiegel bzw. dem Nullpunkt des Balaton). Es muss hier erwähnt werden, dass an dieser Stelle übrigens die eine beachtliche Mächtigkeit

erreichende weiche Schlammschicht des Nordufers fehlt, der Schlamm ist kompakter, wobei der Seeboden hier nur von einer dünnen, ungefähr 20 cm starken weichen Schlammschicht bedeckt ist. Aus den Pollenanalysen lässt sich der Schluss ziehen, dass hier eine Abrasionsstrandlinie in Entstehung begriffen ist, auf der gegenwärtig bereits keine Sedimentbildung mehr stattfindet. Die oberste weiche Schlammschicht ist als umgelagertes Material aus dem unter ihr befindlichen subrezenten, kompakteren Seeboden zu betrachten, vermischt mit zeitweisen Ablagerungen des rezenten im See schwebenden Schlammes.

Die ausführlichen und genauen diesbezüglichen Angaben sind in *Tabelle III* enthalten. Auf Grund dieser Daten wurde dann das Pollendiagramm aufgetragen (Abb. 1), und zwar in Gestalt eines *Flächendiagrammes*. Die Ordinate zeigt das Profil der Bohrung an, das aber in seinem von 180 cm bis 240 cm reichenden Abschnitt auseinandergezogen und in zweifachem Massstab dargestellt wurde, einesteils zum Zwecke der grösseren Übersichtlichkeit und anderenteils, weil die zwischen diese Tiefenwerte fallenden Schichten — im Vergleich zu den anderen — zweifelsohne sich eine längere Zeit hindurch abgesetzt haben. Auf der Abszisse wurden die einzelnen Pollenprozente nicht immer von neuem vom Nullpunkt angefangen aufgetragen, sondern zueinander addiert. Auf der linken Seite des Diagramms befinden sich die Pollenprozente der ein ausgeglicheneres und niederschlagsreicheres Klima beanspruchenden Bäume *(Abies, Fagus, Carpinus)*, auf der rechten Seite (zumindest im Holozän) die der nur lokal auftretenden oder an moorige oder sumpfige Standorte gebundenen Bäume *(Betula, Salix, Alnus)*. Zwischen diese beiden Gruppen wurden die Pollenprozentwerte der Mischeichenwälder *(Quercus, Acer, Fraxinus, Tilia, Ulmus)*, sowie die von *Pinus* und *Picea* aufgetragen. Die gesonderte Kurve von *Corylus* gibt die auf sämtliche Baumpollen (AP = arbor pollen) bezogenen prozentualen Werte an. Ein gesondertes Diagramm veranschaulicht die übrigen Pollen, (NAP = non arbor pollen) nach Gruppen von *Gramineae*, *Cyperaceae* und *Varia* sowie gesondert die Pollenprozente der Kultur-*Gramineae*. Alle diese Angaben sind auf den Gesamtbaumpollenwert (ΣAP) bezogene Werte.

Im Bohrprofil können auf Grund der Pollenspektren der sich mit einem grossen Hiatus auf die autochtonen und umgelagerten pannonischen Schichten ablagernden Seesedimente folgende Vegetationsphasen festgestellt werden :

1^0. Pollenfreier, steriler, im unteren Teil feinschotteriger Sand (6,3—5,35 m unter dem Nullpunkt des Balaton). In der oberen Hälfte mit zusammengespülten, bzw. eingespülten tertiären Pollen (*Pinus*, z. T. *P. haploxylon*-Typus, wenig *Picea*, *Abies*, *Tsuga*, *Juglandaceae*, so *Carya* und *Pterocarya*, weiters *Alnus* usw.) und quartäre Pollen (*Pinus* nahezu 100%, davon bis 20% *P. cembra*, minimal *Betula* und Nichtbaumpollen). Trotz sehr geringer Dichte übertrifft die Zahl der eingespülten tertiären Pollen die der quartären um ein bedeutendes. Die Periode der See-Entstehung des Balaton, zeitweise mit Austrocknung bis zum Boden, doch inzwischen mit hohem Wasserstand (IV. Abrasionsterrasse ?).

TABELLE III

Balaton, Bohrung Nr. V

Nr.	Tiefe cm (unter einer Wassersäule von 70 cm vom 0-Stand des Balaton gerechnet)	AP %													%	Σ AP	Baumpollen-(AP)-Dichte je Präparat 18×18 mm	NaP %					Pteridophyta-Sporen %	tertiäre Sekundärpollen %
		Pinus	*Picea*	*Abies*	*Fagus*	*Carpinus*	*Quercus*	*Acer*	*Fraxinus*	*Tilia*	*Ulmus*	*Alnus*	*Betula*	*Salix*	*Corylus*			*Gramineae cult.*	*Gramineae spont.*	*Cyperaceae*	Varia	NAP		
1	1— 10	34	11	15	12	2	20	—	0,6	1	1	2	1	1	3	531	4,500	9	15	5	6	35	7	—
2	10— 20	28	13	14	17	4	18	0,2	0,6	—	2	2	1	1	1	642	6,400	2	8	6	5	21	6	—
3	20— 40	20	7	9	18	5	27	0,2	1	1	3	5	2	2	3	517	5,200	2	12	5	6	24	4	—
4	40— 60	18	11	8	17	3	30	—	0,2	0,5	0,5	9	1	2	3	437	4,000	2	17	3	8	31	4	—
5	60— 70	19	11	12	16	6	21	—	0,6	0,6	1	8	2	3	6	301	4,000	1	17	3	5	26	2	—
6	70— 80	17	10	12	20	6	23	—	1	0,4	1	5	2	2	5	540	8,000	0,4	7	4	6	18	5	—
7	80— 90	18	10	9	23	5	28	—	0,2	—	1	4	1	1	2	441	13,000	0,5	5	4	4	13	3	—
8	90—100	16	7	11	20	5	31	—	0,4	0,4	1	6	2	1	1	516	8,000	1	6	3	7	17	5	—
9	100—115	12	3	6	25	10	36	—	0,6	0,6	1	4	1	2	2	507	4,000	0,4	6	6	5	17	5	—
10	115—130	8	5	3	14	10	35	—	1	1	3	15	4	1	4	470	14,000	0,2	7	2	10	20	3	—
11	130—140	14	5	3	15	10	34	0,2	1	0,4	3	9	4	1	3	487	15,000	0,4	4	2	26	32	2	—
12	140—150	13	2	1	20	10	40	0,4	0,5	2	2	7	2	0,5	3	563	16,000	0,2	3	1	5	9	3	—
13	150—160	13	7	3	15	8	32	—	1	1	3	13	3	1	6	739	22,000	0,7	4	2	2	9	2	—
14	160—170	15	6	2	11	12	32	0,4	1	1	3	11	4	1	6	559	16,000	0,5	8	3	8	19	3	—
15	170—180	16	9	2	9	7	32	0,4	3	2	4	8	6	2	12	528	16,000	—	10	2	5	17	2	—
16	180—190	18	10	4	8	3	33	—	0,5	1	4	10	6	2	13	670	10,000	—	7	2	4	13	6	—
17	190—200	21	9	3	8	2	32	1	1	2	5	8	5	3	16	600	9,000	—	10	2	5	17	5	—
18	200—210	31	7	2	4	1	26	0,1	2	2	8	6	5	5	24	627	5,600	—	28	4	12	44	11	—
19	210—215	34	3	0,2	6	0,2	27	—	1	2	10	3	6	7	28	529	3,000	—	40	6	10	56	13	—
20	215—220	36	3	0,3	2	0,3	23	0,2	2	2	12	3	8	9	30	596	3,500	—	36	3	16	55	14	—
21	220—225	40	1	—	2	1	19	—	0,4	2	10	4	9	12	26	504	700	—	57	6	21	84	15	—
22	225—230	36	2	—	3	—	22	—	1	3	15	3	7	8	55	500	1,200	—	57	7	26	90	28	—
23	230—235	53	2	—	0,3	—	10	—	0,3	3	7	3	6	16	24	312	400	—	46	4	29	79	23	—
24	235—240	70	2	0,2	0,4	0,2	7	—	0,2	0,8	5	1	7	7	7	523	650	—	26	2	16	44	10	—
25	240—245	77	0,5	—	—	—	4	—	—	—	3	0,3	10	5	1	380	600	—	25	4	20	49	4	—
26	245—250	77	1	—	—	—	2	—	1	1	2	1	9	6	3	521	1,500	—	13	2	12	27	5	—
27	250—255	73	—	—	0,3	—	6	—	0,3	—	2	1	12	6	8	359	3,600	—	16	3	13	32	7	—
28	255—260	73	1	0,2	1	0,2	5	—	—	1	3	1	7	7	6	535	1,600	—	13	2	8	23	5	—
29	260—265	60	0,3	—	—	—	5	—	—	1	5	1	19	9	6	530	3,300	—	18	4	13	35	6	—
30	265—270	63	2	—	0,2	0,2	4	—	—	1	2	1	16	10	5	553	1,800	—	24	2	14	40	7	—

31	270—275																										
32	275—280	79	0,3	—	—	—	2	0,2	0,2	0,2	1	0,4	12	6	2	654	2,000	—	15	3	6	24	6	—
33	280—290	84	1	0,2	—	—	—	—	—	—	0,2	—	10	5	1	614	6,000	—	14	2	4	20	3	—
34	290—300	61	1	—	—	—	0,2	—	—	—	—	0,6	28	9	0,3	516	5,200	—	19	4	10	33	6	—
35	300—310	67	1	—	—	—	0,3	—	—	—	—	1	22	9	0,6	300	9,000	—	22	2	5	29	7	—
36	310—320	70	0,3	—	—	—	0,6	—	—	—	—	0,3	20	9	1	326	10,000	—	22	2	5	29	6	—
37	320—330	58	—	—	—	—	0,6	—	—	—	—	0,2	30	11	0,2	424	6,400	—	20	4	9	33	5	—
38	330—340	73	0,5	—	—	—	0,2	—	—	—	—	1	18	8	2	410	6,000	—	24	3	6	33	2	—
39	340—345	68	0,3	—	—	—	0,3	—	—	0,3	—	—	21	11	0,3	345	7,000	—	27	5	10	42	7	—
40	345—350	61	0,5	—	—	—	0,5	—	—	—	—	0,3	27	11	0,3	365	7,500	—	31	6	7	44	5	—
41	350—355	38	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	1	45	16	—	322	2,600	—	50	7	24	81	6	—
42	355—360	32	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	2	50	16	—	302	2,700	—	71	5	21	97	4	—
43	360—365	72	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	5	—	133	1,300	—	—	—	—	—	—	—
44	365—370	57	0,6	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	32	10	—	312	9,400	—	40	8	13	61	5	—
45	370—375	71	0,3	—	—	—	0,3	—	—	—	0,3	1	22	5	—	300	4,500	—	43	12	12	67	5	—
46	375—380	68	1	—	—	—	0,3	—	—	—	—	0,6	24	6	—	316	6,300	—	52	11	9	72	3	—
47	380—385	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	23	6	0,3	331	4,000	—	43	7	7	57	4	—
48	385—390	68	0,3	—	—	—	0,5	—	—	—	—	2	26	4	0,3	333	5,000	—	54	13	10	76	4	—
49	390—400	92	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	1	—	300	6,000	—	54	3	7	64	1	—
50	400—410	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	8	1	—	300	4,200	—	42	6	4	52	2	—
51	410—420	89	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	2	—	300	9,000	—	59	3	10	73	—	—
52	420—425	89	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	1,4	8	1	0,6	351	10,500	—	33	12	3	48	2	0,3
53	425—430	91	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	1	—	307	9,200	—	47	13	6	66	1	0,3
54	430—435	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	1	—	372	5,600	—	42	5	4	51	0,3	1
55	435—440	86	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	12	1	—	315	9,400	—	36	12	3	51	3	—
56	440—450	91	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	7	1	—	348	7,000	—	42	14	5	61	2	5
57	450—455	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	2	—	300	6,000	—	56	17	4	77	0,3	6
58	455—460	88	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	10	1	0,3	329	6,600	—	42	10	3	55	1	7
59	460—465	91	0,2	—	—	—	0,2	—	—	—	—	0,4	7	1	—	464	9,300	—	20	14	3	37	0,6	3
60	465—470	97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	303	6,000	—	5	3	6	14	3	24
61	470—480	97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	242	700	—	3	1	5	9	2	47
62	480—490	98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,6	1	—	176	1,400	—	0,6	1	5	7	—	100
63	490—510	96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	123	150	—	2	2	4	9	—	169

1. *Die auf das Maximum des Würm III folgende Zeit, kalt-trockene Lössteppe*, wenig Baumvegetation von subarktischem Charakter (zusammen mit der unteren sterilen Schicht ungefähr vom Jahre 20 000 v. u. Z. angefangen, mit dem Löss-Magdalénien des Fundes bei Ságvár südlich vom Balaton identifizierbar). Quartäre Pollen in grosser Dichte (mit minimalen eingespülten tertiären Pollen) *Pinus* um 90%, hiervon 10% *P. cembra*, *Betula* um 10%, wenig *Salix*. Die Menge der Nichtbaumpollen (hauptsächlich *Gramineae*, weiters *Cyperaceae*, sowie *Varia*) ist im Verhältnis zu der des gesamten Baumpollen gross, sie beträgt 50—75%, woraus man im Falle des Balaton auf das Fehlen von Wäldern folgern kann. Mit Laubmoostorf *(Scorpidium scorpioides!)* untermischter, dann fast reiner Dolomit- bzw. Kalksteingrund (5,3—4,6 m). Der Wasserstand des Balaton ist niedriger und veränderlich.

2. *Beginn der spätglazialen Bewaldung, subarktischer Waldtundrenzustand mit Birkenhainen*, die letzte Phase der Lössteppe (der entsprechende Birkengipfel wird von B e r t s c h auf 17 000 v. u. Z., von F i r b a s auf 10 000 angesetzt).

a) *Pinus* 70% (schon ohne *Pinus cembra*), *Betula* 25%, *Salix* 6—10%. Der auf die Menge des Baumpollens bezogene übrige Pollen 60—75%.

b) Erstes *Betula*-Maximum um 50%, *Salix* 20%, während *Pinus* auf 30% zurückfällt. Übriger Pollen um 80%.

Die Wasserfläche des Balaton wird grösstenteils von *Wiesenmooren* abgelöst, die diesen entsprechende untere Torfschicht (4,6—4,2 m) ist auch noch gegen die Mitte des Sees vorhanden (zwischen Szigliget und Balatonfenyves in einer Tiefe von 6,2—5,8 m). S t i e b e r (1952) gelang es, aus der entsprechenden Schicht (in der Bohrung Nr. IV im Hafen von Szigliget, den Holzrest einer *Pinus sp.* zu bestimmen.

3. *Geschlossenerer Wald, taigaähnlicher* Zustand mit humiderem Klima und Temperaturrückfällen (Birkenmaxima). *Pinus* (wahrscheinlich hauptsächlich schon *P. silvestris*) 60—85%, zweiter und dritter *Betula*-Gipfel mit 20—30%, *Salix* 10%. Der Anteil des übrigen Pollens sinkt plötzlich auf 20—40%. Untere Schlammschicht (4,2—3,4 m). Der Wasserstand des Balaton ist ständig hoch (Abrasionsterrasse ?).

4. *Zustand zwischen Taiga und Waldsteppe*, allmähliche Erwärmung. *Grenzschicht* zwischen dem Pleistozän und dem Holozän, die präboreale Kiefern-Birkenzeit im engeren Sinn der Pollenanalytik (Ende rund 8000 v. u. Z. Neuestens wird aber diese Zeit von F i r b a s in das Holozän eingereiht und ihr Ende auf 6800 datiert). *Pinus* wie früher, 60—80%, neben *Betula* 10—20% und *Salix* 10%, es erscheinen, wenngleich mit einem niederen Prozentsatz (insgesamt bis zu 10%), so doch ständig die wärmebedürftigen Laubbäume, wie *Ulmus* (5%), *Tilia*, *Quercus*, weiters *Corylus* (—8%). Übrige Nichtbaumpollen unterschiedlich, 25—50%. Beginn der oberen torfigen Schicht von geringer Pollendichte und

schlechter Pollenerhaltung (von 3,4 m angefangen). Der Wasserstand des Balaton wird wieder niedriger.

5. *Altholozäne Haselnusszeit, Eichenmischwald-Waldsteppen- und Steppenphase*, die Nadelwälder treten plötzlich in den Hintergrund, ein wärmeres und trockeneres kontinentales Klima als heute (8000—5000 v. u. Z., Mesolithikum), *Corylus*-Maximum 55%, *Quercus* 20—25%, *Tilia* und *Ulmus* zusammen 15—20%. Neben *Betula* und *Salix* tritt auch *Alnus* auf. Der Anteil von *Pinus* hat sich infolge selektiver Fossilisation erhöht, hat aber trotzdem im Vergleich zur vorigen Phase stark abgenommen, er beträgt bloss 30—40%. Der Nichtbaumpollen (NAP) kommt in sehr grossen Mengen vor, — 90% (dies dürfte der erste phytopaläontologische Beweis der klimatischen Steppe der postglazialen Wärmeperiode in Ungarn sein). Nur oberhalb des *Corylus*-Maximums hört die obere torfige Schicht (bei 2,8 m) auf, diese Grenze kann im grossen und ganzen mit dem Ende der Haselnusszeit identifiziert werden. Das Wasserniveau des Balaton hat sich gesenkt, sein Wasserspiegel wird von Sumpf und Moorpflanzen überzogen.

Die danach folgende, rund 2 m dicke, weiche Schlammschicht von reichem Pollengehalt zeigt die schon seit langem bekannten weiteren Phasen der Waldentwicklungsgeschichte.

6. *Altholozäne Eichenmischwaldzeit.* Geschlossenere Laubwälder. Eichenmischwald, *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia* und *Fraxinus* (zusammen —40%), der Prozentsatz von *Corylus* nimmt allmählich ab, das Mengenverhältnis des auf die Baumpollen bezogenen übrigen Pollens sinkt vollständig (gegen 15%). Der kontinentale Charakter des Klimas wird milder und dieses zeigt einen Übergang gegen mediterranes Klima zu (5000—2500 v. u. Z., Früh- und Hochneolithikum). Der Wasserstand des Balaton zeigt eine starke Erhöhung.

6a. Dasselbe, doch werden *Ulmus*, *Tilia*, *Fraxinus* zu Gunsten von *Quercus* verdrängt, der Pollenprozentsatz von *Fagus* und *Carpinus* beginnt anzusteigen. Als Pollenzufuhr (10%) aus der Ferne zeigt sich *Picea* (Fichtenphase der Ostalpen).

7. *Erster Teil der jungholozänen Buchenzeit. Fagus* und *Carpinus* rücken in den Vordergrund (zusammen —30%), *Quercus* geht etwas zurück. *Die Zeit der grössten Walddichte.* Der Blütenstaub der *Gramineae* kann mit Gewissheit nachgewiesen werden. Das Klima zeigt eine Abschwächung des kontinentalen Charakters, schlägt dann in einen subatlantischen Charakter um, die Temperatur und die extremen Züge nehmen ab, der Niederschlag erhöht sich. Spätes Neolithikum und Bronzezeit (2500—800 v. u. Z.). Der Maximale Wasserstand des Balaton im Holozän (III. Abrasionsterrasse).

8. Ähnliche Periode wie vorher, die Pollenprozentwerte von *Fagus* sind ähnlich, später nehmen sie etwas ab, während der Prozentsatz des Pollen von *Abies* als Zuwehung aus der Ferne sich erhöht (—12%). Das Klima schlägt etwas gegen den kontinentalen Charakter zurück. Von der Eisenzeit bis heute

(800 v. u. Z. —). Der Wasserspiegel des Balaton senkt sich ein wenig (am Ende der vorigen Periode) und bleibt bei einigen Schwankungen (II. und I. Abrasionsterrasse) konstant.

8a. Zuoberst rückt infolge der Aufforstungen wieder *Pinus* in den Vordergrund (—25—40%), während *Fagus*, *Carpinus* und *Quercus* etwas zurückfallen. In der entsprechenden Schicht tritt der Pollen von *Juglans* auf. Der Prozentsatz der Pollen der Getreidearten und auch der der übrigen Nichtbaumpollen erhöht sich wesentlich. *Waldrodungen*, die sekundäre Ausbreitung der Waldsteppe und der Kultursteppe, *Kiefernanpflanzungen*, Bodenerosion. Es bildet sich der gegenwärtige mittlere Wasserstand des Balaton aus.

Als auffallendes Ergebnis muss hervorgehoben werden — und dies wird auch durch das Pollendiagramm deutlich bewiesen —, dass es *zum ersten Male gelungen ist, die postglaziale klimatische Steppe der Haselzeit* (bzw. ausserhalb des Alföld eher nur die Waldsteppe) auf pollenanalytischer Grundlage *auch paläontologisch nachzuweisen*. Da aus diesem Zeitabschnitt im hier behandelten Bohrungsprofil hauptsächlich Wiesenmoortorf erhalten geblieben ist, können bezüglich des Beweises Zweifel auftauchen, weil in Wiesenmooren die lokale Nichtbaumpollenproduktion auch in hohen Prozentsätzen zutage treten kann. Das Diagramm zeigt indessen, dass in diesem Falle sich die hohen NAP-Werte nicht vollständig an die Torfschicht anschliessen, da einesteils in der unteren Hälfte der Torfschicht noch verhältnismässig niedrigere Werte und andernteils in dem das Hangende der Torfschicht bildenden Schlamm am Anfang gleichfalls hohe prozentuale Werte zu beobachten sind. Zum vollständigen Beweis wären die übereinstimmenden Angaben weiterer Bohrungen notwendig. In den bisher aufgearbeiteten anderen zwei Bohrungen besteht leider eine Schichtenlücke an der Grenze von Pleistozän und Holozän.

Es sei hier bemerkt, dass von der 5. waldgeschichtlichen Phase an die vorkommenden *Abies-*, *Picea-* und *Pinus*-Pollen nur auf eine Pollenzufuhr aus der Ferne zurückgeführt werden können und dass sie keinesfalls zu Schlüssen berechtigen, aus denen man ihre Urwüchsigkeit in der Gegend des Balaton ableiten könnte. Da in den der 5. Phase entsprechenden Schichten die Pollen zum Teil korrodiert sind, lässt es sich nicht mit Gewissheit entscheiden, ob der hohe Pollenprozentsatz von *Pinus* das Fortbestehen von *Pinus silvestris* bis zu diesem Zeitpunkt im Balatongebiet anzeigt, oder ob er lediglich durch die selektive Fossilisation verursacht ist. Die Zunahme des *Pinus*-Pollens in den obersten Schichten kann jedoch zweifellos auf die künstlichen *Pinus*-Anpflanzungen zurückgeführt werden.

Wie bereits früher erwähnt, ist in der Bohrung Nr. V die subrezente und rezente Schlammablagerung beschränkt, so dass das Pollendiagramm kein vollständiges Bild der Veränderungen der neuesten Zeit zu geben vermag. Deshalb sollen in *Tabelle IV* auch die Werte der obersten Schichten einer anderen Bohrung angegeben werden (Bohrung Nr. III zwischen Szigliget

und Balatonfenyves, in der Mitte des Sees). Aus dieser Tabelle geht bereits bestimmt und klar die infolge der Ausbreitung der angelegten *Pinus*-Wälder enstandene neueste Erhöhung der Prozentsätze des *Pinus*-Pollens hervor. Gleichfalls klar ersichtlich ist die Zunahme des Anteils der übrigen Pollen (NAP, besonders Pollen vom Kultur-*Gramineae*-Typus, so *Zea*) infolge der Waldrodungen bzw. der Verminderung der Walddecke (vgl. Firbas 1934, 1937, Faegri—Iversen 1950, Gritschuk 1950). Charakteristisch ist weiters im Zusammenhang mit den Fichtenanpflanzungen, dass der Anteil des *Abies*-Pollens vom *Picea*-Pollen übertroffen wird, sowie das Erscheinen des *Juglans*-Pollens.

TABELLE IV

Bohrung Nr. III		AP %															%
Nr.	Tiefe cm	*Pinus*	*Picea*	*Abies*	*Juglans*	*Castanea*	*Fagus*	*Carpinus*	*Quercus*	*Acer*	*Fraxinus*	*Tilia*	*Ulmus*	*Alnus*	*Betula*	*Salix*	*Corylus*
1	0— 20	42	8	3	1	—	8	2	29	—	0,4	0,2	0,5	2	3	1	3
2	20— 40	35	8	3	1	—	8	1	33	0,3	0,5	—	2	4	3	2	3
3	40— 60	19	5	7	—	—	10	4	37	0,3	0,5	0,5	1	6	7	3	5
4	60— 80	21	5	4	—	—	7	3	43	—	0,6	0,6	0,8	6	5	5	2
5	80—100	19	3	5	—	—	20	3	37	0,2	1	0,2	2	4	4	2	4

Nr.	ΣAP	Baumpollen-dichte je Präparat 18×18 mm	NAP %							%
			Gramineae cult.	*Gramineae spont.*	*Cyperaceae*	Varia	*(Typha)*	*(Ericaceae)*	NAP	*Pteridophyta*-Sporen
1	522	700	10	10	2	16	(1)	—	38	14
2	384	1900	8	10	2	16	(1)	(0,3)	36	10
3	380	5700	3	10	3	11	(0,5)	—	27	5
4	354	5000	2	10	3	13	(1)	—	28	7
5	491	7000	0,2	6	3	8	(1)	(0,2)	17	6

Aus all dem geht hervor, dass gegenüber den Torfuntersuchungen von Kintzler (1936) im Balatongebiet die Sedimente des Balaton selbst ein weit vollkommeneres, in tiefere Schichten reichendes und lückenloses Ergebnis zeitigten. In den lückenhaften Diagrammen von Kintzler dominiert der Pollen der dort verbreiteten *Alnus* oder der in diese ausgedehnte und offene Wiesenmoorgebiete aus der Ferne zugewehte und infolge der selektiven Fossilisation angehäufte *Pinus*-Pollen. Diese beiden Pollenarten überschatten die tatsächlichen Veränderungen in der Zusammensetzung der Walddecke nahezu vollständig. Aus dem Mährischen Becken, das die westlichste Ausbuchtung der

pannonischen Florenprovinz ist, erhielt S a l a s c h e k (1935) ähnlicherweise nur lückenhafte Pollendiagramme.

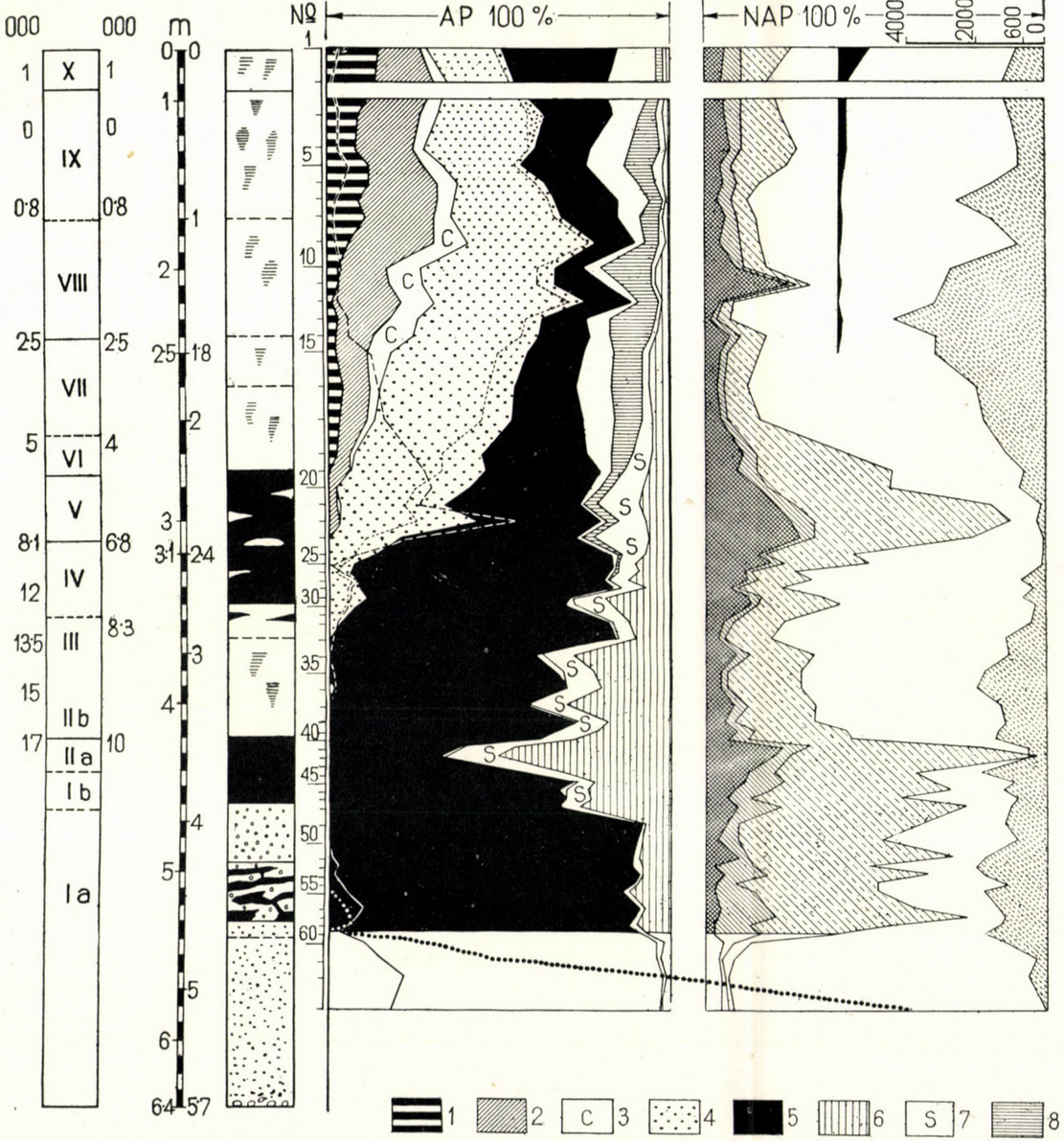
Am Rande des Alföld, in den Profilen des *Wiesenmoores von Isaszeg* (Z ó l y o m i 1937) lagerte sich der neuholozäne Torf unmittelbar auf die Sandschichten des Spätpleistozäns. Es fehlt also eine dem Altholozän entsprechende Schicht. Dieser Hiatus bzw. stratigraphische Diskordanz (oder nur das Fehlen der für die Pollenanalyse geeigneten altholozänen Schichten) ist im Alföld häufig (äolische Periode, Flugsandbildung). Übrigens treten in den Pollenspektren des Isaszeger Wiesenmoores wegen der grossen lokalen Pollenproduktion *(Alnus* und *Salix)* die waldgeschichtlichen Phasen ebenfalls nur verschwommen in Erscheinung.

In Ungarn konnten bisher (d. h. bis zur Aufarbeitung der Schichten des Balaton) bloss aus den »Mohos« Übergangsmooren bei Kelemér im nordöstlichen Teil des Ungarischen Mittelgebirges auf das Holozän bezügliche, befriedigende Pollendiagramme gewonnen werden (Z ó l y o m i 1931). Auch die dortigen Profile sind jedoch nicht vollständig bzw. enthalten nur einen Teil der vegetationsgeschichtlichen Phase des Holozäns. Nichtsdestoweniger konnte aber durch Vereinigung der Profile der Moore »Nagymohos« und »Kismohos« ein Pollendiagramm gezeichnet werden, welches das ganze Holozän und die Pleistozän-Holozän-Grenze umfasste (Z ó l y o m i 1952). Die Übereinstimmung des Balaton- und des Mohos-Diagramms ist, von gewisser begründeten Unterschieden abgesehen, überaus gross. Im Diagramm des Nagymohos-Moores zeigen die Schichten der Haselzeit eine günstige Entwicklung und lieferten wohl ein der tatsächlichen Waldzusammensetzung getreues Pollenspektrum. Da zur Zeit der Aufarbeitung der Mohos-Moore die pollenanalytischen Methoden noch nicht so entwickelt waren wie heute und damals nur der Baumpollen berücksichtigt wurde, müssten zum Zwecke eines vollwertigen Vergleiches die Kelemérer Moore von neuem aufgearbeitet werden. Trotz allen genügte aber die alte Aufarbeitung, um mittels Extrapolation eine Datierung der einzelnen Phasen der Geschichte der Walddecke bzw. eine Datierung der Schichten zu ermöglichen.

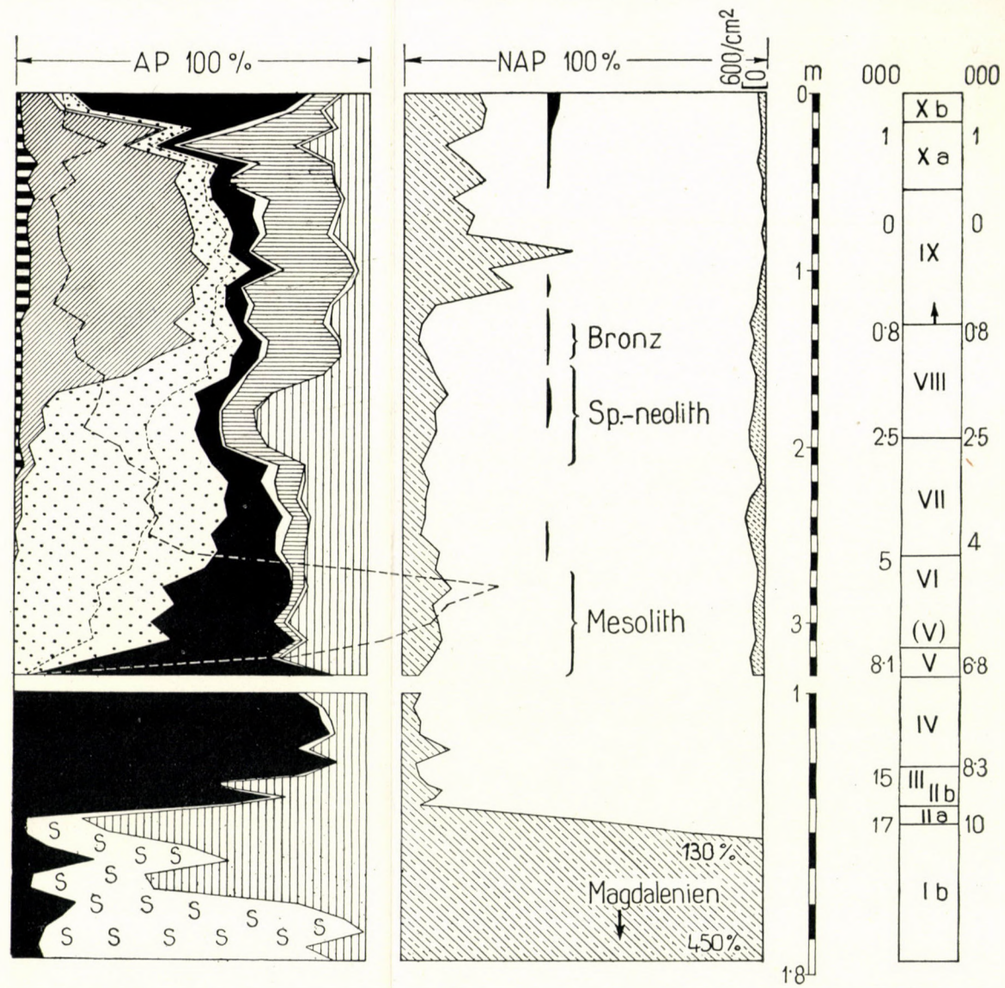
Jetzt sind in Kenntnis der neuen Balatoner Ergebnisse die Möglichkeiten einer *Altersbestimmung* und einer *Anknüpfung* an die ausländischen Ergebnisse, vor allem *an die letzten Phasen der Vereisung der Alpen*, wesentlich günstiger. Allerdings ist man noch immer gezwungen, bei den urgeschichtlichen zeitbestimmenden Funden mit Extrapolation zu arbeiten, da eine pollenanalytische Aufarbeitung der in den Torf des Balatongebietes eingeschlossenen neolithischen und bronzezeitlichen Siedlungen noch fehlt. Die pollenanalytischen vegetationsgeschichtlichen Phasen ermöglichen aber bis zu einem gewissen Grade schon an und für sich eine Datierung.

Die verschiedenen Pollenhorizonte des Balaton können folgenderweise mit der neuesten pollenanalytischen Zeit- bzw. Zoneneinteilung von F i r b a s (1949) identifiziert werden :

JAHRTAUSEND BALATON V. (ZÓLYOMI 1950)



FEDERSEE (I. MÜLLER 1947, FIRBAS 1935)



JAHRTAUSEND

1. Abies
2. Fagus
3. Carpinus
4. Quercetum mixt.
5. Pinus
6. Betula
7. Salix
8. Alnus
9. Picea
10. Quercus
11. Corylus
12. Pinus cembra
13. Tertiäre Pollen
14. Varia
15. Cyperaceae
16. Gramineae
17. Pollendichte/cm²
18. Graminea culta

Pollenhorizont Vegetationsphase	Probe Nr	Einteilung von	
des Balaton		FIRBAS	
1°—1	63—60, 59—49	Ia	Ältere Tundrenzeit
2a	47—45	Ib(—II?)	Subarktischer Abschnitt der älteren Tundrenzeit
2b	44—41		
3	40—32	II—III—?	Subarktische Kiefern-Birkenzeit *(Alleröd)* Jüngere Tundrenzeit
4	31—24	IV	Frühpostglaziale Kiefern-Birkenzeit *(Praeboreal)*
5	23—20	V	Haselzeit *(Boreal)*
6	19—18	VI	Ältere Eichenmischwaldzeit *(Atlantikum)*
6a	17—15	—VII	Jüngere Eichenmischwaldzeit *(Atlantikum)*
7	14—9?	VIII	Eichen- und Buchenzeit (I) *(Subboreal)*
8	? 8—3	IX	Buchenzeit (II) *(Subatlantikum)*
8a	2—1	Xa—b	Zeit der stark genutzten Wälder und Forste *(Subatlantikum*-Gegenwart)

Für einen ausführlichen Vergleich mit dem Pollendiagramm der Sedimente des Balaton schien das Pollendiagramm der Schichten des im nördlichen Alpenvorland gelegenen *Federsees* am geeignetesten zu sein. Auf Grund der älteren Aufarbeitungen von Bertsch (1931) und der jüngeren von Firbas (1935) und I. Müller (1947, vgl. Firbas 1949, S. 369—372, Diagramm 40 und 41) wird hier auch das vereinfachte und in die Form eines Flächendiagrammes umgezeichnete Diagramm des Federsees zum Vergleiche vorgeführt. Der See wurde von den äussersten Endmoränen der letzten, d. i. der Würmeiszeit aufgestaut, so dass die Pollen der bei der Verlandung des Sees abgelagerten Schichten die ganze, seit dem Würm III abgelaufene Entwicklungsgeschichte der Vegetation aufbewahrt haben. Im gleichen Gebiete gibt es zahlreiche, auch pollenanalytisch gut datierte urgeschichtliche Funde, die sich auf den Zeitraum vom Magdalénien bis zur römischen Zeit erstrecken. Obzwar der Federsee (580 m. ü. d. M.) heute in die Region der Buchenwälder fällt (im Gegensatz zu dem in die Region der Eichenwälder fallenden Balaton), ist die Übereinstimmung zwischen den Pollendiagrammen der Schichten der beiden Seen auffallend gross, während die vorhandenen Unterschiede auf regionale Ursachen zurückgehen.

Hier sollen nur die Vegetationsphasen des *Spätglazials* bzw. des späten Pleistozäns ausführlicher behandelt werden. Diese sind in der Gegend des *Federsees* folgende :

Ia) *Waldlose Zwergweidenphase.* NAP um 600%. Auf das Ende dieser Phase fällt ein Magdalénienfund.

Ib) *Birkenphase.* Gleichzeitig mit dem Vordringen von *Betula* sinken die NAP-Werte.

II) *Ältere Kiefernphase*, von der an die NAP-Werte nur mehr einen geringen Prozentsatz ausmachen.

III) *Neuerliche Birkenausbreitung. Pinus silvestris-* und *Betula pubescens-*Makrofossilien.

IVa) *Jüngere Kiefernphase. Populus tremula-*, *Betula pubescens-* und *B. pendula*-Überreste.

IVb) *Birken-Kiefernphase.* Neben der weiteren Vorherrschaft von *Pinus* wird wieder *Betula* häufig, und es ercheinen, wenngleich nur mit einem niedrigen Prozentsatz, auch die wärmeliebenden Laubbäume (die präboreale Birken-Kiefernzeit im engeren Sinne).

Ganz ähnlich sind die im westlichen Teil des Bodensees (vgl. F i r b a s 1949) und aus den Sedimenten des Genfersees (L ü d i e 1939) nachgewiesenen spätglazialen Vegetationsphasen. Besonders lehrreich sind die im Zusammenhang mit der städtischen Wasserleitung in den Sedimenten des Genfersees 100 und 1000 m vom Ufer entfernt vorgenommenen Bohrungen, die unter einer 2,5 m bzw. 34 m hohen Wassersäule 20 m tief in den Seeboden vorgetrieben wurden. Unmittelbar über dem See folgen die Moränen des *Bühlstadiums*, denen in Nordeuropa die Moränen Südschwedens, der dänischen Inseln und des südöstlichen Ufers des Baltischen Meeres entsprechen.

Das erste Birkenmaximum bedeutet zweifellos den Beginn der nacheiszeitlichen Wiederbewaldung, was durch folgende Tatsachen bewiesen wird. Im nördlichen Teile Europas wurden von der Tundra ausgehend gegen die Taiga zu oberflächliche Pollenproben genommen, wobei das Ergebnis der Analysens nachstehendes Bild zeigte: *a)* In der baumlosen Tundrenzone gegen 80% *Pinus*-Pollen (als Zuwehung aus dem breiten Taigagürtel) und nur 20% *Betula*-Pollen. Zur gleichen Zeit betragen die NAP-Werte bei einer minimalen Baumpollendichte mehr als 100%. *b)* In den Waldtundrenzone, die durch *Betula*-Gebüsche und -Haine gekennzeichnet ist, sinkt der *Pinus*-Pollen auf 30—40%, während der *Betula*-Pollen sich auf über 60% erhöht, wobei der Wert des NAP unwesentlich (20—30%) und die Baumpollendichte gross ist. *c)* In der Taigazone, in den mit *Betula* vermischten *Pinus silvestris*-Wäldern, in den Oberflächenproben der Moore dominiert wiederum der *Pinus*-Pollen (60—80%), der Anteil der übrigen Pollen ist ähnlich wie vorher (A a r i o 1940).

Im Norden und in den Alpen hat man aus den spätglazialen Pollenspektren der Pollendiagramme auf Vegetationsveränderungen geschlossen, die den obigen rezenten Pollenspektren entsprachen. Was heute *im Raume* von Norden nach Süden an Vegetationsveränderungen zu sehen ist, erfolgte *in der Zeit* in den verschiedenen Gegenden während der Späteiszeit. Diese Veränderung und die nachfolgenden klimatischen Rückschläge werden in dem zum Vergleich vorgeführten Diagramm des Federsees aufgezeigt und kommen auch in überaus

ähnlicher Weise im Pollendiagrammabschnitt über die spätpleistozänen Sedimente des Balaton zum Ausdruck. Der Unterschied besteht hauptsächlich darin, dass beim Federsee der *Salix*-Pollen dominiert (der Zwergweidenzustand der Bergtundra), während beim Balaton in der kalten Lössteppe des aus ferneren Gegenden zugewehte *Pinus*-Pollen vorherrscht. Hier sei auch erwähnt, dass es weder im Pollendiagramm des Federsees noch in dem des Balaton gelungen ist, den *Salix*-Pollen von dem ihm ähnlichen *Artemisia*-Pollen mit genügender Sicherheit zu unterscheiden. Jene Mitteilungen, die ein Licht auf die sicheren Unterscheidungsmerkmale werfen, wurden nämlich gleichzeitig oder erst nach den analytischen Arbeiten veröffentlicht (Monosson 1950, Straka 1952).

Auf Grund der bisherigen ausländischen Untersuchungen steht es fest, dass die in der Späteiszeit in Erscheinung tretenden mehrmaligen Birkengipfel meistens Temperaturrückfällen entsprechen. Die Identifizierung der einzelnen Maxima mit den entsprechenden Stadialen ist indessen noch bis heute nicht mit beruhigender Sicherheit geglückt.

Lüdi (1939), Bertsch (1931, 1940, 1942) und früher Firbas identifizierten die Zeit der neueren Ausbreitung der Birke (III. Phase) mit der Stagnation der Eisdecke bei den *Bühlmoränen* und setzten sie auf 17 000 v. u. Z. an. Auf Grund neuerer Untersuchungsergebnisse änderte dann Firbas (1949) seine alte Meinung und identifizierte den zweiten Birkengipfel im Gegensatz zu Bertsch mit dem *Gschnitz-Daun-Stadium* (der sog. Schlussvereisung), das im Gebiete der nördlichen Vereisung den fennoskandischen Moränen (Mittelschweden und Salpausselkä) entspricht und dem das *Alleröd Interstadial* vorangeht (II. Phase). Auf diese Weise würde der zweite Birkengipfel nach der absoluten Zeitrechnung von 9000 v. u. Z. bis rund 8000 dauern. Ein vollkommen unanfechtbarer Standpunkt hat sich in dieser Frage noch nicht ausgebildet, doch steht es ausser Zweifel, dass das in den Seesedimenten des Alpennordrandes nachgewiesene zweite *Betula*-Maximum (III. Phase) ein und denselben starken Klima- bzw. Temperaturrückschlag anzeigt.

Obgleich die Parallelität auffallend ist, wäre es jedoch noch verfrüht, die Birkenmaxima des Balaton mit einzelnen stadialen Abschnitten der Alpen zu identifizieren. Auch mit den Endphasen der nördlichen Vereisung können die Balatoner Ergebnisse nur mittelbar und nur in grossen Zügen in Zusammenhang gebracht werden. Die im Literaturverzeichnis angeführten zusammenfassenden Werke enthalten das diesbezügliche nordische pollenanalytische Schrifttum. Hier soll nur das pollen- und diatoma-analytische Werk von Markow und Poretzky (1935) hervorgehoben werden, das sich auf die Leningrader Bucht und auf die Umgebung des Ladoga- und Onegasees bezieht.

Die postglaziale Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns ist hier mit den oben angeführten ausführlichen Angaben beleuchtet worden. Zum Abschluss und zur allgemeinen Charakterisierung soll noch von den einzelnen Vegetationszonen und innerhalb dieser von der Ausbildung der wich-

tigsten Phytozönologie bzw. der Zönogenetik herangezogen, vgl. Zólyomi (1951).

Die Vegetationsverhältnisse des Würm III wurden hier bereits charakterisiert (S. 385). Danach ging sowohl die kalte Lössteppe des Alföld und des Hügellandes als auch die spärliche, von Lichtungen durchsetzte *Larix-Pinus cembra*-Taiga über einen durch Birkenhaine ausgezeichneten, teilweise Waldtundrenzustand in geschlossenere *Pinus silvestris-Betula*-Wälder über. In den Kiefernwäldern der Ebene und des Hügellandes traten später auch die zurückgewanderten *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia* und *Fraxinus* auf. Im Inneren des Alföld kann man aber auch danach höchstens Waldsteppen annehmen, und die kalte Steppe der Lössgebiete (deren zönotisch-floristische Zusammensetzung heute noch nich bekannt ist) dürfte zum Teil unmittelbar in die Steppe der postglazialen Wärmezeit übergegangen sein. In den niedrigeren Gebieten setzte im Übergang vom Pleistozän zum Holozän eine neue Moorbildung ein. Die dominierende Art der Felsenrasen des Mittelgebirges war noch immer die im vorherigen Glazial aus dem Hochgebirge herabgewanderte *Sesleria*, zusammen mit klimatisch anspruchloseren Arten, doch mit subalpinem Charakter, während an lokal günstigen, geschützten Stellen (besonders auf Dolomit) sich interglaziale, tertiäre Relikte an sie anschlossen. Das *Seslerietum* bildete einen Komplex mit dem *Pinetum*.

Mit dem Anbruch der postglazialen Wärmezeit verschwand das *Pinetum silvestris* ganz plötzlich und wurde auf die meistens sauren, schotterigen Böden des westlichen Transdanubiens zurückgedrängt, blieb aber eine Weile als »Relikt-Föhrenwald« vielleicht auch noch im westlichen Teile des Mittel gebirges erhalten (Dolomit!). Unter dem extrem kontinentalen, warmwerdenden Klima bildete sich im Alföld gleicherweise auf Flugsand, Löss- und Szik (Alkali)-boden eine klimatische Steppe aus, so dass selbst auf dem Überschwemmungsgebiet der Flüsse die Auenwälder, das *Saliceto-Populetum* und das *Ulmeto-Fraxineto-Roboretum* sich nur teilweise schlossen. Im Mittelgebirge wurden die subalpinen Felsenrasen zurückgedrängt bzw. sie begannen sich zu Karstrasen umzuwandeln, die kontinentalen Hangsteppen dehnten sich mächtig aus. Diese Zeit stellt die kritischeste Periode für das Überdauern der glazialen Moor- und Felsenreliktarten dar. Im Hügel- und Bergland bildeten sich weiter unten die *Querceta* der Waldsteppe, weiter oben hingegen das *Tilo-Fraxinetum* und das *Acereto-Fraxinetum* (eines der Hüter der glazialen Elemente) aus. Mit anderen Worten, an Stelle der finiglazialen Nadelwälder traten die Laubwälder. In der zweiten Phase der Wärmezeit brachen, entsprechend dem submediterranen Charakter des Klimas, Phytozönosen von submediterranen Karstrasen und Karstwäldern aus dem Süden nach Ungarn ein (*Festuco-Brometum*, *Querceto-Cotinetum*). Auch die Steppe des Alföld bereicherte sich mit zahlreichen mediterranen Elementen, es setzt die Bewaldung ein, der Steppeneichenwald und das *Ulmeto-Fraxineto-Roboretum* breiteten sich aus.

Mit dem Kälter- und Feuchterwerden des Klimas bildete sich dann in der pollenanalytischen Buchenzeit in der Mitte des Alföld die Waldsteppe aus, die Wälder an den Rändern der Tiefebene und weiter oben schlossen sich vollkommen, die torfbildenden Wiesenmoore begannen sich rasch zu entwickeln, es trat das *Querceto-Carpinetum* in den Vordergrund, im Mittelgebirge und in Transdanubien auch das *Fagetum*. Es bildete sich die Buchenzone aus. Das *Tilio-Fraxinetum* zog sich auf die Blockhalden und felsigen Kämme zurück, während das *Querceto-Cotinetum* auf die exponiertesten Südhänge und Grate zurückgedrängt wird, wobei es die dortigen Felsenrasen und Steppenwiesen wesentlich einengt. Zu dieser Zeit drang die Buche auch in die Baumschicht der gemischten Felsenwälder der Nordhänge ein *(Fageto-Ornetum, Fagetum seslerietosum)*. Mit der zunehmenden Ausbildung von Podsolböden dehnte sich auch das *Querceto-Luzuletum* aus und auch das *Querceto-Potentilletum albae* nahm seinen heutigen Platz (meistens auf Kosten des *Querceto-Lithospermetum)* in Besitz. Auf die danach in der historischen Zeit erfolgten neueren Veränderungen soll hier nicht eingegangen werden.

Die vorstehende Rekonstruktion weist in vieler Hinsicht nur einen theoretischen Charakter auf und bedarf deshalb noch der weiteren Erforschung von Einzelheiten und weiterer Ergebnisse, um als bewiesen gelten zu können.

III. Probleme und Aufgaben

a) *Die Frage der Vegetationszonen des Spätglazials und des späten Pleistozäns in Ungarn.*

F i r b a s zeichnet in seinem, im Jahre 1949 erschienenen pollenanalytischen Werke »Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas« die Vegetationskarte Mitteleuropas für die jüngere Tundrenzeit (III) des Spätglazials. Auf dieser verlegt er die *Betula-* und *Pinus*-Waldgebiete *in die Mitte* des Böhmischen und des Pannonischen Beckens (dessen westlicher Rand noch auf der Landkarte zu sehen ist). Eine ähnliche Vorstellung haben sowohl er als auch B e r t s c h (1940) bezüglich des Pannonischen (Karpaten-) Beckens während der Würmglaziale.

Demgegenüber besitzt der Verfasser der vorliegenden Abhandlung folgende Vorstellung über die obigen Zeiten (vgl. S. 385). In der Mitte und an den Seiten der Karpatenbecken breitete sich bis zu einer Höhe von 400—450 m ü. d. M. die kalte Lössteppe aus, die nur in der Nähe von Flussläufen, an lokal günstigeren Stellen von kleineren, spärlichen *Larix-* und *Pinus cembra*-Gruppen, von *Pinus-montana*-Gestrüpp — besonders zur Zeit der Übergänge zwischen Glazialen und Subglazialen — unterbrochen war. Oberhalb der kalten Steppenzone folgte bis ungefähr 900 m ein nur locker geschlossener, grasiger *Larix-* und *Pinus cembra*-Gürtel zusammen mit *Pinus montana*-Gestrüpp, die sich dann nach oben zu an die alpinen Rasen anschlossen, die zwar in Ungarn wegen des Fehlens hoher

Berge nur lückenhaft vertreten waren, in den Karpaten jedoch eine ausgebreitete Zone bildeten.

Diese Vorstellung wird durch folgende Tatsachen gestützt : 1. der extreme Charakter und der Niederschlagsmangel der kontinentalen Lössteppenperioden der Glaziale ist in den Becken am ausgeprägtesten. 2. Die vertikale obere Grenze des Lösses in Ungarn befindet sich im allgemeinen in einer Höhe von 400—450 m. 3. Die Funde von Holzkohlenresten von Feuerstellen des Urmenschen der Würmglazial- bzw. der Würmstadialzeiten (Subalyuk-Höhle usw.).

b) *Die Pollenanalyse als Hilfsmethode bei der geologischen Altersbestimmung.*

Zu einer stratigraphischen Einteilung der beiden jüngsten Zeiten der Erdgeschichte, des Pleistozäns und des Holozäns, ist die fossile *Molluskenfauna* nicht genügend altersbestimmend, während auf Grund der Wirbeltiere nur eine grosszügigere Gliederung möglich ist, da die Schichten in vielen Fällen überhaupt nicht oder nur kaum Reste von Wirbeltieren enthalten. Da den Klimaveränderungen im Quartär eine entscheidende Bedeutung zukommt und diese in den Veränderungen der Vegetation gut widergespiegelt werden, so sind die in den im Wasser abgelagerten Sedimenten vorkommenden fossilen Pollen, welche die grosse regionalen Vegetationsveränderungen anzeigen, die am zahlreichsten und am allgemeinsten verbreiteten altersbestimmenden Reste. Aus diesem Grunde ist auch die Pollenanalyse eine unumgängliche Hilfswissenschaft der Quartärgeologie. Wie aus den ausländischen Forschungen ersichtlich kann sie aber auch darüber hinausgehend bei der Untersuchung der tertiären Schichten und der Braunkohlen mit Erfolg angewandt werden.

In Ungarn wurde die erste Pollen- bzw. Sporenuntersuchung von tertiären Braunkohlen unter Leitung P o t o n i é s von G e l l e t i c h ausgeführt (Berlin, 1933). Dem Verfasser war es vergönnt, zu der Lösung einer Frage über die Pliozän-Pleistozän-Grenze eines Bohrmaterials von S c h e r f (aus dem Dorf Ságvár, südlich vom Balaton) mittels der Pollenanalyse beitragen zu können. Dabei gelang es ihm, neben den Pollen vom Typus des im Pliozän vorherrschenden *Pinus silvestris* und *P. haploxylon* auch (zum ersten Mal aus Ungarn) *Tsuga (cf. diversifolia* und *cf. canadensis)* nachzuweisen (Z ó l y o m i 1937 in F r a n z—H ö f l e r—S c h e r f : Zur Biosoziologie des Salzlachengebietes am Ostufer des Neusiedlersees. Verh. d. Zool.—Bot. Ges. Wien, **76-77**, S. 310—311.). Im Jahre 1950 übergab der Geologe G. W e i n eine Steinkohlen-Liegendenschicht aus dem Jura (Lias) des Bergwerkes von Komló zur Prüfung. In diesem (Probe Nr. 5) wurden einige Pollen vom *Pinus haploxylon*-Typus gefunden.

Inwieweit die Pollenanalyse zur Bestimmung des erdgeschichtlichen Alters beitragen kann, soll hier an der Frage der Entstehungszeit des Balaton gezeigt werden.

Die diesbezügliche Meinung von L ó c z y (1913) lautet folgendermassen : »Meine sämtlichen geologischen Angaben bezeugen, dass diese Becken am

Anfang des Pleistozäns infolge von lokalen tektonischen Einbrüchen enstanden sind« . . . »und sich verhältnismässig ziemlich spät, *ganz am Ende des Pleistozäns* zu dem heute einheitlichen Wasserspiegel (des Balaton) vereinigt haben« (S. 515).

Der Wellenschlag unterhöhlte die Ufer. »Mit dem Zurückweichen der Ufer ging auch die Auffüllung der am Fusse des Balatonhochlandes gelegenen ursprünglich grösseren Vertiefungen einher. Das Tal des Flusses Sió, das zeitweise kein Wasser aus dem dann abflusslos gewordenen Balaton durchliess, gewährt auch jetzt nicht genügend Möglichkeit zum Abtransport des in den Balaton fallenden Flugstaubes und des durch die Bäche herangeförderten und infolge der Abrasion der Ufer enstandenen Materials, so dass auch jetzt eine Materialanreicherung am Boden des Balaton stattfindet, die zur Zeit des vorhergehenden trockeneren Klimas noch grösser war. Je mehr der Seeboden zur Zeit der Wasserzunahme anwächst, desto höher und breiter wird der Wasserspiegel werden, wodurch die Ufer immer mehr abgetragen werden und zurückweichen« (S. 516). »Das Bett des Balaton sitzt auf pontischen Schichten«. Von den vom Wasserspiegel des Balaton her durchgeführten ohrungen erreichten die meisten die unmittelbar unter den alten Ablagerungen des Sees liegenden pannonischen Schichten (S. 471). »Die aus den Bohrungen zutage geförderten gelben Proben aus der pontischen Schicht weisen darauf hin, dass die Oberfläche der pannonisch-pontischen Schichten sich anfänglich im Trockenen befunden hat und dass sie einer bedeutenden subaerischen Verwitterung ausgesetzt war.« . . . »Im allgemeinen wird der pliozäne Untergrund des Seebodens durch sandigen Ton vertreten, der nahe zum Nordufer tiefer liegt als in der Seemitte und längs des Südufers.« »In den Bohrungen konnten nicht die geringsten Spuren levantischer Schichten entdeckt werden« (S. 475). Die Angaben weichen an den verschiedenen Stellen des Textes und in den verschiedenen Tabellen voneinander ab und zeigen, wie wenig sicher L ó c z y in der Trennung der pannonischen von den pleistozänen Schichten war. Ähnlicherweise stellt er fest : »Weder das untersuchte Gesteinsmaterial noch die Schnecken geben genügend Daten, um die pleistozänen und holozänen Ablagerungen am Boden des Balaton voneinander trennen zu können« (S. 474). »Die in einer Tiefe von 5—7 m sich hinziehende Torfschicht beweist, dass im Leben des Balaton einst eine Torfmoorfläche vorhanden war, die etwas tiefer lag als der heutige Seeboden, *deren Alter wir aber nicht bestimmen können.* Zwar sagt der *P. silvestris*-Zapfen etwas über das damalige Klima der Gegend aus ; doch bietet sich eine ganze Reihe von Möglichkeiten« . . . . . »*Aus Bequemlichkeit* (!) nehme ich diese Torfschicht als Abschluss der pleistozänen Ablagerungen bzw. als Beginn der holozänen Sedimente des Balaton an« (S. 475). »Die vom Torf angezeigte Wasseroberfläche von einem Niveau von —6 m und die Abrasionsterrassen von +6 m des pleistozänen Balaton bezeichnen die einzigen bewiesenen extremen Wasserschwankungen des Sees« (S. 541).

»Der unter dem Torf befindliche feinschotterige Sand bei Alsóörs, im Winkel von Aszófő, zwischen Tihany und Udvari in der Seemitte, bei Akali, bei Szántód und zwischen Boglár und Révfülöp in der Seemitte beweist, dass der Boden des Balaton trocken oder aber nur zeitweise von Wasser bedeckt war, weil sonst die von der umgebenden Ufern herabfliessenden Bäche ihr feinschotteriges Schwemmgut nicht bis zur Mitte des Beckens hätten befördern können« (S. 561). An einer anderen Stelle schreibt er über das in die trockenen, höchstens periodisch sumpfigen Vertiefungen abgelagerte Bachgeroll vom nördlichen Uferrand.

Er stellt weiters fest: »Während der Lössbildung bestand auch eine unmittelbare ununterbrochene Landverbindung zwischen den Bergen des Balatonhochlandes und dem Hügelland des Komitates Somogy« (S. 513).

Lóczy mass zwei Jahre hindurch in der Bucht von Kereked (auf einem Floss) die Verdunstung und zusammen mit ihr auch die Menge des in den Balaton fallenden feinen Staubes. Dieser machte jährlich eine 0,57 mm dicke Staubschicht aus, was auf den Bodenschlamm des Balaton umgerechnet ergab, dass zur Bildung des über der Torfschicht befindlichen — nach Lóczy — holozänen Schlammes 8400 Jahre notwendig gewesen wären. Diese Folgerung von Lóczy ist natürlich falsch, weil man den Bodenschlamm ja nicht als allein aus Flugstaub enstanden annehmen darf (er weist nämlich teilweise einen sapropelen Charakter auf, bzw. der hohe Karbonatgehalt ist zum Teil biogener Herkunft, und auch das Schwemmgut der Flüsse und Bäche spielt eine massgebliche Rolle).

Cholnoky (1918) befasst sich ausführlich mit den Uferbildungen des Balaton, mit den Nehrungen. Er versuchte ihre Enstehung mit den Klimaveränderungen bzw. den Wasserstandsveränderungen des Balaton im Quartär in Zusammenhang zu bringen. Er unterscheidet vier Arten von Nehrungssystemen, von denen er das erste dem Pleistozän und die weiteren drei dem Holozän zuordnet (vgl. 1910).

Die neuesten geomorphologischen Forschungen und das Ergebnis der eigenen im Jahre 1942 durchgeführten Aufnahmen wurde zuletzt von Bulla (1943) zusammengefasst. Er gelangt auf Grund der Bachtäler des Balatonhochlandes, der alten Abrasionsterrassen und Lössgebilde zum Ergebnis, dass *der Balaton in der letzten Zwischeneiszeit, im Riss-Würm-Interglazial enstanden ist.* Denselben Schluss zog auch Kéz aus der Untersuchung der Terrassen des Zalatales.

Bulla brachte dann die Untersuchung der alten Abrasionsterrassen des Balaton, die zu höheren Wasserständen als die heutigen gehören, um ein gutes Stück weiter. Korcsmáros beschreibt — in seiner Dissertation im Jahre 1939 — am Ufer der Bucht von Keszthely eine 6—10 m hoch gelegene Seeterrasse aus der Eiszeit und 3 niedrigere, 320, 230 und 165 cm über dem heutigen mittleren Wasserstand befindliche Abrasionsterrassen, sowie in Übereinstimmung mit Cholnoky vier Nehrungen. Bulla gelingt es im Laufe

seiner Forschungen, an zahlreichen Stellen des Nordufers in 6—8 m, 300—400, 180—250 und 140—150 cm Höhe über dem Nullpunkt sich hinziehende Abrasionsterrassen nachzuweisen.

K o r c s m á r o s war übrigens der erste, der versuchte, die Ergebnisse der ungarischen Pollenanalysen (Z ó l y o m i, 1931, 1936) mit den Klima- und Vegetationsveränderungen zu verknüpfen. Nach seiner Meinung »stammt die 6—10 m hohe IV. Abrasionsterrasse aus der Eiszeit, die in einer Höhe von 300—400 cm befindliche Abrasionsterrasse wurde durch die Abrasionstätigkeit des zur Zeit des kühlen, niederschlagsreichen Klimas der Buchenzeit angeschwollenen Sees hervorgerufen, die II. Abrasionsterrasse dürfte den Wasserstand des Balaton in der Zeit vor der römischen Eroberung bezeichnen, und die niedrigste Abrasionsterrasse würde die Abrasionsuferwand und die dazugehörige Terasse der Gegenwart darstellen.« »Es ist möglich, dass die Überlegungen K o r c s m á r o s' richtig sind« — schreibt B u l l a —, »doch kann man solange keine bestimmte Stellung in bezug auf das Alter der Ausbildung der niedrigeren Abrasionsterrassen beziehen, als die Strandlinien des Südufers noch unerforscht und die räumlichen und zeitlichen Zusammenhänge zwischen Abrasionsterrassen und Nehrungen durch die Forscher noch unaufgedeckt sind.«

Im weiteren sagt dann B u l l a: »Nach dem hohen Wasserstand des Riss-Würm-Interglazials, im letzten Glazial . . . . . sank der Wasserstand des Balaton. Wann aber der um 6 m tiefere Wasserstand als heute erreicht wurde, wann der Wiesenmoorzustand eingetreten ist, darüber *dürfte der Morphologe kaum etwas mit Gewissheit aussagen können*« . . . . . »dies fällt wahrscheinlich in die unmittelbar auf das Maximum des Glazials folgende Zeit oder vielleicht auch schon in die postglaziale Kiefern-Birkenzeit.« L ó c z y betrachtet diesen Prozess als Abschluss der pleistozänen Ablagerungen des Balaton. »Doch ist auch die Richtigkeit der Meinung von K o r c s m á r o s nicht von der Hand zu weisen, er verlegt den Wasserstand von —6 m des Balaton in die postglaziale Warmsteppenperiode, in die Zeit der kontinentalen Haselzeit.«

Nach der Behandlung der Ergebnisse der geologischen und geomorphologischen Altersbestimmungen bzw. der aus ihnen abgeleiteten Schlüsse sei nun über die Folgerungen berichtet, die aus der pollenanalytischen Untersuchung der Bodensedimente des Balaton sowohl auf dessen Alter als auch auf die Entstehungszeit einzelner Ablagerungen gezogen werden können (vgl. S. 387—392).

Auf Grund der bisher aufgearbeiteten Bohrungen darf auf pollenanalytischer Grundlage als bewiesen gelten, dass *der Balaton erst am Ende des letzten Glazials, nach dem Maximum des Würm III* vor etwa 15 000—20 000 Jahren enstanden ist. Seesedimente aus einer früheren Zeit konnten bisher nämlich nicht nachgewiesen werden. Obwohl der Verfasser bezüglich der tertiären Schichten bis jetzt erst präliminäre und orientierende Pollenanalysen ausgeführt hat, ist schon zu sehen, dass die tertiären und quartären Sedimente auf pollen-

analytischer Grundlage gut voneinander abgegrenzt werden können. Selbst in zusammengespülten Sedimenten können die tertiären und quartären Pollen gut unterschieden werden. Obzwar L ó c z y in seinen Balatoner Bohrungen keine levantinischen Schichten nachzuweisen vermochte, befindet sich auf Grund der pollenanalytischen Untersuchung zwischen Szigliget und Balatonfenyves (Bohrung Nr. III) unter den untersten sterilen Schichten des Balaton wahrscheinlich eine zusammengespülte fluviatil-sublakustre feingeschichtete Sedimentreihe aus dem Ende des Pliozäns.

Es ist nicht möglich, allein auf Grund der Pollenanalyse der Bodensedimente sich über das Alter der einzelnen Abrasionsterrassen des Balaton mit Gewissheit zu äussern. Dagegen können die Zeiten des geringen Wasserstandes des Sees durch die Pollenanalyse mit völliger Gewissheit bestimmt werden. Die Bildung der unteren Torfschicht fällt zweifellos in den Beginn der nacheiszeitlichen Wiederbewaldung (2. Phase) und gehört noch dem Ende des Pleistozäns an. Ihr Alter ist im Gegensatz zu den oben beschriebenen veränderlichen unsicheren Schlüssen klargestellt. Der Haselphase der postglazialen Wärmezeit entspricht entweder eine obere Torfschicht oder aber eine Schichtenlücke. Auch die Altersbestimmung der verschiedenen limnischen Fazies der Ablagerungen des Balaton kann mit Hilfe der Pollenanalyse vorgenommen werden.

Zu einer genauen Kenntnis der Ausbildung des Balaton und seines Beckens bedürfte es weiterer Bohrungsreihen und Profilaufnahmen. Mit diesen müssten dann auch die tektonischen Fragen geklärt werden, zumal beim Balaton auch mit ganz jungen, zum Teil periodischen Krustenbewegungen zu rechnen ist!

c) *Die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Waldbestände auf pollenanalytischer Grundlage.*

Die pollenanalytischen Untersuchungen betreffs der Entwicklungsgeschichte der Wälder bringen meistens Licht in die grossen regionalen Veränderungen. Die ausführliche Pollenanalyse von Sedimenten der von Wäldern eingeschlossenen kleineren Moore und Seen ermöglicht indessen, auch die Entwicklungsgeschichte der in unmittelbarer Nähe befindlichen Waldbestände und deren Böden zu beleuchten. In dieser Beziehung könnten auch mehrere wesentliche Fragen der Forstwirtschaft einer Lösung nähergebracht werden (Bodenermüdung, Frage des Bestandeswechsels, Angaben zur Bodengenetik von W i l j a m s).

d) *Die Berücksichtigung der historischen Gesichtspunkte in der Limnologie.*

Für die limnologischen Untersuchungen wäre es von Nutzen, die Seesedimente nicht nur pollenanalytisch, sondern auch vollständig mikro-paläontologisch aufzuarbeiten. In den für pollenanalytische Zwecke hergestellten Präparaten konnten in grosser Menge z. B. *Pediastrum*-Arten und in einigen Horizonten auch Kieselalgen angetroffen werden. Mit entsprechend ausgearbeiteten Methoden wäre auch deren qualitative und quantitative Auswertung möglich. In Kenntnis

des ökologischen Charakters der einzelnen auftretenden Arten könnte auch auf die Veränderungen der Umwelt bzw. des Charakters und des biologischen Zustandes des Sees geschlossen werden. Auffallend war z. B., dass die im holozänen Schlamm des Balaton häufige Art *Pediastrum clathratum* in den Schichten des Endes des Pleistozäns fehlt. Die Anwesenheit von salzresistenten *Diatoma*-Arten in den Schichten der Haselzeit weist auf eine Erhöhung der Salzkonzentration hin. Die stärkere Hervorhebung des historischen Gesichtspunktes und seine Verknüpfung mit den pollenanalytischen Ergebnissen dürfte zweifellos die weitere Entwicklung der Limnologie fördern.

e) *Die Frage der Verknüpfung mit den archäologischen Funden.*

Aus dem hier vorgeführten Beispiel des Balaton war ersichtlich, dass eine Verknüpfung der pollenanalytischen Horizonte mit den archäologischen Funden nur mittelbar möglich war. Im Torfe der sich an den Balaton anschliessenden Niedermoore wurden schon zahlreiche urgeschichtliche Siedlungen gefunden. Die pollenanalytische Aufarbeitung dieser Fundstätten bzw. Schichten — und auch die der übrigen Fundorte im ganzen Lande (Sárrét-, Marcal-Moorgebiet usw.) darf nicht weiter hinausgeschoben werden. Ihre Ergebnisse werden sowohl von der Pollenanalyse als auch von der Archäologie dringend erwartet!

SCHRIFTTUM

Aario, L., 1940 : Waldgrenzen und subrezente Pollenspektren in Petsamo Lappland. — Ann. Acad. Sc. Fenn. Helsinki, Ser. A. **54**/8, S. 1—120.

Assarson, G.—Granlund, E., 1924 : En metod för pollenanalys av minerogena jordater. — Geol. För. Förh. Stockholm, **46**.

Аветисян, Е. М., **1950** : Опрещенный ацетолизный метод обработки пыльцы. — Ботанический журнал, 35, стр. 385—386.

Bacsák, Gy., 1942: Die Wirkung der skandinavischen Vereisung auf der Periglazialzone. — Meteorológiai Intézet kiadv. Új sor, **13**, S. 41—86.

Bertsch, K., 1942 : Lehrbuch der Pollenanalyse. Handb. d. prakt. Vorgeschichtsforsch., Reinert, Stuttgart, **3**, S. 1—195.

Borbás, V., 1900 : A Balaton flórája. A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei. (Die Flora des Plattensees. Die Ergebnisse der wissenschaftlichen Erforschungen des Plattensees. Nur ungarisch.) — **II**/2, S. 1—431. II. Teil S. 176, 218 usw.

Boros, Á., 1952 : Pleisztocén mohák Magyarországon. (Pleistozäne Moose in Ungarn. Nur ungarisch.) — Földtani Közl. **82**, S. 294—301, Tab. XIV—XV.

Bremoυna, M.—Sobolewska, M., 1939 : Studies on the Pollen Rain of Forest Trees in the Puszcza Bialowieska. — Sylwan. Soc. forest. de Pologne, Lwow.

Bulla, B, 1943 : Geomorfológiai megfigyelések a Balaton-felvidéken. (Geomorphologische Beobachtungen im Balatonhochland. Nur ungarisch.) — Földr. Közlemények, **71**, S. 18—45.

Bulla, B., 1943 : Über die Ausbildung und das Alter des Balaton-Sees. Internat. Zeitschrift der Ungarischen Geographischen Gesellschaft, **71**, S. 1—24.

Campo, M., 1950 : Résultats d'analyses polliniques effectuées au Bois de Boulogne à Paris. Coefficients de représentation pollinique. — Journal des Recherches du CNRS, no. 12, Extrait S. 1—4.

Černjavski, P.—Kirilin, G., 1934 : Über die Flora der organogenen Sedimente der posttertiären Schichten bei Sisak. — Vesnik geoloskog instituta kr. Jugoslavije knjiga, **3**/1, (1933) S. 186—198.

Cholnoky, E., 1910 : Les variations climatiques postglaciaires en Hongrie. — Geologorum Conventus, **XI**. 1910. — Postglaziale Klimaveränderungen, Stockholm, S. 125—128.

Erdtman, G. E., 1936 : Neue pollenanalytische Untersuchungsmethoden. — Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich für das Jahr **1935**, Zürich, S. 38—46.

Erdtman, G. E., 1943 : An Introduction to Pollen Analysis. Walthan, Mass., S. 1—239.

Erdtman, G. E., 1952 : An Introduction to Palynology. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. 1. Angiosperms. Uppsala.

Faegri, K.—Iversen, J., 1950 : Text-book of Modern Pollen Analysis. Copenhagen, S. 1—168.

Федорова, Р. В., 1950 : Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба. — Материалы по геоморфологии и палеографии СССР. Работы по спорово-пыльцевому анализу. 3, Москва, стр. 203—255.

Firbas, F., 1934 : Über die Bestimmung der Walddichte und der Vegetation waldloser Gebiete mit Hilfe der Pollenanalyse. — Planta, **22**, S. 109—145.

Firbas, F., 1937 : Der pollenanalytische Nachweis des Getreidebaus. — Zeitschrift für Botanik, Jena, **31**, S. 447—478.

Firbas, F., 1949 : Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Jena. S. 1—480.

Florschütz, F., 1939 : Die paläobotanische Grenze Pleistozän-Holozän in den Niederlanden. — Receuil des Travaux botaniques néerlandais, **36**, S. 550—558.

Fries, M., 1951 : Pollenanalytiska vittnesbörd om senkvartär vegetationsutveckling, särskilt skogohistoria, i nordvästra Götaland. — Zusammenfassung : Pollenanalytische Zeugnisse der spätquartären Vegetationsentwicklung, hauptsächlich in der Waldgeschichte, im nordwestlichen Götaland. — Acta Phytogeographica Suecica, **29**, Uppsala. S. 1—220. Tab. 1—8.

Gaál, I., 1935 : A bánhidai Szelim-barlang ásatása. (Die Ausgrabung der Selim-Höhle bei Bánhida. Nur ungarisch.) Nachtragshefte zum Term. tud. Közlöny, **67**, S. 9—63.

Gams, H., 1935 : Beiträge zur Mikrostratigraphie und Paläontologie des Pliozäns und Pleistocäns von Mittel- und Osteuropa und Westsibirien. — Eclogae geol. Helv. **28**, S. 1—31.

Gáyer, Gy., 1925 : Entwicklungsgeschichtliche! Pflanzengeographie des Komitates Vas (Eisenburg) und der pränorische Florengau. — (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung.) — Vasvármegyei Múzeum **I.** Évkönyve, S. 1—44. Tab. 1—2.

Greguss, P., 1936 : Die Holzkohlenreste des ersten Paläolith-Fundes in der ungarischen Tiefebene. — Dolgozatok a m. kir. Ferencz József Tudományegyetem Archeológiai Intézetéből, Szeged, **12**, S. 20—25.

Greguss, P., 1940 : Kritische Bemerkungen zu den Bestimmungen der ungarischen prähistorischen Holzkohlenreste. — (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung). — Botanikai Közlemények, **37**, S. 189—195.

Greguss, P., 1940 : Pollenanalytische Untersuchung des freigelegten Mammut und Kohlenfundes von Öthalom (Szeged). — Szegedi Városi Múzeum kiadványai. Ser. **2**, S. 1—6, Tab. A—C et I—IV.

Greguss, P.—Szalai, I., 1950 : The charcoal remnants of the cave of Solymár. — (Ungarisch mit englischer Zusammenfassung.) — Földtani Közlöny, **80**, S. 195—198.

Greguss, P.—Szalai, I., 1950 : The xylotomie examination of the pleistocen wood-material of the cavity at »Mélyvölgy«. — (Ungarisch mit englischer Zusammenfassung.) — Földtani Közlöny, **80**, S. 266—270.

Gritschuk, W. P., 1937 : Eine neue Methode der Bearbeitung der Sedimentgesteine zwecks Pollenanalyse. — (Russisches Original mit deutschem Auszug.) — INQUA **3**.

Гричук, В. П., 1950 : Растительность русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. — Материалы по геоморфологии и палеографии СССР. Работы по спорово-пыльцевому анализу. 3, стр. 5—202.

Гричук, В. П., 1950 : Опыт выделения различных генераций пыльцы по степени и метаморфизации в межстадиальных отложениях у с. Ильенского. — Труды спорово-пыльцевой конференции, Палеогеограф, сб. № 1 МГУ.

Gross, W., 1927 : Kohlenpetrographische Untersuchungen auf Grund des spez. Gewichts der einzelnen Komponenten, die durch Zentrifugieren in schweren Flüssigkeiten erhalten wurden. — Fortschritte der Mineralogie, Kristallographie und Petrographie, **12**, Berlin, S. 36—37.

Hillebrand, J., 1935 : Die ältere Steinzeit Ungarns. — Archaeologia Hungarica, **17**, S. 1—40.

Hofmann, E., 1948 : Das Flyschproblem im Lichte der Pollenanalyse. — Phyton, Vol. **1**, Horn, N. Ö. S. 80—101.

Hollendonner, F., 1926 : Mikroskopische Untersuchungen der ungarländischen prähistorischen Hölzer und Holzkohlen. — (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung.) — M. Tud. Akad. Mat. és Term.-tud. Ért. **42**, S. 178—204.

Hollendonner, F., 1930 : Die Lössmagdalénien-Fundstelle von Ságvár. *(Lackó—Gaál—Hollendonner—Hillebrand.)* Archeológiai Értesítő, **44**, S. 213—223.

Hollendonner, F., 1931 : Das Ergebnis der Ausgrabungen zu Ságvár im Jahre 1931. *(Gaál—Hollendonner—Hillebrand.)* Archeológiai Értesítő, **45**, S. 240—250.

Hollendonner, F., 1931 : Die prähistorischen Holzkohlen vom Avas bei Miskolc. — M. Tud. Akad. Mat. és Term.-tud. Ért. **48**, S. 719—730.

Hollendonner, F., 1934 : A Bükk-hegység fái az ősember idejében. (Die Bäume des Bükkgebirges zur Zeit des Urmenschen. Nur ungarisch.) — A Magyar Orvosok és Természetvizsgálók Vándorgyűlésének Évkönyve **(1933)**, S. 224—225.

Hollendonner, F., 1935 : Feststellung der urzeitlichen Wälder des ungarischen Tieflandes auf Grund antrakotomischer Untersuchungen. — (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung.) — M. Tud. Akad. Mat. és Termtud. Ért., **53**, S. 59—69.

Hollendonner, F., 1940 : Untersuchung der fossilen Holzkohlenreste. In : Die Höhle Subalyuk bei Cserépfalu. Geologica Hungarica. Ser. Paleont. **14**, S. 341—348. Tab. I—II.

Iversen, J., 1936 : Sekundäres Pollen als Fehlerquelle. — Danmarks geologiske Undersögelse, København. **4**, R IV/2. S. 1—24.

Jonassen, H., 1950 : Recent Pollen Sedimentation and Jutland Heath Diagrams. — Dansk Botanisk Arkiv, **13**/7. Copenhagen, S. 1—168, T. 1—8.

Kerner, A., 1888 : Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. — Sitzungsberichte d. Akad. d. Wiss. **97**, Abt. 1. Wien, Heft 1—10. S. 7—39.

Kintzler, C., 1936 : Pollenanalytische Untersuchungen von Mooren des westlichen pannonischen Beckens. — Beihefte zum Botanischen Centralblatt, **54**/B. S. 515—546.

Korcsmáros, I., 1939 : A keszthelyi halomgerinc balatoni szinlői. — (Nur ungarisch.) — Földrajzi Közlemények, **67**.

Lämmermayr, L., 1923 : Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. — Fedde Repert. sp. nov. Beihefte **24**. Dahlem.

Lóczy, L., 1913 : A Balaton környékének geológiai képződményei . . . (Die geologischen Bildungen des Balatongebietes. Nur ungarisch. In »A Balaton Tudományos tanulmányozásának eredményei«.) — I/**1**. I. Teil, hauptsächlich SS. 287—305, 461—476, 507—579.

Lüdi, W., 1939 : Analyse pollinique des sédiments du lac de Genéve. — Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève, **51**/5, S. 467—497.

Lüdi, W.—Jeannet, A., 1944 : Sublakustre alluviale Torfe und humose Sande im Luganersee. — Bericht über die Geob. Forschungsinst. Rübel, f. d. J. **1943**, Zürich, S. 72—89.

Markow, K. K.—Poretzky, W. S., (Leningrad) 1935 : Pollen- und diatomenanalytische Untersuchungen über die Geschichte des Finnischen Meerbusens, Ladoga- und Onegasees. — B. B. C. (Beih. Bot. Centralbl.) Prag, **52**/B. S. 389—446.

Mikkelsen, V. M., 1949 : Praesto Fjord. The Development of the Postglacial Vegetation and a Contribution to the History of the Baltic Sea. — Dansk Botanisk Arkiv, **13**/5, Copenhagen S. 1—171, T. 1—19.

Моноссон, М. Х., 1950: Описание пыльцы видов полыней, произрастающих на территории СССР. — Материалы по геоморфологии и палеографии СССР. — Работы по спорово-пыльцевому анализу. 3, Москва, стр. 271—360.

Nemejc, F., 1929 : The Floras of the Czechoslovakian Travertines. — Acta Botanica Bohemica, **8**, S .86—103.

Nemejc, F., 1931 : Palaeobotanical Researches in the Travertine Sediment of Visny and Nizni Ruzbachy at Podolines (Slovakia) and Some Additional Notes to my Studies about the Travertines of the Northern Slovakia. — Preslia, **10**, S. 115—134.

Rempe, H., 1937 (1938) : Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubs durch die Luftströmungen. — Planta, **27**, S. 93—147.

Rudolph, K., 1930 : Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. — B. B. C. (Beih. Bot. Cbl.) **47**/II, S. 111—176. T. 1—6.

Salaschek, H., 1935 : Paläofloristische Untersuchungen mährisch-schlesischer Moore. — B. B. C. (Beih. Bot. Cbl.) **54**. B. S. 1—58.

Sárkány, S., 1938 : Die Holzkohlenreste der Szeleta—Höhle. — (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung.) — Botanikai Közlemények, **35**, S. 221—230.

Sárkány, S., 1939 : Anthrakotomische Untersuchungen von Holzkohlenresten der Istállóskőer Höhle. — (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung.) — Botanikai Közlemények, **36**, S. 329—345.

Sárkány, S.—Stieber, J., 1950: Антракотомическое исследование остатков древесного угля в Селимской пещере. — (Ungarisch mit russischer Zusammenfassung). — Budapesti Tudományegyetem Biológiai Int. Évkönyve, **1**, S. 32—42.

Sárkány, S.—Stieber, J., 1952 : A Remete-Szurdoki alsó barlang alluviális faszene. (Die alluvialen Holzkohlen der unteren Höhle von Remete-Szurdok. Nur ungarisch.) — Magy. Tud. Akad. Biológiai Osztályának Közleményei, **1**, S. 239—254.

Sárkány, S.—Stieber, J., 1952 : Anthrakotomische Untersuchung der bei Tószeg ausgegrabenen Holzkohlenreste. — Acta Archaeologica Acad. Scient. Hung. **2**, S. 125—137.

Scherf, E., 1935 : Geologische und morphologische Verhältnisse des Pleistozäns und Holozäns der Grossen Ungarischen Tiefebene und ihre Beziehungen zur Bodenbildung, insbesondere der Alkalibodenentstehung. — Jahresbericht d. kgl. ung. Geologischen Anstalt (**1925—1928**), S. 265—301.

Scherf, E., 1936 : Versuch einer Einteilung des ungarischen Pleistozäns auf moderner polyglazialistischer Grundlage. — Verh. d. 3. Internat. Quartär-Konferenz, Wien, S. 237—247.

Scherf, E., 1939 : apud *F. Jaeger :* Die Trockenseen der Erde (Die Prannen des Ungarischen Beckens). — Petermanns Geographische Mitteilungen, Ergänzungsheft Nr. **236**, S. 113—117.

Soó, R., 1930 : Über Probleme, Richtungen und Literatur der modernen Geobotanik. Die Pflanzensoziologie in Ungarn. — (Ungarisch, mit deutscher Zusammenfassung). — Magy. Biol. Kut. Int. munkái, Tihany, **3**, S. 1—51.

Soó, R., 1931 : The Vegetation and the Development of the Hungarian »Pusztа«. (Ungarisch mit englischer Zusammenfassung.) Földrajzi Közlemények, **59**, S. 1—17.

Soó, R., 1940 : Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. — Nova Acta Leopoldina. Neue Folge, **9**, No. 56, S. 1—49, Tafel I—X.

Stieber, J. (Budapest), 1952 : Антракотомические и ксилотомические исследования. — (Zusammenfassung : Anthrakotomische und xylotomische Untersuchungen.) — Annales Hist. Nat. Musei Nat. Hung. Ser. nov. 2. S. 261. ff.

Straka, R., 1952 : Zur Feinmorphologie des Pollens von Salix und von Artemisia. — Svensk Botanisk Tidskrift, **46**, Uppsala, S. 204—227. Tab. 1—2.

Szafer, Wl., 1931 : The Oldest Interglacial in Poland. — Bull. de l'Acad. Polonaise des Sciences et des Lettres. Série B/I. S. 19—50.

Szepesfalvi, J., 1930 : Weitere Beiträge zur fossilen Flora des Alföld's (Ungarisches Tiefland). — Magyar Botanikai Lapok, **29**, S. 6—13.

Смолянинова, Л. А. — Голубкова, В. Ф., 1950 : К методике исследования пыльцы. — Доклады Академии Наук СССР. Новая серия, 75, стр. 125—126.

Tuzson, J., 1929 : Beiträge zur Kenntnis der Urvegetation des ungarischen Tieflandes. — Magy. Tud. Akad. Mat. és Term.-tud. Ért. **46**, S. 451—457.

Wenner, C. G., 1944 : Om separeringsmetodik för pollenanalys av sandige jordater. — Geol. Fören. Förhdl. **66**, S. 695.

Земляков, Б. Ф., 1940 : Геологические условия неолитической стоянки у села Вознесения на р. Свири. — Советская Археология, 5.

Zerow, D. (Kiew), 1934 : Postglaziale Geschichte der Wälder und des Klimas der nordwestlichen Ukraine auf Grund von pollenstatistischen Untersuchungen. — B. B. C. (Beih. Bot. Centralbl.), **52**/2, B. S. 193—208.

Zólyomi, B., 1931 : Vegetationsstudien an den Sphagnummooren um das Bükkgebirge in Mittelungarn. (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung.) Botanikai Közlemények, **28**, S. 89—121.

Zólyomi, B., 1932 : L'histoire de mélèze européen. — Bull. de la Soc. Bot. de France, **79**, S. 663—666.

Zólyomi, B., 1936 : Tízezer év története virágporszemekben. (Zehntausend Jahre Geschichte in Pollenkörnchen. Nur ungarisch.) Term. tud. Közlöny, **68**, S. 504—516.

Zólyomi, B., 1936 : Történeti növényföldrajzi kutatások. (Geschichtliche pflanzengeographische Forschungen. Nur ungarisch. Erschienen in *Gombocz, E. :* A magyar botanika története.) Budapest, S. 623—627.

Zólyomi, B., 1937 : Pollenelemzési vizsgálatok a Rákospatak völgyében. (Pollenanalytische Untersuchungen im Rákosbach-Tale. Nur ungarisch.) — Botanikai Közlemények, **34**, S. 82 (84).

Zólyomi, B., 1937 : Az Alföld holocénjének kortörténeti beosztása és megjegyzések a magyar pleisztocén kérdéséhez. (Die chronologische Gliederung des Holozäns der Grossen Ungarischen Tiefebene und Bemerkungen zur Frage des ungarischen Pleistozäns.) —(Vortrag gehalten in der Fachsitzung der Ung. Geograph. Ges. im Febr. 1937.) — Vgl. Földtani Közlöny, **67—68**, in *Bulla, B. :* Der pleistozäne Löss in Karpathenbecken. Sep. 1938. SS. 37, 50 und 65. Vgl. noch Földrajzi Közlemények, 1935, **67**, S. 46—47.

Zólyomi, B., apud *Schmidt, E. R.*, 1940 : Adatok Mezőberény környékének földtani viszonyaihoz. (Angaben zu den geologischen Verhältnissen der Umgebung von Mezőberény. Nur ungarisch.) Sonderabdruck aus der Erklärung des Kartenblattes Nr. 5266/3 von Mezőberény. Budapest. S. 1—30. (Pollen hauptsächlich S. 11—12.) Vgl. noch *Zólyomi, B.*, 1946 : Természetes növénytakaró a tiszafüredi öntözőrendszer területén. (Natürliche Pflanzendecke auf dem Gebiete des Bewässerungssystems von Tiszafüred. Nur ungarisch.) — Öntözésügyi Közlemények, **7—8**, S. 62—74.

Zólyomi, B., 1944 : Új pollenanalitikai módszer. (Eine neue pollenanalytische Methode. Nur ungarisch.) — Botanikai Közlemények, **41**, S. 166 (169).

Zólyomi, B., 1951 : Diskussionsbeitrag (nur ungarisch) zum Vortrag von *Soó, R.* : Die Beziehungen zwischen der Bodenentwicklungstheorie von Wiljams und der Pflanzengeographie (1950). — Magy. Tud. Akad. Biológiai és Agrártudományi Osztályának Közleményei, **1**/1, Budapest. S. 61—64.

Zólyomi, B., 1951 : Фитоценозы и лесомелиорации обнаженных гор Буды. — (Résumé : Les phytocénoses des montagnes de Buda et les reboisement des endroits dénudés.) — Acta Biologica Acad. Scient. Hung. **1**/1—4. S. 7—67.

Zólyomi, B., 1952 : A keleméri Mohos-tavak. (Die Mohos-Moore bei Kelemér. Nur ungarisch.) — Természet és Technika. Új sorozat, **61**/12, S 741—746.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN

Abb. 1. Das Bohrschiff in der Mitte des Balaton, zwischen den Orten Szigliget und Balatonfenyves (Bohrung Nr. III). Im Hintergrund der Berg Badacsony

Abb. 2. Arbeitsstelle im Inneren des Schiffes zur Konservierung der Proben

Abb. 3. Das Bohrschiff beim Dorf Akali. Im Vordergrund die Arbeiterunterkunft

Abb. 4. Im Schlepptau

Abb. 5. Bohrung im Hafen von Szigliget

Abb. 6. Anordnung des Bohrgerüstes und der Bohrstelle am Schiffsheck

Abb. 7. Pollenspektrum aus der Buchenphase. Neben dem vorherrschenden *Fagus*-Pollen einige *Pinus*- bzw. *Quercus*-Pollen. Die Mikroaufnahme veranschaulicht die mit der neuen Methode erzielbare grosse Pollendichte

Abb. 8—9. Pollenspektrum aus der Haselphase : *Corylus*, *Quercus*, *Tilia*, *Pinus*

Abb. 10. Charakteristisches Pollenspektrum der unterhalb des Seebodens gelegenen unteren Torfschicht. Kiefern-Birkenphase : *Pinus*, *Betula*, *Salix*

Abb. 11. Charakteristisches Pollenspektrum des unter der Torfschicht befindlichen Sandes, sozusagen ausschliesslich nur *Pinus*

Abb. 12. Tertiäre *Abies*-Pollen aus den unter den Seesedimenten folgenden umgelagerten pannonischen Schichten

Abb. 13. *Tsuga*-Pollen aus den umgelagerten pannonischen Schichten

Die Lichtbilder sind Originalaufnahmen des Verfassers, die Mikroaufnahmen stammen von B. Párducz

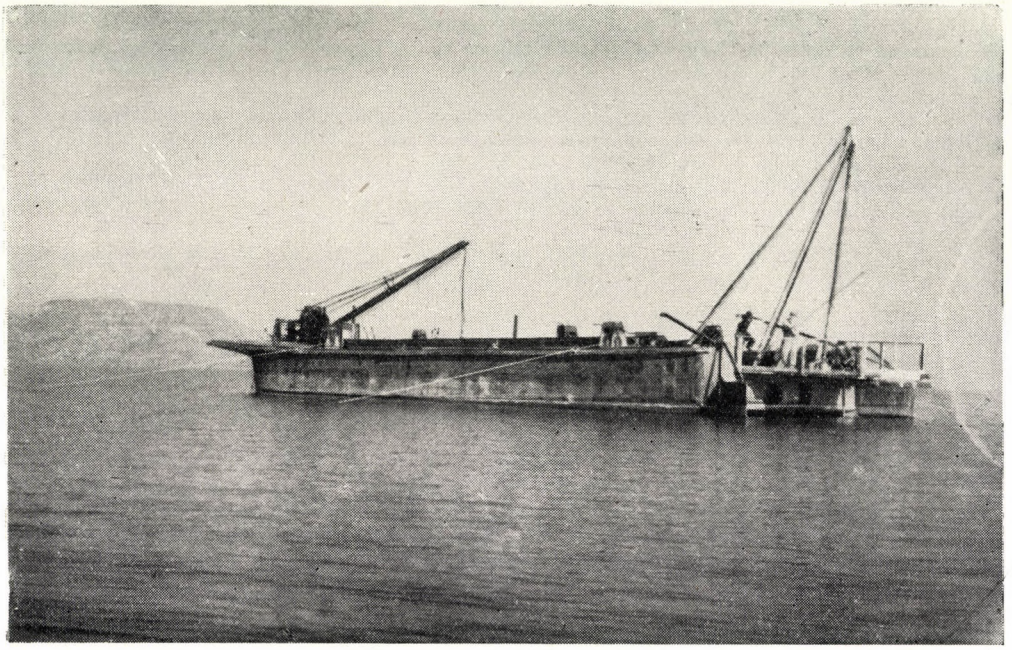


Abb. 1

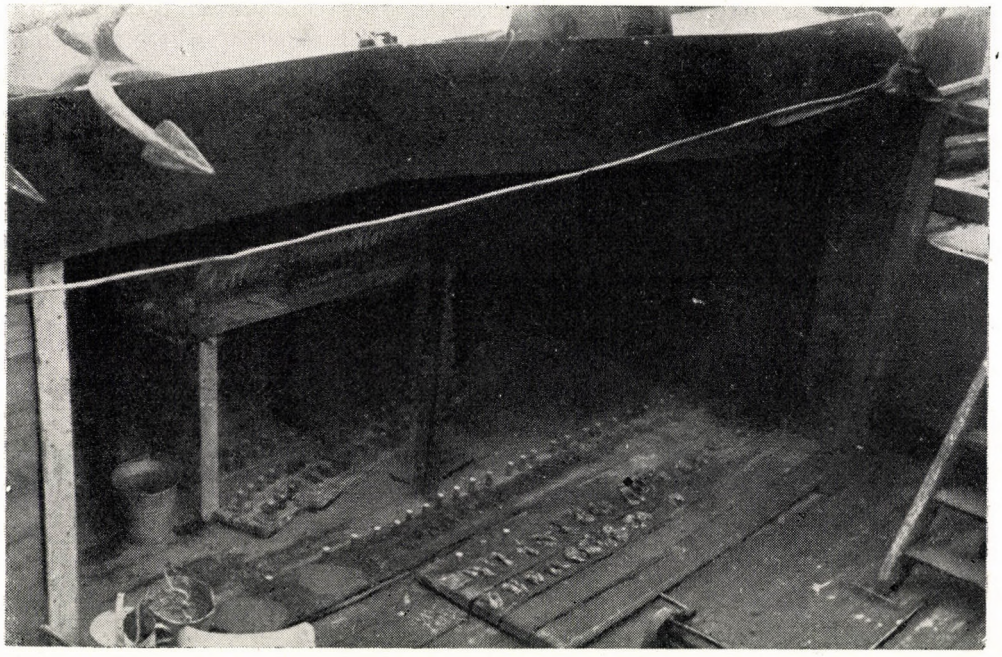


Abb. 2



Abb. 3



Abb. 4



Abb. 5

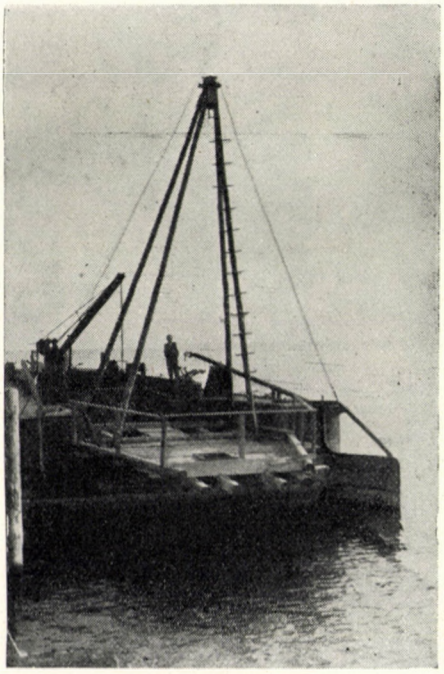


Abb. 6

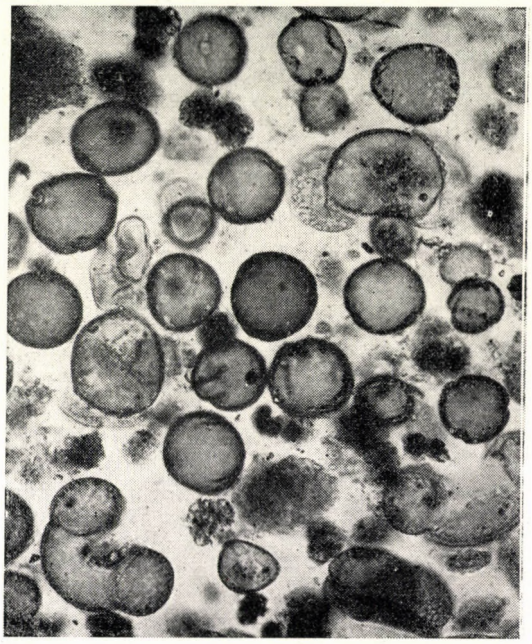


Abb. 7

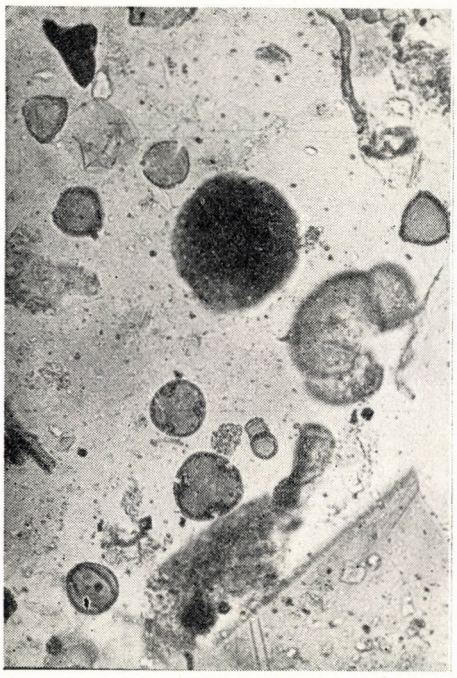


Abb. 8

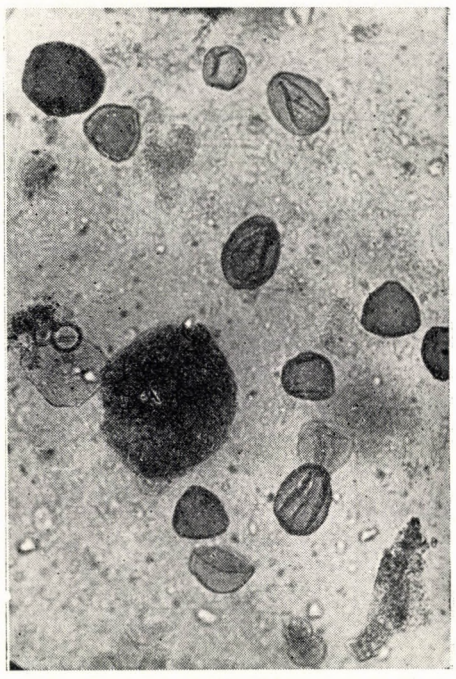


Abb. 9

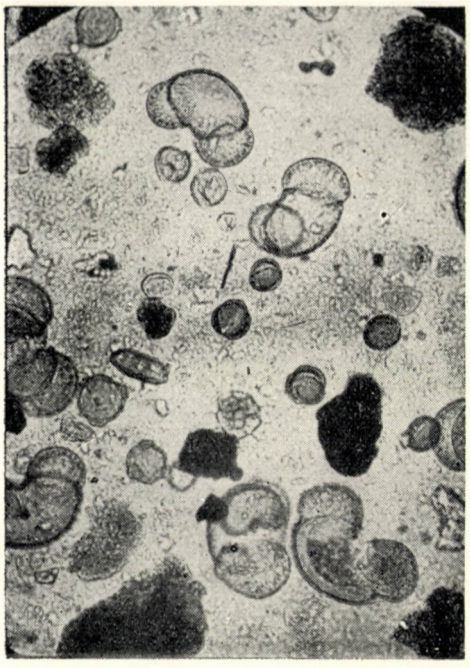


Abb. 10

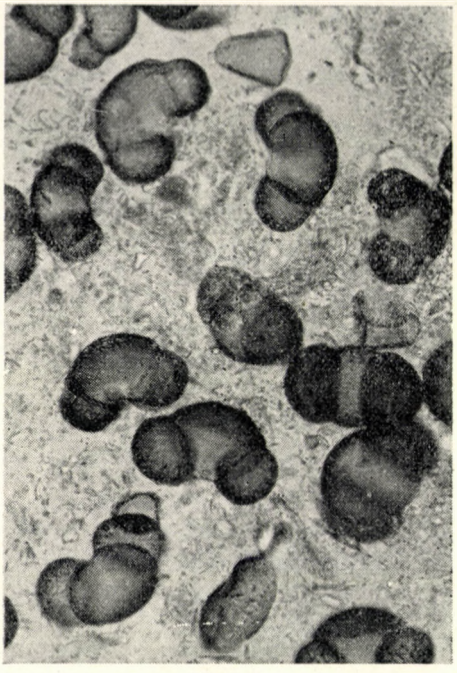


Abb. 11

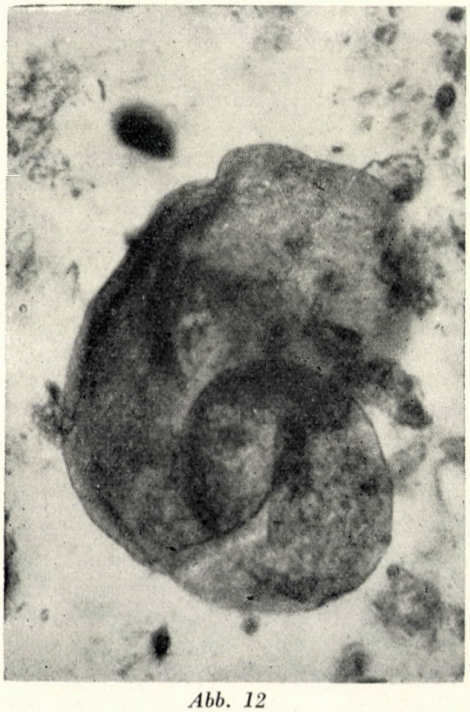


Abb. 12

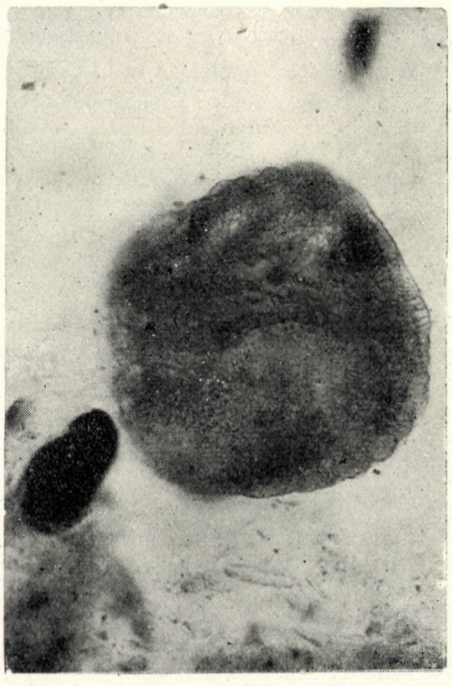


Abb. 13

DISKUSSION

B. BULLA

Dass zum vegetationsgeschichtlichen Vortrag von Z ó l y o m i auch ein Geomorphologe seine Bemerkungen vorbringen will, hat einen zweifachen Grund. Der erste besteht darin, dass ich mich selbst rund zehn Jahre, wenngleich mit anderen Untersuchungsmethoden, nämlich mit den Mitteln der Geomorphologie, mit der Frage der Ausbildung des Balaton befasst habe, wobei ich im Zuge der Untersuchungen zu einem von der früheren L ó c z yschen Hypothese abweichenden Ergebnis bezüglich des Alters der Ausbildung des Balatonbeckens gelangt bin. Auf Grund meiner morphologischen Beweise habe ich als Entstehungszeit des Balatonbeckens das letzte Interglazial *(Riss-Würm)* angenommen. Zu genau dem gleichen Ergebnis gelangte gleichzeitig mit mir K é z im Laufe der von ihm durchgeführten terrassenmorphologischen Untersuchungen im Zalatal.

Wie aus dem hier Gesagten hervorging, vertritt der Vortragende auf Grund seiner Pollenuntersuchungen eine andere Meinung. Er verlegt die Ausbildung des Balaton in das Ende des letzten Glazials, in das Würm III. Anscheinend ist der Unterschied nicht wesentlich, insgesamt nur einige zehntausend Jahre. Der neuesten Auffassung gemäss, nach der von S ü m e g h y ist der Balaton noch jünger als von Z ó l y o m i angenommen wird, u. zw. fällt er in das Altholozän. Es sind also drei Meinungen vorhanden, die sich gegenüberstehen.

Der zweite Grund, der mich hier zum Reden bewegt, ist, dass die postglazialen vegetationsgeschichtlichen, pollenanalytischen Untersuchungen des Vortragenden meines Wissens nach die ersten in Ungarn sind, die auf Grund eines einzigen Profils, nämlich des Bohrungsprofils Nr. V aus der Bucht von Szigliget, die bisher eher nur in grossen Zügen bekannte, aber bisher noch nicht einwandfrei bewiesene chronologische Reihenfolge der ungarischen postglazialen Klimaveränderungen eindeutig beweisen. Diesen Klimaveränderungen kommt eine sehr grosse geomorphologische Bedeutung zu. Die feuchten Klimate bedeuten nämlich Erosionsperioden, während die trockenen Klimate fluviatile und äolisch-akkumulative Zeitabschnitte darstellen. Solche sind auf Grund unserer morphologischen Untersuchungen auch im Ungarischen Becken nachgewiesen worden. Ich muss hier vorwegnehmen, dass die mit morphologischen Beweisen belegbaren postglazialen Klimaveränderungen vollkommen mit den vom Vortragenden auf eine andere Weise nachgewiesenen übereinstimmen, sie können also miteinander in Einklang gebracht werden, ja sie decken sich sogar gegenseitig, d. h. sie stellen wirkliche, erwiesene Tatsachen dar.

Was nun den ersten Punkt meiner Bemerkungen betrifft: wir haben nicht den geringsten Grund, an der Richtigkeit der Untersuchungen, der Beobachtungen eines hervorragenden Fachmannes zu zweifeln, doch können wir immerhin Zweifel an der Vollständigkeit des Profils aus der Bucht von Szigliget hegen. Den Grund für diesen Zweifel gibt das im Vortrag von Z ó l y o m i erwähnte Profil, aus welchem in dem als ältesten Seesediment angegebenen 6,3—5,3 m unter dem Nullpunkt des Balaton gelegenen feinschotterigem Sande eine zusammengespülte Flora aus dem Tertiär und aus dem letzten Glazial, genauer aus dem Würm III, nachgewiesen wird. Ich sehe es nicht als völlig bewiesen an, dass das Profil vollständig ist, dass die Bildung der Seesedimente nicht etwa in einer Periode unterbrochen wurde — sagen wir z. B. im Würm I —,

in welcher das Becken des Balaton so wenig Wasser führte, dass es entweder ein Moor oder aber ein ausgetrockneter Seegrund gewesen sein kann, so dass der Wind, das fliessende Wasser die früheren Ablagerungen des Sees wegzuwehen, wegzuspülen vermochten. Diese Annahme beruht auf der Überlegung, dass in den letzten Jahren immer mehr Forscher die dreifache Gliederung der Würmeiszeit in Zweifel zu ziehen beginnen und nur zwei Glaziale, nämlich Würm I und Würm II als erwiesen betrachten. Daran habe auch ich auf Grund der Arbeiten von B a c s á k gedacht, in denen zu lesen ist, dass das Eis des Würm II auf das Würm III vererbt wurde. Wenn also im Würm I der Seeboden trocken oder stellenweise trocken war, so darf man auch kaum eine ältere Flora in den Sedimenten des Balaton erwarten als die des Endes der Eiszeit. Man kann sich eventuell auch vorstellen, dass sich das Becken des Balaton polyzyklisch entwickelt hat, also je nach den Klimaveränderungen bald von einer offenen Wasserfläche bedeckt, bald wieder moorig und bald vollkommen trocken, also der Denudation frei ausgesetzt war. In diesem Falle dürfte es anfänglich ein einheitliches, doch nicht flaches, sondern einen schollenförmigen Buckel aufweisendes Becken gewesen sein, in welchem spätere lokale Einbrüche die Gestalt des darin befindlichen Sees verändert haben. In diesem Falle müssen sich natürlich auch in den Bohrungen Unterschiede ergeben.

Dies alles erwähne ich hier deswegen, weil die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen der Annahme einer spätglazialen Entstehung (Würm III) des Seebeckens widersprechen. Ich verweise hier nur auf die Terrassen der sich in den Balaton ergiessenden Gewässer sowie auf die Zala-Kaptur. Die anfängliche Erosion der Täler, ihre darauf bewiesene folgende tiefe Einschneidung, sodann die Talaufschüttung können wohl kaum alle in der auch absolut kurzen Zeitspanne einer einzigen glazialen Vordringungsphase, im Würm III, untergebracht werden. Ein Beweis für die Entstehung des Balaton im letzten Interglazial ist die Abrasionsterrasse der Balatoner Riviera, die eine absolute Höhe von 112 m, also eine Höhe von 8 m über dem heutigen mittleren Wasserstand des Balaton aufweist. Auf dieser Abrasionsterrasse habe ich zwischen Révfülöp und Szepezd Seesedimente, schlammige Ablagerungen bzw. Seekreide angetroffen. Am Südufer entsprechen diesen die schon vielenorts von L ó c z y beschriebenen, mit Muschelschalenbruchstücken und feinem Schotter durchsetzten Seeablagerungen unter dem Löss, die sich gleichfalls in einer Höhe von 8—10 m über dem Wasserspiegel befinden. Der Löss stammt aus dem letzten Glazial, infolgedessen können die unter ihm befindlichen Seeablagerungen nicht gleichaltrig mit ihm, sondern nur älter als er sein. Doch widersprechen dieser Annahme auch der Lössaufschluss von Ságvár und die Seeablagerungen von Almádi mit einer Verlaimungszone, welche sich unter dem Löss befindet. Meine Beweise sprechen demnach alle dafür, dass das Seebecken des Balaton aus dem letzten Interglazial herstammt. Eventuell könnte auch das Würminterstadial in Betracht kommen, doch könnte ich hierfür kaum morphologische und geologische Beweise anführen. Ich selbst halte meine Ansicht, dass der Balaton sich im letzten Interglazial ausgebildet hat, nicht für eine unumstössliche wissenschaftliche Wahrheit, sondern nur für sehr wahrscheinlich, doch finde ich auf Grund der Z ó l y o mischen Untersuchungen auch seine Entstehung im Würm III keineswegs vollkommen bestätigt und meine Auffassung widerlegt. Ich glaube, dass es noch einer sehr sorgfältigen geologischen und morphologischen Erforschung des Balatongebietes bedarf, wenn man das umstrittene Zeitproblem der Entstehung des Balaton befriedigend lösen will. Das-

selbe gilt auch für das nähere Entstehungsalter der drei von mir und Korcsmáros nachgewiesenen Balatonterrassen aus dem Holozän, obwohl es sehr wahrscheinlich ist, dass die Ansicht des Vortragenden, dass sie in die Buchenzeit gehören, schon jetzt als richtig bezeichnet werden kann. Doch ist die Auffassung, dass der höchste Wasserstand des Balaton (8—10 m über dem heutigen mittleren Wasserstand) im Würm III gewesen ist, ausser wegen der oben angeführten Gründe auch aus klimatologischen Überlegungen (kaltes, trockenes Steppenklima) wenig wahrscheinlich.

Das Wesentliche des Vortrages von B. Zólyomi liegt aber nicht in jenem Teil, der sich mit der Entstehungszeit des Balatonbeckens und mit dem Alter der Seeterrassen befasst. Die auf diese Fragen bezüglichen Untersuchungsergebnisse, denen die Geomorphologen heute noch nicht vollkommen zustimmen können, sind nur Seitentriebe seiner wirklich hervorragenden Forschungen. Der Schwerpunkt seines Vortrages liegt vielmehr in seiner ausgezeichneten vegetationsgeschichtlichen und paläoklimatologischen Synthese des Spätglazials und des Holozäns für Ungarn. Auf dieser Grundlage können nunmehr zahlreiche postglaziale bzw. holozäne Ereignisse und Bildungen der geomorphologischen Entwicklungsgeschichte Ungarns auch zeitlich genau fixiert werden, für deren Unterbringung früher weder den Geomorphologen noch den Geologen eine Möglichkeit gegeben war. Es sei gestattet, hier auf einige von diesen kurz hinzuweisen. Der aus der Bohrung in der Bucht von Szigliget nachgewiesene spätglaziale, postglazial-subarktische Waldtundrenzustand stimmt mit der von uns gleichfalls nachgewiesenen arktisch-subarktischen Lössperiode und im Land zwischen Donau und Tisza auch mit der Flugsandbildung überein. Der darauf folgende geschlossenere Wald bildet mit seinem humiden Klima offenbar eine Erosionsperiode, er kann also — so glaube ich — mit der Zeit der Einschneidung der II. Abrasionsterrasse gleichgesetzt werden. Der Zustand zwischen Taiga und Waldsteppe mit seiner allmählichen Erwärmung, also mit dem Trockenerwerden des Klimas, bedeutet die talerweiternde Tätigkeit unserer Flüsse und in unseren danach folgenden altholozänen Flusstälern der Haselzeit, des Eichenmischwaldes und der Steppenphase wiederum eine Akkumulation, also einen Mechanismus wie bei Flüssen von Unterlaufcharakter. In dieser Zeit füllten Donau und Tisza ihre Talboden bis zu dem von uns vor zwei Jahren nachgewiesenen altholozänen Terrassenhorizont auf. Auf Grund der Ergebnisse Zólyomi's dürfen wir auch die neuerliche Flugsandanhäufung unserer Sandgebiete des Alföld (der Gebiete Kiskunság und Nyirség) in der Haselzeit als bewiesen betrachten. Die Zeit der altholozänen Terrasseneinschneidung und vor ihr die der lateralen Erosionszerstörung des Talbodens ist die auch aus der Szigligeter Bohrung nachgewiesene altholozäne Eichenzeit bzw. die unmittelbar vorangehende Übergangsphase. Auf diese folgte im ersten Teil der Buchenzeit die Einschneidung der Flussterrasse, dann im zweiten Teil der Buchenzeit, in der Zeit der Entstehung der sekundäre Waldsteppe (wieder mit Mittellaufcharakter) die Talerweiterung. Dieser Flussmechanismus ist auch heute noch in Tätigkeit. Diese Zeit ist auch die Bildungsphase des dünnen Decksandes des Gebietes zwischen Donau und Tisza (die aus dem Sand der Glaziale und der Haselzeit später ausgeblasenen und auf die »lapos« genannten Sodapfannen gebreiteten dünnen Sanddecken) sowie der Dünen des Tiszaufers.

So bedeuten die Untersuchungsergebnisse Zólyomi's eine grosse Hilfe für die geomorphologischen Forschungen, während die Möglichkeit, die pollenanalytischen, vegetationsgeschichtlichen, paläoklimatologischen und geo-

morphologischen Forschungsergebnisse miteinander in Einklang zu bringen, auch eine gegenseitige Kontrolle der Resultate der veschiedenen Untersuchungen gestattet.

Die pollenanalytischen Forschungsergebnisse des Vortragenden geben zusammen mit den geomorphologischen und oberflächengeologischen Resultaten die Möglichkeit, die Grenze zwischen dem Pleistozän und dem Holozän genauer als bisher zu ziehen. Diese Grenze ist — meiner Ansicht nach — zwischen der Szigligeter Schicht Nr. 2b (Tundrenzustand mit Birkeinhainen, letzte Phase der Lössbildung, Ende der Auffüllung der Flussterrasse Nr. II) und der Schicht Nr. 3 (geschlossenerer, taigaähnlicher Wald, humides Klima, Erodierung der Flussterrasse Nr. II) anzusetzen. Jenseits der Grenze ist noch das pleistozäne geographische Bild der glazialen Trockensteppe und Tundra, diesseits der Grenze jedoch die normale Denudation und Sedimentbildung der Gegenwart charakteristisch. Wenn man die 3. Schicht der Szigligeter Bohrung, also die Zeit der Einschneidung der II. Flussterrasse, noch der Übergangsperiode zwischen dem Pleistozän und dem Holozän zuordnen will, wie dies der Vortragende vorschlägt, so ist eben wegen der verhältnismässigen Kürze und wegen des Übergangscharakters dieses Zeitabschnittes die Möglichkeit hierfür gegeben.

Die ganz hervorragenden Forschungsergebnisse Z ó l y o m i's über des Balaton bereichern das Bild, das wir über die pleistozänen und holozänen Verhältnisse Ungarns mit unserer Arbeit in den zwei letzten Jahrzehnten zu zeichnen bestrebt sind, in phytogeographischer Hinsicht mit vielen neuen Zügen.

I. MIHÁLTZ

Vom Gesichtspunkt der quartären *erdgeschichtlichen Forschungen* besitzen die pollenanalytischen Ergebnisse von Z ó l y o m i eine grosse Bedeutung. Sein grösstes Verdienst ist, dass er auf Grund von bereits vorher auf verschiedenen Gebieten durchgeführten Untersuchungen eine Trennung und Charakterisierung der Klimaperioden seit dem letzten Glazial bis heute in Beziehung auf Ungarn vorgenommen hat und dass er schliesslich diese Synthese neuerdings durch seine Untersuchungen der Schichtenfolge des Balatongrundes vervollkommnet hat, wobei er die Richtigkeit der Angaben der verschiedenen Stellen und Horizonte auf Grund einer kontinuierlichen Schichtenfolge vollkommen zu beweisen vermochte.

Durch diese Forschungen hat die erdgeschichtliche Forschung eine Basis gewonnen, auf Grund deren die geologischen Ereignisse der neuesten Zeit in bestimmte klimatisch gekennzeichnete und angenähert sogar in absoluten Zeitmasswerten ausdrückbare Zeitabschnitte eingeteilt werden können.

Das Geologische Institut der Szegeder Universität ist seit einem Jahrzehnt an Bohrarbeiten beteiligt (Terasse des Donau-Tisza-Kanals und des Tisza-Sajó-Kanals, Stellen bei den Stauwerken von Szeged, Tiszalök und Kőrösladány, Aufnahmearbeiten der Ungarischen Geologischen Anstalt, Kanalisationen in der Stadt Szeged, Forschungsbohrungen des Konstruktionsbüros für Wasserkraftwerke usw.), auf Grund deren Angaben der Redner einzelne stratigraphisch charakteristische Horizonte, geologische Ereignisse dieser letzten Zeit festgestellt hat. Während dieser Feststellungen gelangten ihm die auf pollenanalytischer Basis aufgestellten Klimaperioden von Z ó l y o m i zur Kenntnis, und er machte die Beobachtung, dass die Zeitfolge und der Charakter der auf geologischer Grundlage festgestellten Prozesse mit jenen auffallend übereinstimmen.

Oberhalb der obersten Lössschicht im Alföld, welche die letzte Bildung des Pleistozäns darstellt, konnte man auf Grund der Bohrungen stellenweise Erosionsflächen nachweisen, auf diese erodierte Fläche setzte sich der holozäne Flugsand ab. Der oberste Löss und der Flugsand sind also nicht Bildungen einer einzigen, äolische Ablagerungen verursachenden Periode von trockenem Klima, sondern zwischen der Ablagerung dieser beiden muss sich eine niederschlagsreiche Periode befunden haben.Die vomVortragenden festgestellten Klimaperioden erklären diese Beobachtung : oberste Lössschicht = Kiefernzeit (bis zum Waldtundrenzustand), Erosionsperiode = Kiefern-Birkenzeit (im weiteren Sinn), Flugsanbildung = Haselzeit.

In den Sodapfannen des zwischen Donau und Tisza gelegenen Flugs andes, in den sogenannten »lapos«, finden wir überall deren charakteristische Schichtenfolge : unten Kalkschlamm (Seekreide) oder Wiesenkalk, darüber stark mit Humus, manchmal mit Torf durchsetzten schlammigen Sand oder Schlamm. An vielen Stellen legte sich von neuem Sand auf die Schichtenfolge des bereits ausgebildeten, humusführenden Kalkschlammhorizontes der alkalisierten Niederungen. In dem noch immer kontinentalen, Alkalisierung ermöglichenden Klima der Deflationsvertiefungen des Flugsandes wurde der Kalkschlamm ausgeschieden ; auf diesen lagerte sich in einer niederschlags- und vegetationsreichen Zeit die Humusschicht, und schliesslich kam in einem vielleicht wieder kontinentaler werdenden Klima der Flugsand der Rücken stellenweise von neuem in Bewegung und bildete eine Decke über der Humusschicht. Dieser Prozess ist regional, im ganzen Gebiete zwischen Donau und Tisza gleich. Die von Z ó l y o m i angegebenen Perioden ermöglichen die Annahme, dass die Ausscheidung der kalkigen Schichten am Ende der Haselzeit oder am Anfang der Eichenzeit, die Bildung der humus- bzw. torfhaltigen Schichten im ersten, niederschlagsreicheren Teil der Buchenzeit und schliesslich die Aufwehung des stellenweise weniger gebundenen Sandes auf die Oberfläche der Niederungen in der gegenwärtigen, wieder etwas trockeneren Zeit erfolgt sind. Dies wird natürlich erst dann auch bewiesen werden können, wenn es gelingt, aus der Schichtenfolge der zeitweilig austrocknenden und deshalb pollenfreien Niederungen ein kontinuierliches Pollenspektrum zu erhalten.

Jedenfalls schuf Z ó l y o m i durch seine Ausarbeitung der für das Ungarische Becken gültigen Klimaperioden für die Stratigraphie die Möglichkeit, die geologischen Vorgänge und Veränderungen mit bestimmten und bekannten Perioden zu verknüpfen, was bisher nicht möglich war.

Das zweite grosse Verdienst des Vortragenden besteht darin, dass er seine Arbeitsmethode den geologischen Institutionen übergeben hat, wo nunmehr die pollenanalytischen Untersuchungen geradewegs mit dem Anspruch auf Feststellung des geologischen Alters fortgesetzt werden können. So hat er als erstes das *Geologische Institut der Universität Szeged*, dann das Sedimentlaboratorium der Budapester *Ungarischen Geologischen Anstalt* und neuestens das *Geographische Institut der Universität Debrecen* in die Untersuchungen eingeführt. Das zuerst eingeführte Institut war bereits imstande, auf Grund der Pollenuntersuchungen wichtige stratigraphische Feststellungen zu machen. So gelang es, in den pleistozänen Schichten Glaziale und Interstadiale nachzuweisen und im Donau- und Tiszatal pleistozäne und holozäne fluviatile Ablagerungen voneinander zu trennen. In der viel umstrittenen Frage des Alters des Donautales stellte es sich heraus, dass die Auffüllung des Tales schon im Pleistozän vor sich ging. Ähnliche interessante Feststellungen sind nach den

Informationen des Redners auch in den zwei anderen Instituten im Gange, es darf erwartet werden, dass dank der Pollenanalyse in der Erforschung des Quartärs ein bisher nicht erhoffter Fortschritt erreicht wird.

In gleicher Weise müssen aber bei den stratigraphische Zusammenhänge aufdeckenden Pollenuntersuchungen auch die geologischen und morphologischen Feststellungen herangezogen werden. B u l l a z. B. kritisierte auf Grund morphologischer Beobachtungen, dass der Vortragende die Ablagerungen des Seebodens des Balaton erst im letzten Glazial beginnen lässt, und erklärte die Zeitbestimmung des Vortragenden durch eine infolge Erosion oder Austrocknung entstandene Schichtenlücke zwischen den pannonischen Schichten und dem letzten Glazial. Es wäre wünschenswert, dass der Vortragende die Untersuchung der Ablagerungen des Balatongrundes auch auf die tiefsten Punkte des Sees ausdehne, wo stratigraphische Lücken am wenigsten zu erwarten sind, und das er vor allem eine Serie von Bohrungen durchführe, welche die Konstruktion eines geradlinigen geologischen Profils ermöglichen. Meines Wissens ist beim Vortragenden eine solche Absicht vorhanden.

J. SÜMEGHY

Der hier gehaltene Vortrag hat sich auf phytopaläontologischer Grundlage mit einer Zeit beschäftigt, über die — in geologischer Beziehung — sich die verschiedensten Auffassungen gebildet haben. Dieser Umstand besagt aber auch, dass es sich um eine der am wenigsten bekannten, am wenigsten erforschten Zeiten handelt.

Abgrenzungen zwischen den die erdgeschichtlichen Perioden kennzeichnenden, aufeinander folgenden Schichtensystemen, werden durch die starke Deformation der in der wichtigeren orogenen Komplexen befindlichen Gesteine, durch die Tiefenerosion und durch die in der Fauna und Flora wahrnehmbaren grösseren Veränderungen angezeigt. Die Grenze zwischen dem Pliozän und dem Pleistozän, bzw. jene zwischen dem Pleistozän und dem Holozän erreicht aber nicht mehr die Bedeutung der zwischen geologischen »Perioden« liegenden Grenzen, weil jene Grenzen weder vom Gesichtspunkt der physikalischen Geographie noch von dem der Entwicklung des organischen Lebens von Bedeutung sind.

Der Prozentsatz des Aussterbens der Mollusken erwies sich nicht als brauchbar, und deshalb wird neuerdings das Klima als Grundlage der Unterscheidung betrachtet. Es wird angenommen, dass die Klimaveränderungen auf der ganzen Erde gleichförmig vor sich gegangen sind und dass sowohl ihre mittelbare als auch ihre unmittelbare Wirkung tiefgreifend war. Die Vereisung, die grösseren Sedimentanhäufungen, das Erscheinen der grossen Seen und Flüsse, der Wirkungskomplex in der Wanderung der Tiere und Pflanzen sind die Ursachen, dass man auch auf den nicht vereisten Gebieten an ein und derselben Stelle in verschiedenen Zeitabschnitten entsprechende Oszillationen antrifft.

In Ungarn wurde die stratigraphische Einteilung des Pleistozäns — im allgemeinen — auf die für das Alpengebiet verwendete Schichtenfolge basiert. Diese Folge kann aber meiner Meinung nach nicht in idealer Weise als massgebende Richtschnur dienen, da das Alpengebiet so tief erodiert ist, dass alle Spuren der früheren Vereisungen ausgelöscht wurden, und da es mit den Hauptgebieten der europäischen Vereisung nicht in Verbindung steht. In unserem

geschlossenen Becken war das pleistozäne Klima durchwegs etwas wärmer als in den Alpen und infolgedessen konnten auch unsere pleistozänen Klimaveränderungen nicht so gross gewesen sein, dass ihre Wirkung auf die Sedimente, auf die Flora und Fauna so bedeutend und vielschichtig gewesen wäre wie in den Alpen, sondern sie war verschwommener als dort.

Den Ausdruck »postglazial« dürfen wir eigentlich nur auf gewisse Gebiete und Orte anwenden, weil die Entfernung der Eisdecke allmählich vor sich ging, weil die Postglazialzeit in einzelnen Gebieten viel früher einsetzte als anderswo und weil z. B. in der Antarktis und in Grönland noch überhaupt nicht begonnen hat. In Gebieten, wie z. B. im unsrigen, die niemals vereist waren und wo die indirekte Wirkung der Vereisung nur spurenweise erkennbar ist, besteht zu den vereisten Gebieten sozusagen keine andere direkte Beziehung als die Geröllablagerung der Flüsse, so dass der Ausdruck »postglazial« also kaum mehr anwendbar ist. In den trockenen oder wüstenähnlichen Becken einzelner Gebiete wo die pleistozänen Klimamerkmale auf den Wechseln von kurzdauernden feuchten und trockenen Abschnitten hinweisen, werden auch die Ausdrücke pluvial und postpluvial gebraucht.

Dieselben Gesichtspunkte treten auch bei der Einteilung des Holozäns auf. Die bei der Klassifizierung des Holozäns im allgemeinen angewandten, den sog. »Perioden« entsprechenden spärlichen Ablagerungen können weder geologische Perioden noch Stufen, aber nicht einmal Horizonte vertreten, sondern sie stellen lediglich einige tausend Jahre ausmachende Entwicklungsmomente dar, die neben den Bildungen des im ganzen nur eine Million Jahre repräsentierenden Glazials, also der kürzesten geologischen Zeitperiode, als geringfügige Kleinigkeiten erscheinen.

In Ungarn lagerten sich am Ende des Pleistozäns Sedimente aus Flugstaub ab. Noch heute sind dies die hier verbreitetsten Oberflächensedimente, und jüngere pleistozäne Sedimente als diese können, zumindest auf geologischer Grundlage, nicht nachgewiesen werden. Doch konnten auch keine dem sog. »Postglazial« entsprechenden Gebilde nachgewiesen werden, und deshalb wurden auch alle Ablagerungen, die jünger als die oberflächlichen, mit Flugstaub bedeckten Gesteine sind, unter dem Sammelnamen »holozän« zusammengefasst. Erst bei den neuesten geologischen Kartierungsarbeiten unterschied man die alt- und jungholozänen Gebilde. Diese sind gemischte Materialien, die hauptsächlich aus Löss, rotem Ton, brauner Erde bestehen bzw. durch das Flussgeröll ausgespült, umgelagert oder vom Wind zugeweht wurden. Sie besitzen eine sehr unterschiedliche, nur unbestimmt feststellbare Schichtendicke bzw. Schichtenfolge, und weisen daneben auch frisches Flussgeröll von kleinerer Ausdehnung, Flugsand, Überschwemmungsland, Wiesenton, Torf und Seeablagerungen auf. Ihre Schichtenmächtigkeit kann in den meisten Fällen nur in einigen Metern ausgedrückt werden, und ihre ganze Schichtenfolge ist kaum mächtiger als 10—12 m. Nur in Nebenbecken, die auch im Holozän stark einsanken, z. B. im Becken von Kőrösköz, in der Szatmárer Ebene, im Kessel von Moson und in den Erosionsgräben unserer grossen Flüsse, erreichen sie eine Mächtigkeit von 50—70 m.

Ihre genauere stratigraphische Einteilung wurde mangels genauerer geologischer Kennzeichen kaum erst versucht und neben den archäologischen Forschungen ist die pollenanalytische Methode Zólyomi's der erste diesbezügliche Versuch, der als erfolgreich bezeichnet werden kann. Die zur Bewertung seines Vortrages hier vorgebrachten folgenden Bemerkungen mögen,

— im Sinne des Gesagten — nur als geologische Zweifel aufgefasst werden, deren Ziel es ist, das Thema von vielseitigeren Gesichtspunkten aus, unter Einbeziehung von je mehr Faktoren zu beleuchten.

Die Geschichte der Entstehung des Balaton kann auf Grund der letzten geologischen Untersuchungen wie folgt rekonstruiert werden. Die Oberfläche der sich auf das Balatonhochland stützenden pannonischen Schichtenreihe wurde im oberen Levantikum erodiert. Von Nordwesten nach Südosten strömende Flüsse schnitten sich in ihre Oberfläche ein und füllten die eingeschnittenen Täler mit sandigen, schotterigen Ablagerungen auf. Diese Ablagerung der Flusssande und Schotter dauerte im Pleistozän noch an. Die Flussablagerungen wurden durch die von L ó c z y durchgeführten Bohrungen noch in einer Tiefe von 6—25 m unter dem heutigen Seeboden konstatiert. Ihre Fortsetzung kann in den nicht abgesunkenen Somogyer Tälern verfolgt werden. In ihrem oberen Teil kann das *Riss* und eventuell auch noch das *Mindel* nachgewiesen werden. Auf diese lagerte sich mit 5—8 m Mächtigkeit der *Würm*-Löss vom Ende des oberen Pleistozäns, in dem nicht nur im unteren, sondern auch im mittleren Teil Schottermaterial aus den kristallinen Schiefern, den permischen Sandsteinen, triassischen Kalksteinen, Dolomiten, den Tirolites- und Seismergeln und aus den pannonischen Sandsteinen des Balatonhochlandes, allgemein verbreitet ist. Diese Verhältnisse können in der sich an der südlichen und südwestlichen Seite des Balaton hinziehenden Lösswand fast überall angetroffen werden. Diese Bildungen sind Zufuhren von zeitweiligen Bächen ; solange ihre Einschwemmung dauerte, konnte das Balatonbecken noch nicht entstehen. Im Würm war an der Stelle des Balaton, kurz vor seinem Einbruch, eine feinschotterige, grusige Lössoberfläche. *Das Becken des Balaton konnte also erst* nach der Absetzung dieses Schotter- und Grandmaterials im Löss, d. h. im Postglazial, *ganz am Anfang des Holozäns enstanden sein.* Es kann angenommen werden, dass sein Einbruch periodisch erfolgt ist und dass möglicherweise das Nord- und Südufer miteinander anfänglich auch durch pannonische Landzungen verbunden waren, welche die Flusserosion im Levantikum und Pleistozän verschont hatte. Doch ist auch diese Annahme wenig wahrscheinlich, weil sich die Anwesenheit von Schotter und Grand aus dem Balatonhochland sozusagen überall in der Lösswand des Südufers feststellen lässt.

Der von Z ó l y o m i erbohrte, auf Grund der Pollenanalyse gut datierbare feinschotterige Sand und das zusammengespülte tertiäre Geröllmaterial der Flüsse ist also ebensowenig die erste Seeablagerung im Balaton, wie das aus dolomitischem Kalkstein bestehende, Grand enthaltende lössartige Sediment, das mit dem Löss-Magdalénien von Ságvár gleichgesetzt werden kann. Sie alle sind noch den versunkenen vorhergehenden Ablagerungen zuzuordnen. *Als erstes Seesediment kann vielmehr jene Wiesenmoortorfschicht betrachtet werden*, deren Enstehung hauptsächlich durch das sich erstmalig im Balatonbecken angesammelte seichte Wasser ermöglicht wurde. Sie wird samt der auf ihr abgelagerten sog. unteren Schlammschicht von Z ó l y o m i noch in die letzte Endphase des Pleistozäns gestellt, da er die Horizontgrenze zwischen Pleistozän und Holozän erst mit dem Beginn der sog. oberen Torfschicht gleichsetzt. Die beiden Torfschichten sind nur von einigen Stellen des Balatonbodens bekannt, während sie an anderen Stellen nur eine einzige Schicht bilden. Ich würde meinerseits keine Horizontgrenze durch Zweiteilung der sog. unteren Torfschicht festsetzen wollen. Auch L ó c z y sah die Torfschicht als das erste holozäne Sediment an.

Die wenige Meter dicke Schlammschicht, die in ihrem unteren Teil noch kompakter ist und teilweise eine tonige oder sandige Zusammensetzung aufweist, gegen die Mitte zu aber weich und in ihrem oberen Teil flüssig und noch weiter oben von schwebender Trübe ist, vertritt im Sinne der Pollenanalyse Z ó l y o m i s sowohl die Bildungen der altholozänen Eichenzeit als auch der neuholozänen Buchenzeit sowie der rezenten Kiefernzeit usw. Die Trennung dieser Zeitabschnitte wurde vom Vortragenden als deutlich und nur selten verschwommen angegeben, was angesichts der Schwierigkeiten einer stratigraphischen Trennung auf Grund von Mollusken und Wirbeltieren imponierend erscheint. Dieser Umstand verdient eine um so grössere Beachtung, als zu bedenken ist, dass die Anhäufung selbst der ungestört erscheidenden Seeablagerungen nicht ohne die störende Wirkung des die Verlandung des Sees bewirkenden Flussgerölls vor sich gehen konnte, welches die Ausbildung von regional ausgedehnten waagerechten Schichten hemmen musste. Die Schichtenfolge der holozänen Sedimente des Balaton ist eine andere in der Umgebung der Mündung des Zala-Flusses als bei den Einmündungen der sog. »Séd«-Bildungen des Seegrundes, welche alten Bachläufen entsprechen, und wieder eine andere an den Südufern.

So sieht es ungefähr auch bei der Synthese der quartären und holozänen Sedimente der Grossen Ungarischen Tiefebene aus. Auch ein grosser Teil der Ablagerungen des Alföld ist als Folge des von den Rändern ausgehenden und gegen das Innere des Beckens gerichteten Transports enstanden, und auch die Verlandung der ehemaligen Seen und Moore wurde grösstenteils durch solche Transportprozesse bewerkstelligt. In dieser Hinsicht bildet selbst die Torfschicht keine Ausnahme, weil in ihr die Pflanzenreste häufig mit Sand und Schlamm untermischt sind.

Ihre stratigraphische Einteilung — auf geologischer Grundlage — ist eben deshalb sehr schwierig. Doch bin ich überzeugt davon, dass dies nur mittels einer Methode möglich ist, welche auch diese Faktoren auszuwerten vermag, wie es gerade bei der Pollenanalyse der Fall ist. Wir haben darum die Pollenanalyse als Untersuchungsmethode unbedingt nötig, und es ist zu hoffen dass die weiteren pollenanalytischen Untersuchungen des Vortragenden eine noch sichere und annehmbarere Grundlage für die Zusammenstellung der Stratigraphie unseres Pleistozäns und Holozäns bieten werden als bisher erreicht werden konnte. Dazu wünsche ich ihm viel Erfolg.

R. MAUCHA, korr. Mitglied. d. Akad.

Meinem geehrten Kollegen Z ó l y o m i spreche ich hiermit die besten Glückwünsche anlässlich seines ausserordentlich wertvollen Vortrages aus. Der Vortragende ist der erste ungarische Forscher, der die pollenanalytische Methode zur Bestimmung des Alters unserer Gewässer und in erster Linie des Balaton angewandt hat. Wie auch aus seinem Vortrag festgestellt werden konnte warf er in dieser Hinsicht zahlreiche Gesichtspunkte auf, welche die Entwicklungsgeschichte des Balaton in ein neues Licht setzen.

Besonders interessiert hat mich jene Feststellung des Vortragenden, die sich auf die zusammen mit den Pollenresten gefundenen fossilen Algen bezieht. In Kenntnis der ökologischen Valenz der Algen kann man nämlich einerseits auf die periodischen Veränderungen der Klimaverhältnisse und andererseits auf die Schwankungen der chemischen Zusammensetzung des Wassers folgern.

Es wäre wünschenswert, wenn im Laufe der Kaderausbildung die Aufmerksamkeit der jungen Forschergarde in Verbindung mit den pollenanalytischen Untersuchungen auch auf das Studium der fossilen Algen gelenkt würde.

Des weiteren würde ich es auch sehr begrüssen, wenn parallel mit der Methode von Zólyomi auch die zur Untersuchung der Seeablagerungen von den sowjetischen Forschern Perfiljew und Schostakowitsch entwickelte Methode bei der Erforschung des Alters und der Ausbildung der Seen angewandt würde. Mit dieser Methode lassen sich nämlich die Klimaveränderungen aus der Schichtung der Seesedimente auf Jahrtausende zurück bestimmen. Wenn man nun die so erhaltenen Ergebnisse mit den durch die Pollenanalyse gewonnenen vergleicht, so kann dadurch die Verlässlichkeit der Schlussfolgerungen unbedingt gesteigert werden.

Ich messe Untersuchungen in dieser Richtung die grösste praktische Bedeutung bei, weil es zum Verständnis der gegenwärtigen limnologischen Verhältnisse der Seen und zur richtigen Auswertung der Untersuchungsergebnisse eine grosse Hilfe bedeutet, wenn die Entwicklungsgeschichte des Sees bzw. der dynamische Prozess bekannt ist, den der See im Laufe der Entwicklung bis zum heutigen Zustand durchgemacht hat.

P. GREGUSS

Mit grossem Genuss habe ich diesen ausserordentlich wertvollen Vortrag angehört, in dem der Vortragende die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial mit grosser Ausführlichkeit schilderte. Meinerseits möchte ich zu diesem Vortrag nur eine ergänzende Bemerkung machen. Im *Botanischen Institut der Universtität Szeged* beschäftigen wir uns mit ähnlichen Problemen, nur nicht auf pollenanalytischer, sondern auf xylotomischer Grundlage. Im Zusammenhang mit dem Bau des Wasserkraftwerkes von Tiszalök hat das Geologische Institut der Szegeder Universität mehrere Bohrungen durchgeführt. Diese Bohrungen erfolgten in einer Entfernung von 500 m voneinander, wobei im allgemeinen Tiefen bis zu 60 m erreicht wurden. Die Untersuchung des aus diesen Bohrungen zutage geförderten Holzmaterials sind eben jetzt im Botanischen Institut der Szegeder Universität im Gange. Bisher wurde das Material von ungefähr drei Bohrungen aufgearbeitet. Äusserst interessant ist die Erscheinung, dass z. B. in einer Tiefe von 13—19 m die Überreste von Baumarten gefunden wurden, die mit aller Gewissheit das letzte Glazial kennzeichnen. Die Ergebnisse stimmen nämlich vollkommen mit den ähnlichen, mittels Pollenanalyse erhaltenen Ergebnissen Zólyomi's überein, da in diesen Schichten die Reste von Nadelhölzern und anderen Gebirgeelementen gefunden wurden. Aus ungefähr derselben Tiefe der drei Bohrungen kamen *Abies*, *Larix*, sowie eine *Pinus*-Art zutage, des weiteren ganz bestimmt auch *Pinus cembra*, weiters *Populus*, *Salix*, und in den letzten Tagen konnten auch die Überreste von *Betula nana* oder *Betula humilis* nachgewiesen werden.

Wir haben aber die Holzreste nicht nur bis zu dieser Schicht untersucht, sondern bis zu einer Tiefe von 60 m. Die bisherigen Ergebnisse scheinen zu bestätigen, dass in den Interglazialen andere, eher wärmeliebende Baumarten im Alföld gelebt haben, z. B. aus eine *Rosaceae* (?)-Gattung. Darunter trifft man wieder auf Nadelholz und noch tiefer kann man die Vegetation eines Laubwaldes vermuten. So kam z. B. ans einer Tiefe von 55 m mit völliger Sicherheit *Ulmus* in mehreren Exemplaren ehervor. Di Untersuchungen sind noch nicht

abgeschlossen, aller Wahrscheinlichkeit nach werden aber auch die späteren Resultate zur Beleuchtung der Entwicklungsgeschichte der Vegetation des Alföld beitragen.

Es würde mir zur grossen Freude gereichen, wenn unsere xylotomischen Arbeiten einen Beitrag für die ausserordentlich interessanten und wertvollen wissenschaftlichen Feststellungen des Vortragenden darstellen könnten.

R. RAPAICS, korr. Mitglied d. Akad.

Auf Grund der pollenanalytischen Untersuchungen ist es gelungen, die postglazialen Floren und ihre Reihenfolge in Ungarn kennenzulernen. Inwieweit berühren nun die neuen Erkenntnisse die Theorie von B o r b á s über die »Ur-Mátra« und im allgemeinen die wichtigeren pflanzengeographischen Probleme, wie z. B. die Fragen Endemismen, Relikte und Florenwanderungen ?

S. LÁNG

Mit der Erklärung, die der Vortragende für die pollenanalytischen Ergebnisse seiner Forschungsbohrungen im Balaton im Jahr 1948 fand, gehen die *Geographen* nicht ganz einig. Ich meinerseits führe als Gegenargument an, dass die Orte der Bohrungen nicht ganz richtig ausgewählt waren, so dass der Verdacht vorliegt, dass wir in ihnen kein vollständiges und vollkommenes Profil der tiefsten Balatoner Beckeneinsenkungen erhalten haben. So haben z. B. die meisten vorgezeigten Profile unter einer Wassersäule von 3—4 m Seeablagerungen von 5—6 m Mächtigkeit durchquert, wogegen z. B. in der »Brunnen« genannten Erosionsfurche von Tihany die Ablagerung des Seebodens erst in einer Tiefe von 11 m erreicht werden kann. Wenn man die Wasseroberfläche von 600 km^2 und die bereits aufgefüllten Moore in der Umgebung in Betracht zieht, so scheint die Zahl der Bohrungen von Z ó l y o m i ungenügend zu sein. Es müssten noch Bohrungen in der Umgebung des Tihanyer »Brunnens«, im Nehrungsdreieck von Szántód, in den eintsmals wohl tiefen Teilen des Moores Nagyberek, in den grossen Becken des Balaton am Fusse der Abrasionsbank usw. durchgeführt werden. Nach meiner Meinung könnte man erst auf Grund eines Bohrlochnetzes, das viel dichter ist als das jetzt vorgeführte, ein genaueres Bild über die Sedimentation des Balaton gewinnen. Selbst dann ist es natürlich nicht ausgeschlossen, dass man kein genaues Profil der Grundablagerungen des Balaton erhält ; man denke nur an den »Brunnen« von Tihany, wo der Seegrund erst in einer Tiefe von 11 m unter dem Wasserspiegel ist (!), während in der hier gezeigten Szigligeter Bohrung das allerunterste Seesediment erst aus einer Tiefe von 10 m stammt.

Ferner kann *die Entstehung der am Seeufer befindlichen gewaltigen Terrassensysteme nicht erklärt werden, wenn man ein Entstehungsalter des Balaton am Pleistozänende annimmt.* Diese Bildungen, wie sie z. B. in der Nähe von Balatonszabadi, Siófok, des Moores Nagyberek, Keszthely, Révfülöp, Alsóörs usw. anzutreffen sind, stehen manchenorts mit sehr dick abgelagertem Nehrungsmaterial in Verbindung, so z. B. bei Balatonszabadi. Der Ursprung dieser Nehrungen kann daher nicht in das Holozän verlegt werden. Bei der Lösung dieser umstrittenen Fragen werden auch die Geographen mitwirken.

R. SOÓ, ord. Mitglied d. Akad.

Der Vortragende hat die postglaziale Klima- und Vegetationsgeschichte Ungarns schon im Jahre 1931 auf Grund der Pollenanalyse der Moore im Komitate Gömör bereinigt. Auf Grund der Pollenuntersuchungen von Kintzler in Transdanubien nahmen wir bisher *Picea* und *Abies* als im Mittelgebirge urwüchsig an, doch wies nun Zólyomi nach, dass es sich nur um einen »Ferntransport« aus den Alpen handeln kann. Die Ziehung der Grenzlinie zwischen Pleistozän und Holozän ist bei den einzelnen Verfassern verschieden und umstritten, im Gegensatz zu Firbas schliesse ich mich der Meinung des Vortragenden an. Die Vermischung von tertiären Pollen im Balatongrund in den am Ende des letzten Glazials (Würm III) entstandenen, unterhalb des Torfes befindlichen Schichten mit dem Pollen der unteren Kiefern-Birkenzeit lässt die Möglichkeit offen, ob die Gegend während des ganzen Pleistozäns trocken war oder aber (wie dies auch Bulla annimmt) einige spätpleistozäne Schichten infolge Denudation fehlen. Über die Umwertung der Kerner—Borbásschen Ur-Mátratheorie (die von Rapaics aufgeworfen wurde) wäre meiner Meinung nach bei einer anderen Gelegenheit zu diskutieren; die Relikte der früheren xerothermen Flora können den Klimawechsel auf den von Waldsteppen und Felsensteppen der Haselzeit bedeckten Hängen des Mittelgebirges überdauert haben, wobei die basophile Karststeppenvegetation sich dort früher und reicher ausgebildet haben dürfte als im Alföld.

L. KÁDÁR

Zur Lösung der geomorphologischen Probleme des Gebietes Nyirség hat das *Geographische Institut der Universität Debrecen* unter anderem auch mit der Anwendung der neuen pollenanalytischen Methode begonnen, und zwar mit Erfolg. Es ist viel richtiger, anstatt aus den Pollendiagrammen entfernter gelegener Gebiete allgemeine Folgerungen ziehen zu wollen, die fraglichen Schichten selbst einer Pollenanalyse zu unterziehen.

B. ZÓLYOMI's Antwort

Die Antwort auf die verschiedenen Bemerkungen und Einwände will ich nicht so sehr in der Reihenfolge geben, in der sie gemacht wurden, als vielmehr zusammengefasst und nach Themen gruppiert. Es erfüllt mich mit Freude, dass die pollenanalytischen Forschungsergebnisse sowohl von den Geomorphologen als auch von den Quartergeologen anerkannt werden und dass sie sich als brauchbar erwiesen haben. Es gibt nämlich bei uns noch immer Forscher, die an der Verwendbarkeit der Pollenanalyse zweifeln. Eine weitere Ausdehnung der pollenanalytischen Untersuchungen und eine enge *Zusammenarbeit* mit den Geomorphologen und Geologen ist jedoch unbedingt erforderlich, um die noch zahlreichen ungeklärten Probleme des Quartärs in Ungarn lösen zu können.

Obwohl als wesentlichstes Ergebnis meines Vortrages die Tatsache anzusprechen ist, das es zum ersten Male gelang, ungefähr von dem letzten Vereisungsmaximum des Würm angefangen bis heute eine vollständige, ununterbrochene vegetationsentwicklungsgeschichtliche Reihe für Ungarn aufzustellen, (d. h. die bisher pollenanalytisch bekannte 10 000 jährige Vegetationsgeschichte um rund ebenso viele Jahre zurück auszudehnen), so hat dennoch — anscheinend — das grösste Interesse die *Frage der Entstehungszeit des Balaton* ausgelöst.

In meinem Vortrag habe ich betont über die *Entstehungszeit* des Balaton-*Sees* gesprochen. Die Entstehungszeit des Balaton-*Sees* und des Balaton-*Beckens* muss nämlich — wie dies bereits bis zu einem gewissen Grade von Lóczy gemacht wurde — *scharf voneinander getrennt werden.* Die geomorphologischen Probleme des Balatongebietes von Bulla und Láng können teilweise durch die Beantwortung der Frage der Entstehungszeit des Balatonbeckens gelöst werden (so auch die Frage des Alters der Taleinschnitte), ohne dass man hierbei auch eine gleichzeitige Entstehung des Sees selbst annehmen müsste. Das Becken selbst kann viel früher enstanden sein, obzwar es vorläufig schwierig wäre zu beweisen, dass es eine allzu lange Zeit hindurch (vom Riss-Würm-Interglazial an) trocken gestanden hätte. Ebenso können wir auch einen hypothetischen Ur-Balaton im letzten Interglazial annehmen, der von der Ausbildung des heutigen Sees durch eine trockene Denudationsperiode getrennt wurde. Die von mir erbohrten Schichtenfolgen geben aber genau so wenig Anhaltspunkte zur Annahme der letzteren Hypothese wie die von Lóczy durchgeführten und von ihm gedeuteten Bohrungen im Balatongrund. Es erscheint kaum wahrscheinlich, dass gerade in der tiefsten Stelle des Beckens die älteren Seesedimente durch Denudation spurlos verschwunden sein sollten.

Láng bezeichnete die Zahl der durchgeführten Bohrungen als ungenügend und schlug vor, an weiteren Stellen, so im »Brunnen« von Tihany, im Moore Nagyberek, am Fusse der Abrasionsbank des Südufers sowie in der Mitte des Beckens weitere Bohrungen vorzunehmen. Der Tihanyer »Brunnen« ist eine von den Strömungen des Sees in den pannonischen Schichten erodierte Vertiefung, wobei nach Lóczy am Grund nach einer unbedeutenden Schuttdecke sofort pannonische Schichten angetroffen werden können. Eine neue Bohrung würde also von unserem Gesichtspunkt erfolglos sein. Lóczy gibt das Balatonbecken als asymmetrisch in seinen Querprofilen an, in der Nähe des Nordufers sind die pannonischen Schichten tiefer versunken als in der Nähe des Südufers. Lóczy bemerkt hierzu (1913, S. 543—544): ». . .im holozänen Balatonbecken waren es zweifellos die vorherrschenden Nordwinde, welche eine derartige Verteilung der Ablagerungen verursacht haben, dass der Seeboden am Südufer von Sand und am Nordufer von einer überaus mächtigen und ausgedehnten Schlammschicht bedeckt wird, so dass der Querschnitt des Seegrundes asymmetrisch wurde . . .« » . . .die Wasserströmung am Seeboden entzieht dem Sand der Nehrungen und Sandbänke die feinen Schwebeteilchen und befördert sie immer mehr in Gestalt von feinem und noch feinerem Schlamm gegen das Nordufer zu«. Deshalb habe ich meine Bohrungen dort durchgeführt, wo die mächtigsten Seesedimente zu erwarten waren, d. h. am Nordrande des Beckens und gegen die Mitte des Sees zu im nördlichen Drittel. In der hier nicht behandelten, doch pollenanalytisch gleichfalls aufgearbeiteten Bohrung Nr. III zwischen Szigliget und Balatonfenyves *stiessen wir auch gegen die Seemitte zu auf keine älteren Seesedimente* als die der Bohrung Nr. V am Nordufer, und ähnlich ist die Lage bei der zwischen Akali und Balatonszemes ebenfalls nahe zur Seemitte durchgeführten Bohrung Nr. II. Beim Molo des Hafens von Szigliget (Bohrung Nr. IV) befindet sich unter dem der unteren Torfschicht entsprechenden Torf (2. Vegetationsphase bei Bohrung Nr. V) eine 0,8 m dicke Sandschicht, die zusammengespülte tertiäre und quartäre Pollen enthält (1. Phase bei Bohrung Nr. V). Darunter folgen in einer Dicke von 2 m *terrestre Ablagerungen*, nämlich von den Hängen des Szigligeter Berges herabgespültes Geröll, während sich im Liegenden wahr-

scheinlich pannonische Schichten befinden. Auch dieses Profil beweist, dass im Becken vor der Ablagerung der Sandschicht noch kein See gewesen sein konnte. Es lohnt sich auch nicht, am Fusse der Abrasionsbank des Südufers zu bohren (die übrigens vielenorts aus gleichfalls abradierten pannonischen Schichten besteht), weil dort die Schlammschichten dünner werden und auskeilen. Bisher konnte das Ziel unserer Forschungen noch nicht darauf gerichtet sein, das Balatonbecken entstehungsgeschichtlich vollständig aufzuarbeiten, dazu wären, wie ich dies bereits in meinen Vortrage erwähnt habe, geradlinig angelegte Bohrserien und Profile erforderlich, auf deren Wichtigkeit auch M i h á l t z im Verlaufe der Diskussion hingewiesen hat. Meine Aufgabe bestand lediglich darin, vom Augenblick der Entstehung des *heutigen* Sees angefangen durch pollenanalytische Aufarbeitung der Seesedimente die Entstehungszeit des Sees selbst und die klima- und vegetationsgeschichtlichen Veränderungen der seither verflossenen Zeit zu bestimmen.

Es muss hier noch hervorgehoben werden, dass bezüglich der Entstehungszeit des Sees auch die Geologen zu einem ähnlichen Resultat gelangt sind wie ich. Zwischen meiner eigenen und der Auffassung von S ü m e g h y besteht in absoluten Zeiteinheiten ausgedrückt ein Unterschied von kaum ein bis zwei Jahrtausenden, während die Feststellungen der Morphologen einen Unterschied von mehr als 100 Jahrtausenden bedeuten! Die Erzielung einer vollständigen Übereinstimmung der paläobotanischen und geologischen Ergebnisse hängt in Wirklichkeit davon ab, wo man *die Grenze zwischen Pleistozän und Holozän zieht.* Auch in Nordeuropa und in der Sowjetunion lassen die Pollenanalytiker auf Grund der D e G e e rschen Bändertonzählung, also auf Grund absoluter Chronologie, das Holozän mit dem Rückzug der Eisdecke vom finnischen *Salpausselkä* II, mit dem Jahre 8150 v. u. Z. beginnen. Der holländische Forscher F l o r s c h ü t z schlug 1939 als paläobotanische Grenze den Beginn der plötzlichen Ausbreitung der wärmeliebenden Laubwaldelemente vor, d. h. das *Ende* der präborealen Kiefern-Birkenzeit, was nach älteren Gleichsetzungen 8150 enstprach (so nahm ich es selber noch im Jahre 1936 an). Neuestens reihen aber mehrere Forscher, so auch F i r b a s (1949), die präboreale Kiefern-Birkenzeit in das Holozän ein, wobei sie als ihren *Beginn* das Jahr 8150 annehmen. Es ist also ersichtlich, dass in absoluter Zeitrechnung kein Unterschied zwischen den beiden Auffassungen besteht, nur in der Gleichsetzung der paläobotanischen Phasen mit den absoluten Zeitabschnitten, was leider auch heute noch nicht in jeder Einzelheit befriedigend gelöst ist.

Ich selbst habe die Kiefern-Birkenzeit im engeren Sinne (4.) als *Horizontgrenze* zwischen Pleistozän und Holozän angenommen, doch besteht im Prinzip kein Hindernis, auch schon den geschlosseneren taigawaldähnlichen Zustand (3.) diesem zuzuzählen, wie dies von B u l l a in der Diskussion vorgeschlagen wurde. Es steht ausser Zweifel, dass die entscheidende, revolutionäre Veränderung des Klimas durch die Ablösung der Vorherrschaft der Ostwinde (Lössbildung, kalte Steppe) durch die der Westwinde (Erosion, Bewaldung) in diesem Zeitpunkt zustande kam (die Bewaldung begann aber im Süden früher als im Norden). Bei ganz ausführlicher Aufarbeitung des Materials kann die Grenzziehung auf Grund individueller Meinungen auch von dieser Auffassung abweichen, weil auch der Grenzhorizont selber eine kürzere oder längere Zeitspanne bzw. das Entstehen einer grösseren oder kleineren Menge von Sedimenten oder sogar das Fehlen von Sedimenten bedeutet, wobei aber das Wesentliche in allen Fällen dasselbe bleibt.

Da in Europa im Klima des späten Pleistozäns Temperaturrückfälle auftreten, die sich auf grossen Gebieten auch in der Veränderung des Vegetationscharakters widerspiegeln, ist diese Frage nicht so einfach. Der Beginn der sogenannten Alleröd-schwankung, die im Gebiete der Baltischen-See allgemein verbreitet war, aber auch in einzelnen Teilen Mitteleuropas nachgewiesen wurde, fällt mit dem Beginn der Bewaldung zusammen (um 10 000 v. u. Z., II. Abschnitt von F i r b a s). Zwischen dem Alleröd und der präborealen Kiefern-Birkenzeit (IV. Abschnitt von F i r b a s), ist aber nochmals eine waldlose, subarktische, jüngere Tundrenzeit nachzuweisen (zwischen 9000—8000 v. u. Z., III. Abschnitt von F i r b a s) welcher der letzte Stagnationszustand der kontinentalen Eismasse in Mittelschweden und bei Salpausselkä entspricht (was anscheinend zeitlich mit der »Schlussvereisung« der Alpen zusammenfällt). Danach erfolgt der Rückzug der Eisdecke rasch und kontinuierlich. Im Pollendiagramm des Balaton kann die Allerödschwankung nicht nachgewiesen werden, doch kann diese nach einer Variante der absoluten Zeitbestimmung in die gleiche Zeit fallen wie der Anfang des geschlosseneren taigawaldähnlichen Zustandes. Es ist wahrscheinlich, dass der letzte Stagnationszustand der Eisdecke eben mit der neuen Vorherrschaft der Westwinde zusammenhängt, da sich der zunehmende Niederschlag für die Eisbildung als günstig erwies (vgl. die diesbezügliche Theorie von S i m p s s o n). Die Eismassen wirkten sich wieder ihrerseits auf ihre Umwelt aus und riefen eine erneute Abkühlung und eine neue Ausbreitung der Tundra hervor. Das wirkliche Holozän setzte also erst danach ein, und es ist vielleicht auch von *praktischen* Gesichtspunkten vorteilhafter, diese auch in der internationalen Literatur verbreitete Grenzziehung anzunehmen.

Nicht beipflichten kann ich, und ich glaube auch die Mehrzahl der Anwesenden ist meiner Meinung, derjenigen Auffassung S ü m e g h y s, dass die Glaziale des Pleistozäns bei uns keine so entscheidende Wirkung ausübten als anderswo. Dies bedeutet die Rückkehr zu einer älteren, veralteten Auffassung, gegen welche sämtliche bisherige paläobotanische Angaben sprechen. Die Bezeichnung »postglazial« darf bei uns mit demselben Recht gebraucht werden wie die Bezeichnungen glazial oder interglazial, d. h. es kann als Altersbestimmung auch auf den peri- und pseudoperiglazialen Gebieten Verwendung finden. Unbedingt richtig ist hingegen der Grundsatz, die geologische und paläogeobotanische Nomenklatur womöglich in *Einklang* zu bringen. Ich selber finde Bezeichnungen wie z. B. Hasel-»Zeit«, Buchen-»Zeit« unrichtig, doch gelang es mir selbst im soeben verklungenen Vortrag nicht, diesen Fehler gänzlich auszumerzen. Diese Bezeichnungen stammen noch aus jener Zeit, wo die Pollenanalyse — getrennt von der Geologie — ihre eigenen Wege ging, obzwar die richtigere Bezeichnung *Phase* auch von allem Anfang an gebräuchlich war. Dagegen ist eine streng konsequente und starre Anwendung der gesamten Terminologie der Geologie auf das Pleistozän und Holozän kaum möglich, weil in diesen beiden sich unmittelbar an die Gegenwart anschliessenden und nicht nur mit geologischen Methoden erforschten Zeiten (!) auch Episoden, Übergangsabschnitte eine ausführliche Würdigung fanden, die vom Gesichtspunkt der ganzen Erdgeschichte ganz unbedeutend sind.

In der Diskussion bezeichnete es S ü m e g h y als unrichtig, dass ich die Horizontgrenze zwischen dem Pleistozän und dem Holozän mit dem Beginn der nur stellenweise nachweisbaren oberen Torfschicht gezogen habe. Wegen des ausserordentlich veränderlichen Charakters der limnischen Ablagerungen

ist es tatsächlich schwierig, die Grenze an irgendeine Schicht zu binden, die Grenzziehung wurde jedoch durch das altersbestimmende Pollendiagramm entschieden. Bei den meisten Bohrungen besteht an der Stelle der oberen Torfschicht eine Schichtenlücke, und in diesem Falle steht der auf der unteren Torfschicht gelagerte spätpleistozäne untere Schlamm mit dem holozänen oberen Schlamm unmittelbar in Berührung. Die an ihrer Grenze befindliche Lücke tritt indessen im Pollendiagramm als scharfer Sprung und als Ausfall von einer oder zwei Vegetationsphasen in Erscheinung. Auch dieser Hiatus kann als eine ziemlich gute Grenze betrachtet werden. Es ist unbestritten, dass die weit allgemein verbreitete (zwar mehrenorts gleichfalls fehlende untere Torfschicht eine *bequemer* verwendbare Horizontgrenze darstellt als die obere Torfschicht (auch L ó c z y hatte sie nur bequemlichkeitshalber als Grenze gewählt), doch liegt ein *prinzipielles* Hindernis vor, sie bereits dem Holozän zuzuordnen. Nach den Pollenanalysen herrschte nämlich am Anfang der Bildung der unteren Torfschicht noch die kalte Steppe, die Lössbildung war also noch im Gange, während der Beginn der Bewaldung erst in die Nähe ihrer oberen Grenze fällt.

Schliesslich noch eine Bemerkung : im Alpengebiet sind *nicht* alle Spuren der früheren Vereisungen verwischt!

Für die Worte M a u c h a s und für seinen Hinweis auf die neueren sowjetischen limnologischen Methoden spreche ich meinen Dank aus. Die Aufarbeitung der subfossilen bzw. fossilen *Pediastrum*- und *Diatoma*-Arten des Balaton hat G. S z e m e s auf sich genommen und bereits damit begonnen.

Auf die Frage von R a p a i c s hat S o ó bereits grösstenteils geantwortet. Der sowjetische Forscher L a w r e n k o hat die Theorie des »Ur-Mátragebirges« von K e r n e r — B o r b á s in kontinentalem Ausmass weiterentwickelt. Im Gegensatz zur Urvegetation der Bergabhänge (Podolischer Rücken, Südural, Altai usw.) ist die Vegetation der Transgressionsebenen (Pontisches Becken, Aralo-Kaspisches Becken) weit jünger. Als Ergänzung sei noch bemerkt, dass auf Grund der pollenanalytischen Ergebnisse der Balatoner Bohrung nunmehr auch *Juncus maritimus* nicht mehr als tertiäres Relikt in Ungarn angesehen werden kann.

Schliesslich muss ich nochmals unterstreichen, dass der Pollenanalytiker auf das engste mit dem Geologen oder Geomorphologen zusammenzuarbeiten hat, wenn die Tätigkeit für beide Teile nützlich und erspriesslich sein soll. Dies wird durch meine fast ein Jahrzehnt andauernde enge und planmässige Zusammenarbeit mit M i h á l t z aufs beste bewiesen. Zweifellos wird auch die hier stattgefundene Diskussion zu einer erfolgreichen Lösung der Probleme beitragen.

Nachwort

An der Balatoner Forschungstagung, die Anfang Juli 1952 von der Ungarischen Akademie der Wissenschaften und der Ungarischen Hydrologischen Gesellschaft in Keszthely veranstaltet wurde, setzte sich die Diskussion über die Entstehungszeit des Balaton im Anschluss an den Vortrag von A. T a s n á d i — K u b a c s k a »Die weiteren Aufgaben der geologischen Erforschung des Balaton« weiter fort. In der Diskussion sagte ich folgendes :

»Die Lösung der aufgeworfenen Fragen kann jetzt nicht mehr *allein von der einen oder allein von der anderen Forschungsrichtung* erwartet werden,

sondern von sämtlichen gemeinsam. Eben deshalb ist es unumgänglich und unverzüglich notwendig — und die gegenwärtige Tagung bietet dazu die Möglichkeit—, die *geologischen* (stratigraphischen, tektonischen), die *geographischen* (geomorphologischen), die *geobotanischen* (pollenanalytischen) und *limnologischen* Forschungen in einheitlicher Richtung, einer Lösung in komplexer Form zuzuführen. Es ist also notwendig, den Forschungsplan aller dieser Wissenschaften in diese Richtung auszudehnen und den Einklang und die Übereinstimmung ihrer Gesichtspunkte herzustellen.«

ÜBER DIE ERNÄHRUNGSBIOLOGIE UND LUFTSTICKSTOFFBINDUNG DER HYPHANTRIA-RAUPEN

J. BALOGH und G. GERE

Institut für Systematische Zoologie der Eötvös-Universität, Budapest

(Eingegangen am 3. Januar 1953)

Einleitung

Über die Ernährungsphysiologie der Insekten finden sich in der Literatur nur verhältnismässig wenige Angaben. In den letzten Jahrzehnten richtete sich das Interesse der Forscher einerseits auf die vom praktischen Gesichtspunkt bedeutenderen Insekten, und andererseits wurden eher die sich auf eine besondere Weise ernährenden Insektenarten (xylophage Arten, Termiten, Blattläuse usw.) einer eingehenderen Untersuchung unterzogen. Diese Untersuchungen zeitigten mehrere überraschende Ergebnisse und warfen viele interessante und umstrittene Fragen auf.

Es ist allgemein bekannt, dass sich unter den frisches Laub verzehrenden Raupen viele Schädlinge befinden. Die Grösse des verursachten Schadens wird dann noch durch den Umstand erhöht, dass diese Raupen einesteils in grossen Massen auftreten und anderenteils rasch wachsende Organismen sind, die dementsprechend eine verhältnismässig grosse Nahrungsmenge aufnehmen. Deshalb spielen sie auch in den verschiedenen Biozönosen als primäre Hauptkonsumenten eine bedeutende Rolle.

Von den älteren Forschern untersuchten Biedermann [1] und Moritz (1899; vgl. Jordan [7]) die Ernährung der Raupe von *Pieris brassicae*. Der durch die *Pieris*-Raupen verursachte Schaden bzw. die grosse Menge der von ihnen verzehrten Nahrung findet nach den genannten Verfassern darin seine Erklärung, dass nur diejenigen Zellen der durch den Darm hindurchgehenden Nahrung auch tatsächlich verdaut werden, die beim Kauen zerstört wurden. Die übrigen im Laufe des Kauprozesses unversehrt gebliebenen Zellen entfernen sich in vollständig unverändertem Zustande in der Losung: weder die Stärke, noch das Chlorophyll, noch die Eiweissstoffe werden verdaut.

Kellner und Mitarbeiter [7] (vgl. Jordan, 1913) gelangten im Falle der Raupen vom *Bombyx mori* zu einem entgegengesetzten Ergebnis. Nach ihnen verdaut die *Bombyx*-Raupe 42% der von ihr aufgenommenen Nahrung. Ein ähnliches Resultat wird auch von Biedermann [1] (vgl. Budden-

b r o c k, 1928) mitgeteilt ; er fand, dass die eiweissabbauenden Enzyme der Insekten auch durch die unversehrte pflanzliche Zellwand diffundieren.

Nach diesen voneinander stark abweichenden Ergebnissen von B i e d e r m a n n und K e l l n e r scheint die Frage der Nahrungsausnützung der Raupen auch weiterhin ungeklärt zu sein ; zumindest darf angenommen werden, dass das Ausmass der Verwertung je nach den einzelnen Raupenarten verschieden ist.

Die Anwendung von exakten quantitativen Methoden in der Ernährungsphysiologie der Insekten warf dann auch andere neue Probleme auf. So stellte es sich beispielsweise heraus, dass in den Exkrementen mehrerer Insekten Humusstoffe vorhanden sind (F r a n z [5, 6]).

Eine andere, weit wichtigere Frage tauchte im Zusammenhang mit der Assimilation des Luftstickstoffes auf. C l e v e l a n d wies 1925 nach (vgl. T ó t h [16]), dass man Termiten selbst dann in unbegrenztem Umfang züchten kann, wenn man sie nur auf reiner Zellulose hält. Diese Feststellung war zugleich der Beweis, dass die Termiten den zum Bau ihres Körpers notwendigen Stickstoff unmittelbar aus der Luft, in Form von molekularem Stickstoff aufnehmen. Diese Feststellung wurde in erster Zeit als eine Ausnahme angesehen, doch bestätigte es sich im Laufe der späteren physiologischen Untersuchungen in stets steigendem Masse, dass die Bindung des Luftstickstoffes auch bei anderen Insektengruppen vorkommt. So stellte z. B. T ó t h [13] bei der Untersuchung des Eiweissstoffwechsels der Blattläuse fest, dass diese das zu ihrer Entwicklung und Vermehrung notwendige Eiweiss nicht aus ihrer Nahrung beziehen. Noch unübersichtlicher gestaltete sich dieses Problem, als T ó t h seine Untersuchungen auch auf den Gasstoffwechsel der Blattlaus *Pterocallis juglandis* ausdehnte. Es stellte sich nämlich heraus, dass der Respirationsquotient (R/Q) von *Pterocallis juglandis* 0,86 beträgt, was auf eine hochgradige Oxydation des Eiweisses hinweist (T ó t h, W o l s k y und B á t o r i [15]). Auf Grund der angeführten Ergebnisse wurde es offenbar, dass es sich hier, ähnlich wie bei den Leguminosen, um eine elementare Stickstoffbindung handeln müsse. Der Nachweis hierfür wurde dann auch von T ó t h in seinen nächsten Veröffentlichungen erbracht [16, 18]. Andere Forscher gelangten — zum Teil gleichzeitig wie T ó t h — zu ähnlichen Ergebnissen ; so z. B. S c h a n d e r l [12], der derartige Untersuchungen in bezug auf den Bockkäfer *Rhagium inquisitor* ausführte. In jüngster Zeit wiesen P e k l o und S a t a v a [11] im Falle von *Ips*, von *Sitodrepa panicea*, von *Tribolium nasale*, von *Tineola biseliella* und von *Drosophila melanogaster* elementaren Stickstoff bindende Symbionten nach, während es F r a n z gelang, aus dem Darminhalt der Landisopode *Tracheoniscus Ratzeburgi* genommene Bakterien auf stickstofffreier Nährlösung zu züchten [6].

Durch die hier aufgezählten Beispiele erhält die bisherige Auffassung der Ernährungsphysiologie der Arthropoden eine in gewissem Masse neue Beleuchtung. Es wurde offensichtlich, dass einige der gemachten Feststellungen — die Erscheinung von Humusstoffen, die Bindung des Luftstickstoffes — nicht nur

vom Gesichtspunkt der Ernährungsphysiologie der untersuchten Arten, sondern auch von dem der Produktionsbiologie von höchster Bedeutung waren. Die bisherigen Untersuchungen erstreckten sich indessen hauptsächlich nur auf sich speziell ernährende Insekten (Vorratsschädlinge, xylophage Insekten, Termiten usw.). Es darf angenommen werden, dass die Bindung des Luftstickstoffes hier mit der besonderen Ernährung der Tiere zusammenhängt. Es erschien deshalb angezeigt, die diesbezüglichen Versuche auch auf andere, sich weniger speziell ernährende Arthropoden auszudehnen.

Zielsetzung

Folgende Gesichtspunkte waren es, die bei der Wahl der zu untersuchenden Art und bei der Durchführung der Untersuchungen den Ausschlag gaben :

1. Es sollte womöglich eine Art sein, die im Gegensatz zu den bei den bisherigen Untersuchungen herangezogenen Arten keine spezielle Ernährungsweise aufweist, sondern die in die Reihe der in der Natur am häufigsten, in grossen Massen auftretenden primären Konsumenten (d. h. frische Pflanzenteile verzehrenden, *kauenden* Organismen) gehört.

2. Es sollte ein leicht züchtbares, rasch wachsendes Tier sein, damit je mehr Zeit zur Ausführung von Kontrollversuchen zur Verfügung stehe.

3. Es sollte womöglich ein landwirtschaftlicher Schädling sein, damit das Ergebnis der voraussichtlich grossangelegten und verwickelten Untersuchungen in gewisser Beziehung auch vom praktischen Pflanzenschutz verwertet werden könne.

4. Die Untersuchungen sollten womöglich die gesamte Ernährung des Tieres vom Schlüpfen aus dem Ei bis zur Einstellung der Nahrungsaufnahme erfassen.

5. Die Gegenwart und die Veränderung der in der Ernährung vorkommenden Stoffe sollten über die bisherigen Untersuchungen hinausgehend nicht nur indirekt und qualitativ (Nachweis von Symbionten, Züchtung auf stickstofffreiem Nährboden, R/Q-Wert usw.), sondern auch direkt und durch quantitative Untersuchungen nachgewiesen werden.

6. Der Stoffumsatz der Tiere sollte in Anbetracht der vorausgesetzten Unterschiede in jedem Alter gesondert untersucht werden.

Bei Berücksichtigung der angeführten Gesichtspunkte fiel die Wahl schliesslich auf die Raupe des amerikanischen Weissen Bärenspinners (*Hyphantria cunea* Drury).

Methodik

Die Untersuchungen wurden drei Jahre hindurch an verschiedenen Generationen ausgeführt. In der vorliegenden Abhandlung können infolge Raummangels nicht sämtliche Ergebnisse und alle Primärtabellen veröffentlicht

werden. Da zu den Untersuchungen mehr als 7000 Raupen verwendet wurden, konnte eine grosse Zahl von Angaben ermittelt werden, deren tabellarische Vorführung gewiss wünschenswert wäre. Die Publikation dieser Tabellen würde jedoch den Umfang dieser Mitteilung auf ein Vielfaches erhöhen, so dass hier davon abgesehen werden soll, zudem ja ohnehin beabsichtigt ist, in einer gewissen Beziehung (Wachstumsproblem) in einer später zu veröffentlichenden Arbeit auf diese Untersuchungen zurückzukommen. Hier sollen also nur diejenigen Tabellen angeführt werden, die dem Beweis der vorliegenden Ausführungen dienen.

In die Untersuchungen wurden Raupen jeden Alters einbezogen, zur Gewinnung von Vergleichsdaten wurden sogar einige Puppen untersucht. Als Nahrung wurde in jedem Versuche das Blatt von *Acer negundo* verwendet. Die Versuchstiere wurden in einem vor Sonnenlicht geschützten, aber lichten Raume gehalten, der sich in Budapest, also auf dem vollkommen verbauten Gebiete einer Grossstadt befand. Die Fenster des Raumes wurden zumeist offen gehalten, so dass die Möglichkeit bestand, dass sich das Klima des Zuchtraumes und das Makroklima der Umwelt ausglichen. Abgesehen davon wurde aber weder die Fixierung noch die Änderung irgendeines Temperatur- oder anderen klimatischen Zustandes versucht.

TABELLE I

Wassergehalt des Futters (*Acer negundo*-Blätter) auf Lufttrockengewicht bezogen

Minimaler	Maximaler	Durchschnittlicher	Minimaler	Maximaler	Durchschnittlicher
Wassergehalt der Blätter			Wassergehalt des Blattstengels		
%	%	auf Grund sämtlicher Messungen	%	%	auf Grund sämtlicher Messungen
75,78	81,66	80,09	75,76	86,10	82,38

Die Menge der von den Raupen verzehrten Blätter wurde sorgfältig gemessen. Da der Wassergehalt der Blätter schwankte (vgl. Tabelle I), wurde von jedem den Tieren gegebenen Blatt zuerst ein Stück abgeschnitten und dieses zuerst in frischem Zustand und dann nach Trocknung bei Zimmertemperatur gewogen. Die Rückwaage der von den Tieren stehengelassenen Nahrung erfolgte durch Bezugnahme auf dieses Blattstück, d. h. die verbliebene Nahrung wurde gleichfalls in getrocknetem Zustande gewogen und daraus die verzehrte Blattmenge errechnet. Die Losung wurde gesammelt und, um die Möglichkeit einer eventuellen nachträglichen Bakterieninfektion auszuschliessen, rasch getrocknet. Das Gespinst und die abgestreiften Häute wurden zur Losung gegeben, doch war ihr Gewicht im Vergleich zu dem der Losung verschwindend klein.

Die Bestimmung des Stickstoffes erfolgte nach der Halbmikromethode von K j e l d a h l, und zwar nach den Anweisungen von Professor E. S c h u l e k. Zu jeder Analyse wurde durchschnittlich 2—50 cg Trockensubstanz verwendet. Zur Zerstörung der Trockensubstanz mit Schwefelsäure wurde als Katalysator metallisches Quecksilber benutzt. Das destillierte Ammonia wurde in einer n/100 H_2SO_4-Lösung aufgefangen und mit einer n/100 NaOH-Lösung titriert. Als Indikator gelangte Methylrot zur Anwendung.

Die Bestimmungen des Lipidgehaltes erfolgten mit dem Soxhletschen Extraktionsverfahren. Das untersuchte Material wurde zuerst durch Verreibung mit wasserfreiem $NaSO_4$ getrocknet. Als Extraktionsmittel diente Petroläther. Die Extraktionsdauer betrug je nach der Menge des zu extrahierenden Materials 4—8 Stunden.

Der Chitingehalt der Tiere wurde folgendermassen festgestellt : die Tiere wurden 10—12 Tage lang in einer 10%igen KOH-Lösung gehalten, danach filtriert, gewaschen und getrocknet und nach der Trocknung von neuem gewogen. Die Bestimmung des Chitinstickstoffes geschah mittels der oben beschriebenen Stickstoffbestimmungsmethode.

Bei der Auswertung der erhaltenen Ergebnisse und bei der Vorbereitung des zu publizierenden Materials bedeuteten die von den Verfassern mit Professor E. D u d i c h, dem Leiter des Instituts für systematische Zoologie, und dem wissenschaftlichen Forscher G. S t o h l geführten Diskussionen eine wertvolle Hilfe. Besonderen Dank schulden die Verfasser ihrem Kollegen und lieben Freunde G. S t o h l, der bei der Besprechung der ernährungsphysiologischen Probleme und bei der kritischenBewertung des gesamtenMaterials der vorliegenden Abhandlung grosse Dienste leistete.

Versuchsergebnisse

Die erhaltenen Versuchsergebnisse sollen im nachstehenden um folgende Fragen gruppiert werden :

1. Gesamtstoffumsatz im Laufe des Lebens der Raupe.
2. Gesamtstoffumsatz in den einzelnen Entwicklungsphasen.
3. Stickstoffumsatz.

1. *Gesamtstoffumsatz im Laufe des Lebens der Raupe.* Die Rolle einer Tierart im Stoffumsatz einer Biozönose wird sich nur dann in vollem Ausmass abschätzen lassen, wenn die Stoffmenge, oder genauer gesagt, die Nahrungsmenge bekannt ist, die ein Individuum der betreffenden Art im Verlaufe seines ganzen Lebens verzehrt. Wenn diese Angabe bekannt ist, dann kann man auch die Bedeutung dieser Art als Stoffumsetzer auf Grund ihrer Individuendichte quantitativ bestimmen. Natürlich ist die Menge der von irgendeiner Art aufgenommenen Nahrung die Funktion einer Reihe von Umweltsfaktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit usw. Hier dürfen die Ergebnisse selbst der allersorgfältigsten

Laboratoriumsversuche nur innerhalb gewisser Grenzen auf die im Freien lebenden, sich unter natürlichen Verhältnissen ernährenden Tiere angewandt werden. Bei Berücksichtigung aller Umstände dürfen also die Angaben der Fütterungsversuche nur als orientierende Daten bewertet werden und beim Rechnen mit ihnen ist unbedingt eine gewisse Vorsicht geboten. Und dennoch sind trotz all dieser Fehlerquellen je mehr solche Versuche notwendig, da ohne sie die Erforschung der stoffwechselphysiologischen Vorgänge z. Zt. nicht denkbar wäre.

Vom produktionsbiologischen Gesichtspunkt lenkt jede Tierart die aufgenommene Nahrung auf drei verschiedene »Stoffbahnen«. Einen Teil der Nahrung baut sie in ihren eigenen Körper ein, einen anderen, der Menge und dem Gewicht nach grösseren Teil, führt sie in die koprogene Phase, in den Kotzustand über, während der dritte Teil, welcher der Menge nach bald kleiner und bald grösser ist, als Stoffmangel in Erscheinung tritt. Diese dritte Komponente begreift auch den Verdunstungsverlust sowie die zur Ernährung der Lebensprozesse verbrauchten, oxydierten, in Gasform oder gleichfalls als Verdunstung entwichenen Stoffe in sich. Entsprechend diesen drei Stoffbahnen lenkt auch jede Tierart die durch ihren Organismus hindurchgehende Energieströmung in drei Richtungen. EinTeil der in das System gelangenden potentiellen Energie bleibt im Körper des Tieres und wird meistens als auf einer höheren Energiestufe aufgespeicherte Energie weiter im Körper des Tieres verbleiben. In der in die koprogene Phase übergeführten Stoffmenge ist gleichfalls potentielle Energie enthalten, wobei aber mit dieser eine zumeist auf einer niedrigeren Stufe befindliche Energie den ganz anders gearteten Organismen der Biozönose zugeführt wird. Die potentielle Energie der eingebauten bzw. in die koprogene Phase übergeführten Stoffe verbleibt gleichwohl innerhalb der Biozönose, während die zur Nährung der Lebensprozesse aufgebrauchte Energie frei wird und verloren geht, d. h. aus der Biozönose als biologischem System ausgestrahlt wird und so ausscheidet.

Es versteht sich von selbst, dass die Stoffe dieser drei Stoff- und Energiebahnen bei den einzelnen Arten in bezug auf Menge und Zusammensetzung völlig voneinander verschieden sein können : eine der Hauptaufgaben der Produktionsbiologie besteht eben in der Feststellung dieser spezifischen Unterschiede. Im Falle der *Hyphantria cunea* gestalteten sich die Gewichtsverhältnisse der drei Stoffbahnen folgenderweise :

TABELLE II

	Vom Schlüpfen bis zur Einstellung der Nahrungsaufnahme	
	Frischgewicht	Lufttrockenes Gewicht
In den Körper der Raupen eingebauter Stoff	159,4 mg	30,7 mg
Ausgeschiedene Losung	899,9 mg	207,7 mg
Stoffverlust	323,5 mg	29,5 mg

Diese Angaben stammen von Fütterungsversuchen mit Raupengruppen u je 10 Tieren. In dieser Versuchsreihe stellten die Raupen in einem Alter von 2 Tagen die Nahrungsaufnahme ein, doch muss hier erwähnt werden, dass in anderen Versuchen die Entwicklung der Raupen bald kürzer und bald länger dauerte und dass die Beendigung der Nahrungsaufnahme dementsprechend zu einem früheren oder späteren Zeitpunkt erfolgte. Die Raupen, die sich länger als 32 Tage ernährten, wuchsen langsamer, während das Wachstum der sich nur eine kürzere Zeit ernährenden Raupen rascher vor sich ging. Das in Tagen ausgedrückte Lebensalter der Raupen bedeutet also infolge der verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeit nicht einen für alle Raupen gleichwertigen Zustand. Nur wenn die Zeitpunkte des Schlüpfens und der Einstellung der Nahrungsaufnahme miteinander in Übereinstimmung gebracht werden, können auch die einander entsprechenden Zeitpunkte einander gegenübergestellt werden.

Die in obiger Tabelle angeführten Daten besagen also mit anderen Worten, dass die *Hyphantria*-Raupen im Laufe ihres Lebens aus je 100 g des von ihnen verzehrten frischen Laubes 65 g Losung produzieren und 11,5 g in ihren Körper einbauen, während 23,5 g als Verdunstungs- bzw. Stoffumsatzverlust zu buchen sind. Diese Angaben weisen darauf hin, dass die Nahrungsausnützung der *Hyphantria*-Raupe einen überraschend guten Wirkungsgrad aufweist. In der dem Verfasser zugänglichen Literatur sind wenige ähnlich geartete Angaben in bezug auf andere Arthropoden zu finden. Die Arbeitsgemeinschaft des Institutes für systematische Zoologie der Budapester Universität teilt in einem kürzlich erschienenen Aufsatz über die streufressenden Glieder der Makrofauna [3] folgende Angaben mit: von 100 g aufgenommener Nahrung kehren 95 g als Losung wieder in den Boden zurück, während die zur Gewichtsvermehrung und zur Nährung der Lebensprozesse verwendeten (d. h. als Gewichtsverlust in Erscheinung tretenden) Stoffe insgesamt 5 g ausmachen. Da diese Angaben auf Trockengewicht bezogen sind, müssen für einen Vergleich auch die Angaben der *Hyphantria* auf Trockengewicht umgerechnet werden. Nach erfolgter Umrechnung ergibt sich, dass auf 100 g Nahrung 77,5 g Losung entfallen, während zur Vermehrung des Körpergewichtes und zur Speisung der Lebensprozesse insgesamt 22,5 g Material aufgebraucht wird. Die *Hyphantria* führt also rund drei Viertel der aufgenommenen Nahrung in die koprogene Phase über und verbraucht oder baut fast ein Viertel in den Körper ein. Demgegenüber wandeln die streufressenden Arten der Makrofauna der Waldstreu 95% in die exkrementäre Phase um und verwenden oder verbrauchen im Laufe ihrer Lebensprozesse nur 5%.

Aus den hier angeführten Angaben lässt sich leicht errechnen, dass 1000 g Laub als Nahrung für das ganze Leben von 723 Stück *Hyphantria*-Raupen ausreicht, oder dass 6273 Raupen von einem Gesamtgewicht von 1000 g bis zur Beendigung ihrer Nahrungsaufnahme Laub im Frischgewicht von 8674,3 g, d. i. 8,67 kg verzehren werden. Obwohl diese Angaben als Grundlage zur Berechnung der Nahrungsaufnahme der *Hyphantria*-Raupen und dadurch zur Fest-

stellung des durch sie verursachten Schadens dienen können, drückt die Menge des von ihnen verzehrten Laubes allein noch nicht den tatsächlich angerichteten Schaden aus. Dieser ist nämlich mittelbar um vieles grösser, weil die Raupen — und insbesondere die jungen Raupen — weit mehr Blätter verletzen und so aus der Assimilation ausschalten, als sie dem Gewichte nach verzehren. Besonders ins Gewicht fällt der Shaden, den die jungen Raupen durch ihr Kauen im Mesophyll des Blattes anrichten. Wenn man den Schaden der *Hyphantria*-Raupen vom Gesichtspunkt des Pflanzenschutzes betrachtet, muss man also ausser der Menge des unmittelbar verzehrten Laubes auch den mittelbar verursachten Schaden in Rechnung stellen. Dieses Problem gehört aber nicht in den Rahmen der vorliegenden Abhandlung, so dass dieser Hinweis darauf hier genügen möge.

2. *Gesamtstoffumsatz in den einzelnen Entwicklungsphasen.* Im folgenden soll ein Überblick über die Veränderungen gegeben werden, die in der Ernährung, Gewichtszunahme, Koterzeugung usw. der *Hyphantria*-Raupen zu beobachten sind. Schon im Zuge der Orientierungsversuche stellte es sich heraus, dass sich die Gewichtszunahme und der Nahrungsverbrauch der Raupen nicht in einem linearen Verhältnis ändern. Es erschien daher angebracht, diese Frage eingehender zu prüfen. Um die Unterschiede in den einzelnen Zeitpunkten klar und deutlich hervortreten zu lassen, wurde das Leben der Raupen in drei Abschnitte eingeteilt. Die Grenze des ersten Abschnittes wurde nach der Beendigung der zweiten Häutung gezogen. Diese fiel bei den obenerwähnten Raupengruppen von je zehn Raupen auf den 14. Tag. Als Grenze des zweiten Abschnittes wurden die Tage nach der vierten Häutung gewählt, was bei der obenerwähnten Versuchsreihe auf den 24. Tag fiel, während die Grenze des dritten Abschnittes mit dem Tag der Einstellung der Nahrungsaufnahme zusammenfiel, d. h. im vorliegenden Falle mit dem 32. Tag. Mit anderen Worten, der Stoffumsatz der Abschnitte vom 1.—14., vom 15.—24. und vom 25.—32. Tag wurde jeweils gesondert festgestellt. Diese Zeitabschnitte sollen im nachstehenden der Einfachheit halber als 1., 2. bzw. 3. Abschnitt bezeichnet werden.

Aus den Angaben von Tabelle III und IV ist ersichtlich, dass sich im 2. Abschnitt sowohl die Futteraufnahme als auch die Gewichtszunahme im Vergleich zum 1. Abschnitt gewaltig erhöhen. Im 3. Abschnitt ist die Gewichtszunahme indessen bereits langsamer, während die verzehrte Futtermenge sich auch weiterhin rasch erhöht. Die Zusammenhänge zwischen der Futteraufnahme, der Nahrungsausnützung und der Gewichtszunahme können durch die nachstehenden Diagramme noch besser veranschaulicht werden (Abb. 1 und 2).

Aus den Diagrammen ist ersichtlich, dass im ersten Abschnitt, also in der Jugend, die Raupen 51,43% der Nahrung, d. i. rund die Hälfte, in Form von Losung ausscheiden, während der Stoffumsatzverlust (die Verdunstung mit einbegriffen) 33,43%, d. i. rund ein Drittel der aufgenommenen Nahrung beträgt. Die zum Bau des Körpers verwendete Menge beläuft sich also demnach auf nur 15,14% der verzehrten Futtermenge.

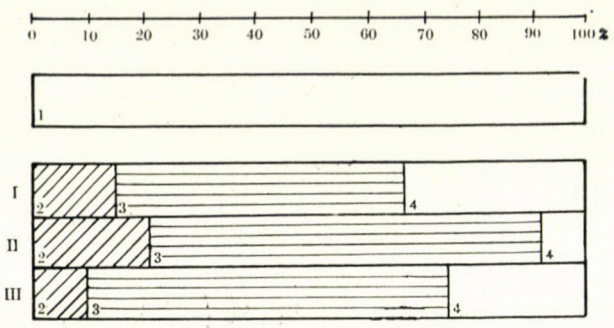


Abb. 1

I = erster Abschnitt, II = zweiter Abschnitt, III = dritter Abschnitt. 1 = Frischgewicht der aufgenommenen Nahrung, 2 = Gewichtszunahme der Raupe in Lebendgewicht angegeben, 3 = Frischgewicht der ausgeschiedenen Losung, 4 = auf das Lebendgewicht bzw. Frischgewicht bezogener Stoffverlust (prozentuelle Werte). Ausführliche Erklärung s. im. Text.

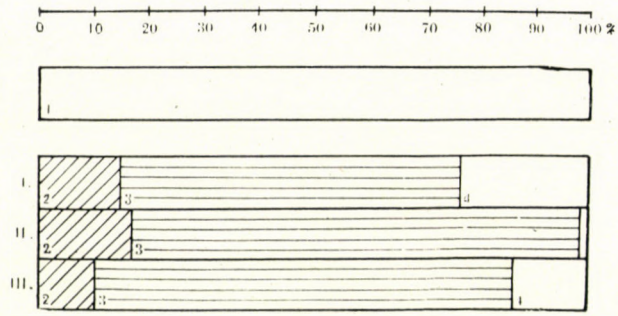


Abb. 2

Die in Abb. 1. angegebenen Daten auf Trockengewicht umgerechnet. Ausführliche Erklärung s. im Text.

TABELLE III

	Alter der Raupe in Tagen *(von-bis)*	Lebendgewicht der Raupe am Anfang des Versuches	Lebendgewicht der Raupe am Ende des Versuches	Zunahme des Lebendgewichtes der Raupe	Frischgewicht des verzehrten Blattes,	Frischgewicht der Losung
		mg	mg	mg	mg	mg
1. Gruppe	0—14	0,055	1,8	1,75	13,4	7,1
Kontrollgruppe ..	0—14	0,055	3,7	3,65	21,7	11,0
Mittelwert	0—14	0,055	2,7	2,65	17,5	9,0
2. Gruppe	14—24	3,7	65,3	61,6	284,9	197,2
Kontrollgruppe ...	14—24	2,1	55,4	53,3	242,9	172,2
Mittelwert	14—24	2,9	60,3	57,4	263,9	184,7
3. Gruppe	24—32	55,4	159,4	104,0	1101,4	706,2

TABELLE IV

	Alter der Raupe in Tagen (von—bis)	Trockengewicht der Raupe am Anfang des Versuches mg	Trockengewicht der Raupe am Ende des Versuches mg	Zunahme des Trockengewichtes der Raupe mg	Trockengewicht des verzehrten Blattes mg	Trockengewicht der Losung mg
1. Gruppe	0—14	0,017	0,33	0,31	2,5	1,6
Kontrollgruppe ...	0—14	0,017	0,66	0,64	4,1	2,5
Mittelwert	0—14	0,017	0,49	0,47	3,3	2,0
2. Gruppe	14—24	0,66	10,2	9,6	56,6	45,5
Kontrollgruppe ...	14—24	0,39	8,7	8,3	48,0	39,8
Mittelwert	14—24	0,52	9,4	8,9	52,3	42,6
3. Gruppe	24—32	8,7	30,7	22,0	212,3	163,1

Im zweiten Abschnitt findet eine wesentliche Verschiebung im Verhältnis der drei Komponenten statt. Auf 100 Teile aufgenommener Nahrung entfallen 69,98% Losung und 8,27% — also sehr wenig — Stoffumsatzverlust. Demgegenüber werden 21,75% eingebaut, also weit mehr als im ersten Abschnitt.

Im dritten Abschnitt kommen auf 100 Teile Futter 64,11% Losung, demnach etwas weniger als im vorigen Abschnitt. Der Stoffumsatzverlust macht jetzt 26,45% aus, also wesentlich mehr als vorher. Schliesslich verbleiben 9,44% für den Bau des Körpers, was eine starke Abnahme im Vergleich zum 1. und 2. Abschnitt bedeutet.

Auf Grund dieser Messwerte können die drei Abschnitte folgenderweise charakterisiert werden :

Die *Hyphantria*-Raupen assimilieren in einem Alter von 1—14 Tagen, wenngleich um den Preis eines grossen Stoffumsatzverlustes, einen verhältnismässig grossen Teil der aufgenommenen Nahrung zum Bau ihres Körpers. Im Alter von 15—24 Tagen ist der Einbau der Nahrung auf Kosten eines sehr geringen Stoffumsatzverlustes stark gestiegen : der Ausnützungsgrad der aufgenommenen Nahrung zeigt infolgedessen einen hohen Wert an. Es ist z. B. auffallend, dass in diesem Abschnitt die Raupen bei einer Nahrungsaufnahme von 100 g Frischgewicht eine Zunahme des Lebendgewichtes um 22 g zeigen. In einem Alter von 25—32 Tagen, also in den Tagen vor der Verpuppung tritt eine rapide Verschlechterung des Ausnützungsgrades der Nahrung ein, als deren Folge ein kaum 10%iger Einbau des Futters zu beobachten ist.

Obwohl der Einbau der Nährstoffe auch im ersten Abschnitt als ziemlich hoch anzusprechen ist, erreicht er im zweiten Abschnitt einen besonders hohen Grad ; im dritten Abschnitt sinkt hingegen die Ausnützung der aufgenommenen Nährstoffe stark ab.

Auf Grund des Obengesagten ist es offensichtlich, dass dem zweiten Abschnitt im Wachstum der *Hyphantria*-Raupen eine besondere Bedeutung

zukommt, deshalb wurde dieser Abschnitt im folgenden auch von anderen Gesichtspunkten aus einer eingehenden Prüfung unterzogen. Es ist ausserordentlich lehrreich, das Tempo der Nahrungsaufnahme und der Gewichtsvermehrung in den drei Abschnitten miteinander zu vergleichen. Die Raupen erreichen am Ende des 2. Abschnittes, also in einem Alter von 24 Tagen, das 22fache des Gewichtes, das sie am Ende des 1. Abschnittes, also in einem Alter von 14 Tagen, aufwiesen. Zu dieser 22fachen Gewichtszunahme verzehren die Raupen aber eine viel geringere Futtermenge, nämlich nur das 15fache der im 1. Abschnitt aufgenommenen Nahrung. Das Gewicht der Raupen ist am Ende des 3. Abschnittes, d. h. am 32. Tage, 2,6mal grösser als am Ende des 2. Abschnittes, d. h. am 24. Tage. Zur Erreichung dieses Gewichtes verzehren jedoch die Raupen nicht 2,6mal, sondern 4mal so viel Futter wie im 2. Abschnitt. Es ist also ersichtlich, dass der Vergleich der Nahrungsaufnahme und der Gewichtszunahme wieder auf die besonderen Verhältnisse im 2. Abschnitt hinweist.

Wenn man dagegen die Gewichtszunahme der Raupen mit ihrer Kotproduktion vergleicht, gelangt man zu folgenden Ergebnissen. Die im 2. Abschnitt erzielte Gewichtszunahme beträgt das 22fache des Gewichtes am Ende des 1. Abschnittes ; demgegenüber beläuft sich das Gewicht der im 2. Abschnitt ausgeschiedenen Losung auf das 20,5fache des Gewichtes im 1. Abschnitt. Die im 3. Abschnitt erreichte Gewichtszunahme der Raupen macht das 2,6fache, die der Losung das 3,8fache der entsprechenden Werte des 2. Abschnittes aus. Wiederum zeigt sich also, dass der Einbau, d. h. die Gewichtszunahme der Raupen am schnellsten im 2. Abschnitt erfolgt.

Eine ähnliche abschnittsmässige Gliederung lässt sich auch im Wasser- und Lipidstoffumsatz der *Hyphantria*-Raupen feststellen. Diese Abschnitte sollen im nachstehenden an den Angaben einer Gruppe von Raupen veranschaulicht werden, deren Entwicklung ungefähr 43—44 Tage dauerte.

TABELLE V

Untersuchter Stoff	Beim Schlüpfen	Alter der Raupen (Tag)						Puppe
		7	9	16	25	33	43	
Wassergehalt %	71,8	89,5	83,6	83,7	85,8	85,5	81,4	70,1
Lipidgehalt %	—	—	—	1,7	2,0	1,3	4,2	5,5

Wie aus Tabelle V ersichtlich, weisen die aus dem Ei schlüpfenden Raupen vor dem Beginn der Nahrungsaufnahme einen verhältnismässig geringen Wassergehalt von 71,8% auf. Der Wassergehalt steigt dann nach dem Beginn der Nahrungsaufnahme plötzlich an, beträgt bis zu den Tagen vor der Verpuppung immer mehr als 80%. Unmittelbar vor der Verpuppung sinkt der Wassergehalt wieder auf einen Wert in der Nähe von 80% (am 43. Tag 81,4%), um dann in der

Puppe auf 70,1% zurückzusinken, d. h. auf ein ähnlich niedriges Niveau wie in der schlüpfenden Raupe.

Der Lipidgehalt der Raupen ist anfangs höher, sinkt aber im kritischen 2. Abschnitt auf ungefähr 1,3%. Der Raupenkörper enthält also während jener Zeit am wenigsten Lipide, in welcher der Einbau der Nährstoffe am intensivsten vor sich geht, d. h. im 2. Abschnitt.* Vor der Verpuppung steigt der Lipidgehalt der Raupen auf 4,2% an. Diese Erhöhung fällt mit jenem Zeitabschnitt zusammen, in welchem der Einbau der Nährstoffe in den Organismus der Raupe bereits in einem geringeren Ausmasse erfolgt und der Stoffumsatzverlust sehr gross ist. In der Puppe ist der Lipidgehalt recht hoch, er bewegt sich zwischen 5—6%.

Wenn man die Angaben der drei Wachstumsabschnitte zusammenfasst, ergibt sich folgendes Bild :

Die *Hyphantria*-Raupen zeichnen sich in den ersten drei Vierteln ihres Lebens durch eine ausserordentlich rasche Gewichtszunahme und durch einen Stoffumsatz von gutem Wirkungsgrad aus. Die Raupen vertausendfachen ihr Schlüpfgewicht bis zum Ende des 2. Abschnittes, d. h. bis zum 24. Tage ihres Lebens, und erreichen am 32. Tage, an dem sie die Nahrungsaufnahme einstellen, das rund 3000fache ihres Schlüpfgewichtes. (Diese Angaben beziehen sich natürlich auf Raupen, die sich im Alter von 32 Tagen zu verpuppen beginnen.) Besonders gut ist die Nährstoffausnützung im 2. Abschnitt, trotz der Tatsache, dass der Betriebsstoffwechsel der Raupen in diesem Abschnitt äusserst sparsam ist. Es erscheint fast unverständlich, dass die Raupen ihren ganzen Betriebsstoffwechsel mit einem auf Trockengewicht umgerechneten Stoffverlust von ungefähr 2% abwickeln können. Es muss also angenommen werden, dass sie den Stoffwechsel in diesem Abschnitt durch besondere, vom Normalen abweichende Prozesse sicherstellen. Auffallend ist auch, wie niedrig der durch Verdunstung verursachte Wasserverlust ist. Es ist wahrscheinlich, dass der Wasserhaushalt der Raupe im 2. Abschnitt ausserordentlich sparsam ist, und dieser Zustand kann gleichsam als ein »Zustand physiologischen Durstes« bezeichnet werden. Im 3. Abschnitt ist — wie zu sehen war — die Menge der ausgeschiedenen Losung bei den Raupen gross, der Stoffwechselverlust (der Verdunstungsverlust mit einbegriffen) steigt auf mehr als das Dreifache des Verlustes im vorigen Abschnitt an, während der Einbau von Nährstoffen im Vergleich zum 2. Abschnitt auf nahezu die Hälfte sinkt. In diesem Abschnitt beginnt der Wasserverlust geringer zu werden und hier nimmt der Lipidgehalt zu : der Organismus der Raupen als Stoffumsatzsystem beginnt zu verfallen, es zeigen sich in ihm die Zeichen physiologischer Alterung. Dagegen kann dieser Abschnitt auch als spezifische Energiespeicherung für die bevorstehende Umwandlung aufgefasst werden. Für diese

* Da diese Versuchsreihe aus Raupen besteht, die sich am 43—44. Tage verpuppen, fällt der 2. Abschnitt nicht auf die Zeitspanne vom 15. bis zum 24. Tag, sondern ist entsprechend länger.

Auffassung spricht der Umstand, dass der Wassergehalt der Puppen ebenso niedrig und der Lipidgehalt ebenso hoch ist wie bei den Raupen im 3. Abschnitt. Des weiteren kann auch angenommen werden, dass die Zunahme des Lipidgehaltes im Falle der weiblichen Tiere auch mit der künftigen Eierproduktion in einem gewissen Zusammenhang steht.

3. *Der Stickstoffumsatz der Hyphantria-Raupen.* Obwohl es eine allgemein bekannte Tatsache ist, dass der Stickstoff im Leben der Organismen eine entscheidende Rolle spielt, sind den Verfassern bisher keinerlei Untersuchungen bekannt, in denen versucht worden wäre, den N-Umsatz irgendeiner Biozönose, zumindest teilweise, mit quantitativen Methoden zu verfolgen. Im Stickstoffumsatz der Biozönose kommt den sogenannten Primärkonsumenten eine entscheidende Rolle zu, weil diese den Stickstoffgehalt der Pflanzenwelt aufschliessen und teils den Konsumenten, teils den Reduzenten weitergeben. Unter den Primärkonsumenten besitzen besonders diejenigen dominanten Arten eine grosse Bedeutung, die infolge ihrer grossen Zahl, ihres verhältnismässig grossen Körpergewichts und ihres raschen Wachstums quantitativ am meisten verzehren und so verhältnismässig viel Stickstoff aus den Produzenten, d. h. aus den bauenden Pflanzenorganismen in die verschiedenen Nahrungsketten der Biozönose überleiten. Diesen Primärkonsumenten — so auch den *Hyphantria*-Raupen — kommt in der Abwicklung des Stickstoffumsatzes der Biozönosen eine entscheidende Bedeutung zu.

Es bedarf auch keiner näheren Erklärung, dass die Kenntnis des N-Umsatzes vom physiologischen Gesichtspunkt von grösster Wichtigkeit ist. Das Protoplasma, also die lebende Materie, enthält auch selber Stickstoff; ausserdem ist im Falle der Arthropoden auch die Erzeugung des Chitins mit einem gewissen N-Verbrauch verknüpft. Nicht zuletzt sind auch die Gesichtspunkte zu erwähnen, auf die eingangs im Zusammenhang mit der Bindung des elementaren Stickstoffes hingewisesen wurde und die eine Untersuchung des N-Umsatzes lohnenswert erscheinen lassen.

Zuallererst wurde jener Stickstoffumsatz festgestellt, der sich für eine Raupe im Laufe ihres ganzen Lebens ergibt. Die Angaben dieser Untersuchung werden in Tabelle VI auf eine einzige Raupe umgerechnet, vorgeführt.

TABELLE VI

Im Futter befindliches N mg	N-Gehalt der Raupe mg	In der Losung und im Gespinst befindliches N mg	Summe des im Körper der Raupe und in der Losung + Gespinst befindlichen N mg	N-Überschuss mg
6,36	2,46	4,14	6,60	0,24

Aus den Angaben der Tabelle ist ersichtlich, dass die Raupe den Stickstoff des Futters in einem überraschend guten Verhältnis ausgenutzt hat, da sie

ungefähr ein Drittel des mit der Nahrung aufgenommenen Stickstoffes in ihren Organismus einbaute. *Die zweite auffallende Erscheinung besteht darin, dass die Summe des durch den Körper der Raupe hindurchgegangegen und des in den Körper eingebauten Stickstoffes grösser ist, als die Menge des mit der Nahrung aufgenommenen Stickstoffes.* Obwohl die Analysen mit der im methodischen Teil beschriebenen Genauigkeit ausgeführt und zur Kontrolle öfters wiederholt wurden, zeigte sich in jedem Falle ein solches sogenanntes + N, d. i. Stickstoffüberschuss; demgegenüber konnte — N, also Stickstoffmangel, in keinem einzigen Falle festgestellt werden. Zur Klärung etwaiger abschnittsweise verlaufender Vorgänge im N-Umsatz wurden auch hier die Verhältnisse im 1., 2. und 3. Abschnitt, d. h. bei jungen, bei sich in raschem Wachstum befindlichen und bei vor der Verpuppung stehenden Raupen gesondert untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in den nachfolgenden Tabellen zusammengefasst.

TABELLE VII

	Alter der Raupe in Tagen (von-bis)	Gesamt-N des verzehrten Blattes mg	Gesamt-N der Losung+Gespinst mg	Verdauungs-Koeffizient der rohen Proteine mg
1. Gruppe	0—14	0,061	0,034	44,2
Kontrollgruppe	0—14	0,099	0,053	46,4
Mittelwert	0—14	0,080	0,043	45,3
2. Gruppe	14—24	1,34	0,56	58,2
Kontrollgruppe	14—24	1,13	0,44	61,0
Mittelwert	14—24	1,23	0,50	59,6
3. Gruppe	24—32	5,05	3,60	28,7

In der ersten diesbezüglichen Tabelle (Tabelle VII) sind jene Angaben enthalten, die sich auf die Verdauung der Rohproteine der Nahrung beziehen.

Aus den Angaben von Tabelle VII geht hervor, dass im Falle der *Hyphantria*-Raupe der Verdauungskoeffizient der Rohproteine der *Acer negundo*-Blätter in den einzelnen Abschnitten schwankt. Der Verdauungskoeffizient beträgt bei der 14 Tage alten Raupe 45,3%, dieser Wert erhöht sich jedoch im 2. Abschnitt um rund 15% und sinkt schliesslich im 3. Abschnitt auf einen äusserst niedrigen Wert, auf 28,7% herab. Die im 3. Abschnitt eintretende Abnahme ist ganz natürlich und kann damit erklärt werden, dass die »alternde« Raupe die Eiweissstoffe der Nährpflanze vor der Verpuppung schlechter verdaut. Die im 2. Abschnitt auftretende Erhöhung des Verdauungskoeffizienten ist aber vom ernährungsphysiologischen Gesichtspunkt aus ausserordentlich beachtenswert.

Einer besonderen Untersuchung wurde auch der in den einzelnen Abschnitten vor sich gehende N-Einbau unterzogen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen

TABELLE VIII

	Alter der Raupe in Tagen (von—bis)	N-Gehalt der Raupe am Anfang des Versuches mg	N-Gehalt der Raupe am Ende des Versuches mg	Zunahme des N-Gehaltes der Raupe mg	Aus der Nahrung resorbiertes N mg	N-Überschuss in der Raupe mg
1. Gruppe	0—14	0,0015	0,033	0,0315	0,027	0,0045
Kontrollgruppe	0—14	0,0015	0,066	0,0645	0,046	0,0185
Mittelwert	0—14	0,0015	0,049	0,0480	0,036	0,0115
2. Gruppe	14—24	0,066	0,960	0,894	0,78	0,114
Kontrollgruppe	14—24	0,039	0,820	0,780	0,69	0,090
Mittelwert	14—24	0,052	0,890	0,837	0,73	0,102
3. Gruppe	24—32	0,82	2,46	1,64	1,45	0,19

TABELLE IX

	Alter der Raupe in Tagen [*von-bis*]	Gesamt-N der Losung %	Eingebautes Gesamt-N %	N-Überschuss des Stoffumsatzers %
		auf die Menge des mit der Nahrung aufgenommenen N bezogen		
1. Gruppe	0—14	55,7	51,6	7,3
Kontrollgruppe	0—14	53,5	66,1	19,6
Mittelwert	0—14	54,6	58,8	13,4
2. Gruppe	14—24	41,8	66,8	8,6
Kontrollgruppe	14—24	38,9	69,0	7,9
Mittelwert	14—24	40,3	67,8	8,2
3. Gruppe	24—32	71,4	32,5	3,9

sind in Tabelle VIII angeführt, während Tabelle IX die auf die Nahrung bezogenen Prozentwerte der in den Organismus eingebauten sowie der aus dem Organismus unverbraucht ausgeschiedenen Stickstoffmenge in den drei Wachstumsabschnitten angibt. Letzterer Zusammenhang wird im Diagramm der Abb. 3 vorgeführt.

Aus den Angaben der Tabellen und aus dem Diagramm kann festgestellt werden, dass in jeder einzelnen Phase des Wachstums der *Hyphantria*-Raupen sich im Stickstoffumsatz ein gewisser N-Überschuss zeigt. Der Wert dieses Überschusses schwankt zwischen 3,9% und 19,6%. Dieser Überschuss ist verhältnismässig im 1. Abschnitt am grössten, um dann im 2. und 3. Abschnitt allmählich abzunehmen. Einen anderen Charakter weisen demgegenüber die Veränderungen im Einbau des Stickstoffes in den Organismus auf. Der N-Einbau ist verhältnismässig im 2. Abschnitt am grössten, während er im 3. Abschnitt sehr gering ist. Auch aus diesen Angaben geht die besondere Bedeutung des 2. Abschnittes hervor, wie schon weiter oben auch aus den Angaben über den Gesamtstoffumsatz.

Wenn man in den verschiedenen Abschnitten das Verhältnis des in den Körper eingebauten und des mit der Losung ausgeschiedenen Stickstoffes untersucht, so gelangt man zu einem überaus interessanten Ergebnis. Im 1. Abschnitt ist der N-Gehalt der Losung, wie dies auch aus dem Diagramm ersichtlich ist, ziemlich hoch, doch niedriger als der N-Gehalt des Körpers. Im 2. Abschnitt zeigt die Losung den niedrigsten N-Gehalt und der Körper den höchsten. Im 3. Abschnitt ist schliesslich die Menge des ausgeschiedenen Stickstoffes weit grösser als die in den Körper eingebaute N-Menge. Die drei Wachstumsabschnitte können vom Gesichtspunkt des N-Umsatzes folgendermassen aufgefasst werden : der Organismus der Raupe verwertet den aufgenommenen Stickstoff schon im 1. Abschnitt in befriedigendem Ausmass, da rund die Hälfte des mit der Nahrung aufgenommenen Stickstoffes eingebaut wird. Im 2. Abschnitt erfährt die N-

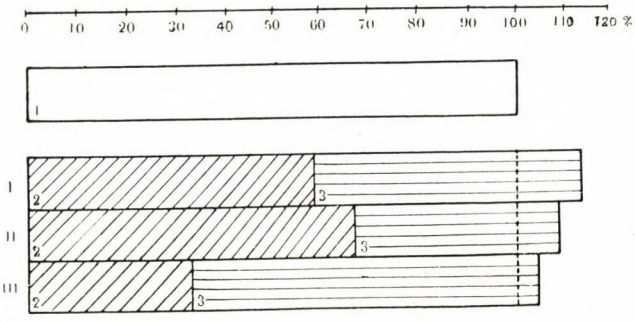


Abb. 3

I = erster Abschnitt, II = zweiter Abschnitt, III = dritter Abschnitt. 1 = prozentuelle Menge des in der Nahrung aufgenommenen Stickstoffes, 2 = prozentuelle Menge des in den Körper eingebauten Stickstoffes, 3 = prozentuelle Menge des im Kot ausgeschiedenen Stickstoffes. Ausführliche Erklärung s. im Text.

Assimilation eine weitere Steigerung ; der N-Gehalt der Losung ist ausserordentlich niedrig, mit der Losung wird also nur minimaler Stickstoff aus dem Organismus ausgeschieden. Im 3. Abschnitt dagegen kommt es zu einer vollständigen Umkehrung dieses Verhältnisses ; das Ausmass des N-Einbaus verringert sich, während die Menge des sich zusammen mit der Losung entfernenden Stickstoffes sprunghaft zunimmt. Im vorhergehenden Abschnitt dieser Abhandlung wurde gezeigt, dass im 2. Abschnitt des Raupenwachstums eine ausserordentlich rasche Gewichtszunahme eintrat, d. h. ein hoher Prozentsatz der aufgenommenen Nahrung in den Körper eingebaut wurde. Nach den jetzigen Ausführungen tritt im gleichen Abschnitt auch der grösste N-Einbau in Erscheinung. Dies scheint darauf hinzuweisen, dass diese fast unverständlich rasche Gewichtszunahme und gute Futterausnützung in einem engen Zusammenhange mit dem gesteigerten N-Einbau stehen. In diesem Abschnitt verändert sich der Stoffwechseltypus der Raupe : darauf deuten auch die ungewöhnlichen Werte des Wasserhaushaltes und des Betriebsstoffwechsels in diesem Abschnitt hin

(sparsamer Wasserhaushalt, minimaler Stoffverlust im Laufe des Betriebsstoffwechsels). Im 3. Abschnitt dagegen, in dem sich das Tempo des Wachstums verlangsamt und auch der Einbau der Nahrung geringer ist, wird auch der in der Nahrung befindliche Stickstoff vom Tiere schlechter verdaut.

Angesichts des Umstandes, dass der aufgenommene Stickstoff im Organismus der Arthropoden nicht nur zur Synthese der Eiweissstoffe verbraucht wird, sondern ein Teil des Stickstoffes an der Chitinbildung beteiligt ist, schien es angebracht, die Mengenverhältnisse des zu letzterem Zwecke verwendeten Stickstoffes auch gesondert zu untersuchen. Eine diesbezügliche Untersuchung schien auch deshalb von Interesse zu sein, weil der zur Chitinbildung verwendete Stickstoff vom Gesichtspunkt der Konsumenten der Biozönose in einen sogenannten latenten Zustand geriet. Bei der Bildung des aus Kettenmolekülen bestehenden Chitins geht nämlich ein beträchtlicher Teil des inneren Energieinhaltes sowohl vom Gesichtspunkt des Tieres wie von dem der Biozönose verloren. Das Chitinmolekül lässt sich nämlich nur durch die Reduzenten wieder in einen Zustand bringen, in welchem der darin enthaltene Stickstoff wiederum von den Produzenten verwendet, in den Stoffumsatz der Biozönose zurückgeführt und für die Konsumenten wieder erreichbar gemacht werden kann.

In Tabelle X wird nun der Chitingehalt von Raupen verschiedenen Alters (auf Lebendgewicht bezogen) in Prozenten angegeben.

TABELLE X

Alter der Raupe in Tagen	16	26	33
Chitingehalt %	1,9	1,4	1,6

Aus den hier gezeigten Werten ist zu ersehen, dass der Chitingehalt der *Hyphantria*-Raupe verhältnismässig gering ist. Schon aus dieser Tabelle lässt sich der Schluss ziehen, dass die Raupen nur einen verhältnismässig geringen Teil des aufgenommenen Stickstoffes zur Synthese von Chitin verwenden. Der N-Gehalt des Chitins der Tiere schwankte von 3,53—3,62%. Wenn man aus dieser Angabe das Verhältnis des im Chitin befindlichen Stickstoffes zum Gesamtstickstoff des Organismus berechnet, so ergeben sich die in Tabelle XI angeführten Werte.

TABELLE XI

Alter der Raupe in Tagen	16	26	33
N-Gehalt des Chitins im Vergleich zum Gesamt-N des Organismus %	3,57	3,33	3,81

Aus diesen Angaben ist ersichtlich, dass nur ein verschwindend kleiner Teil des Gesamtstickstoffes des Körpers in das Chitin eingebaut ist. Daraus darf also gefolgert werden, dass im Laufe des N-Stoffumsatzes der *Hyphantria*-Raupe nur ein geringer Energieverlust infolge der Chitinsynthese entsteht. Es kann angenommen werden, dass bei den meisten Raupen und anderen Larvenformen der Arthropoden die Lage ähnlich ist; im Falle der stark chitinisierten Imagos (Coleopteren usw.) ist aber mit einer beträchtlichen Menge latenten Stickstoffes zu rechnen.

Besprechung

Im nachfolgenden sollen diejenigen allgemeinen Folgerungen besprochen werden, die aus den beschriebenen Untersuchungen vom ernährungsbiologischen, physiologischen und produktionsbiologischen Gesichtspunkt gezogen werden können.

An erster Stelle soll die Tatsache hervorgehoben werden, dass nunmehr eine Raupenart vorhanden ist, deren Gewichtsvermehrung, Nahrungsaufnahme und Kotausscheidung im Laufe ihres ganzen Lebens auf Grund von zahlenmässigen Angaben bekannt sind. Ausserdem sind der Trockensubstanzumsatz, der Wasserumsatz, sowie die Menge des eingebauten bzw. mit der Losung ausgeschiedenen Stickstoffes, d. h. der N-Umsatz der Raupe bekannt. Des weiteren stehen auch Angaben über den N-Gehalt des Chitins, den Lipidgehalt der Tiere usw. zur Verfügung. Mit anderen Worten: es sind alle jene Daten bekannt, die den quantitativen Stoffumsatz der *Hyphantria*-Raupe eindeutig bestimmen.

Obzwar sich alle diese Angaben auf die Raupe einer einzigen Lepidoptera-Art beziehen, kann man immerhin nach gewissen Erwägungen mit der gebotenen Vorsicht die Behauptung aufstellen, dass man aus diesen Angaben auch auf die Verhältnisse anderer Raupen von ähnlicher Lebensweise gewisse Schlüsse ziehen darf. Es kann angenommen werden, dass die meisten primären Konsumenten, zumindest die laubverzehrenden Lepidoptera-Raupen, doch wahrscheinlich auch andere primär konsumierende Organismen, die aufgenommene Nahrung ähnlich wie die *Hyphantria*-Raupen verwerten und einbauen.

Nach diesem Hinweis auf die Bedeutung der durchgeführten quantitativen Untersuchungen können die einzelnen Problemenkomplexe wie folgt umschrieben werden: im Laufe der Untersuchungen des Gesamtstoffumsatzes konnte eine eigentümliche Erscheinung in bezug auf die einzelnen Wachstumsabschnitte der Raupe beobachtet werden. Im 1. und im 3. Abschnitt zeigt sich ein normaler Stoffverlust, sowohl in der Trockensubstanz als auch im Wassergehalt. Der Umstand jedoch, dass die Raupe im 2. Abschnitt verhältnismässig wenig Wasser abgibt, weiters, dass sie im Zuge des Betriebsstoffwechsels sehr wenig Stoff oxydiert, steht mit dem besonderen Stoffwechseltypus dieses Abschnittes im Zusam-

menhang. Die geringe Wasserabgabe weist darauf hin, dass die Fähigkeit der Kolloide des Organismus, Wasser zu binden, in diesem Abschnitt ausserordentlich gross ist, während der Umstand, dass die Menge des im Zuge des Betriebsstoffwechsels oxydierten Stoffes so klein ist, den Schluss zulässt, dass die Raupe die zur Aufrechterhaltung ihrer Lebensprozesse sowie zum Bau ihres Körpers notwendige Energie anderswoher bezieht. Es kann angenommen werden, dass diese Energie nach einem teilweisen Abbau der im 1. Abschnitt angehäuften, energiereichen Verbindungen erzeugt wird. Zur Klarstellung dieses Problems müssen weitere Untersuchungen ausgeführt werden. Die obenerwähnte geringfügige Wasserabgabe verdient sowohl in ernährungsphysiologischer als auch in agrarentomologischer Beziehung besondere Beachtung. Die sprunghafte Gewichtszunahme der Raupen hat zwangsläufig zur Folge, dass sich auch der Wasserbedarf des Organismus sprunghaft erhöht. Da die meisten Raupen ihren Wasserbedarf ausschliesslich im Wege der aufgenommenen Nahrung decken, darf angenommen werden, dass die minimale Menge des verzehrten Futters nicht nur von den zum Wachstum und zum Stoffwechsel notwendigen Trockensubstanzen, sondern auch von der notwendigen Wassermenge determiniert wird. Es darf ferner angenommen werden, dass im Falle einer höheren Aussentemperatur und eines niedrigeren Feuchtigkeitsgehaltes der Luft der durch Verdunstung entstehende Wasserverlust zunimmt und sich der Wasserbedarf der Raupen auf diese Weise erhöht. Dieser Zustand bedeutet eine gesteigerte Inanspruchnahme des ganzen Organismus der Raupe und zwingt sie, über ihren Energiebedarf hinausgehend zur Sicherung des Wasserhaushaltes zusätzliche Nahrung aufzunehmen. Bei extremen Temperatur- und Verdunstungsverhältnissen kann man sich einen Zustand vorstellen, bei dem der Organismus der Raupe kaum mehr mit der Verdunstung Schritt halten kann. Dieser kritische Zustand kann eine grosse Bedeutung vom agrarentomologischen Gesichtspunkt besitzen, weil seine Kenntnis bzw. seine experimentelle Erforschung ein Licht auf den Einfluss des Makroklimas und Mikroklimas auf die Massenentwicklung gewisser primär konsumierender Schädlinge zu werfen vermag. Diese Annahme scheint auch durch den Umstand bekräftigt zu werden, dass eine auffallend trockene und heisse Witterung erfahrungsgemäss die Vermehrung und die Schadenstiftung der *Hyphantria*-Populationen zu vermindern pflegt.

Vom Gesichtspunkt der Ernährungsphysiologie der Insekten ist besonders hervorzuheben, dass nach den hier durchgeführten Untersuchungen der Verdauungskoeffizient des Rohproteins der *Hyphantria*-Raupen im Laufe ihrer Entwicklung und ihres Wachstums Veränderungen unterworfen ist. Diese Veränderung tritt hauptsächlich dadurch in Erscheinung, dass die Verdauung des Rohproteins im 2. Abschnitt am grössten ist. Auf Grund der an Wirbeltieren vorgenommenen Untersuchungen wäre zu erwarten gewesen, dass der Verdauungskoeffizient des Rohproteins sich im Laufe der Entwicklung allmählich senkt. Der Umstand, dass der Koeffizient im Laufe der Entwicklung gerade im Gegensatz zu dieser Erwar-

tung ansteigt, ist eine beachtenswerte Erscheinung und dürfte weitere Untersuchungen in dieser Richtung rechtfertigen. Die Ursache für die Erhöhung des Verdauungskoeffizienten dürfte darin bestehen, dass die Erzeugung von Verdauungssäften intensiver wurde, doch kann auch die Möglichkeit nicht von der Hand gewiesen werden, dass sich die Quantität oder Qualität der im Darm lebenden Symbionten verändert. Diese Frage lässt sich jedoch nur auf Grund weiterer Untersuchungen klarstellen.

Im Laufe der in bezug auf den N-Umsatz durchgeführten Untersuchungen konnte der unanzweifelbare Beweis erbracht werden, dass die *Hyphantria*-Raupe im Zuge ihrer individuellen Entwicklung, in allen drei Abschnitten, mehr Stickstoff in ihren Organismus einbaut, als sie aus der Nahrung resorbiert. Dies bedeutet mit anderen Worten, dass sich im Organismus der *Hyphantria*-Raupen ein unleugbarer N-Überschuss zeigt. Dieser Überschuss kann nur aus dem Stickstoff der Luft stammen. Diese Feststellung steht übrigens auch mit den neuesten Literaturangaben im Einklang, nach denen die Bindung des Luftstickstoffes im Organismus der Arthropoden eine weit allgemeinere Erscheinung ist, als früher angenommen wurde.

Ungelöst ist vorderhand noch die Frage der feineren Einzelheiten des N-Bindungsmechanismus im Falle der *Hyphantria*-Raupen. Der aufgezählten Literatur zufolge wird der Stickstoff zumeist von den darmbewohnenden Symbionten gebunden, doch wiesen P e k l o und S a t a v a darauf hin, dass der Stickstoff zumindest bei den von ihnen untersuchten *Ips*, *Sitodrepa panicea*, *Tribolium navale*, *Tineola biseliella* und *Drosophila melanogaster* von dem im Fettkörper der Larven dieser Insekten lebenden Symbionten gebunden wird. Angesichts dessen, dass nach P o r t i e r (vgl. B u d d e n b r o c k 1938, S. 569.) im Darm der xylophagen Raupen von *Cossus*, *Zeuzera*, *Nonagria*, *Sesia* usw. für die Symbionten keinerlei Darmanhang vorhanden ist und dies wahrscheinlich auch für die *Hyphantria*-Raupen gilt, kann angenommen werden, dass die N-bindenden Mikroorganismen gleichfalls in den Fettkörpern, eventuell auch in anderen Teilen des Organismus anzutreffen sind. Diese Frage ist in Zukunft in weiteren Untersuchungen klarzulegen.

Schliesslich müssen noch die produktionsbiologischen Zusammenhänge der hier beschriebenen Versuche erwähnt werden. Wie aus dem Aufbau und der Auswertung der Ergebnisse der vorliegenden Abhandlung ersichtlich ist, wurden die Untersuchungen in erster Linie mit einer produktionsbiologischen und nicht mit einer ernährungsphysiologischen Zielsetzung ausgeführt. Das Ziel der Untersuchungen bestand vor allem in der Klärung der Folgerungen, die aus der eingehenden, sorgfältigen Untersuchung einer einzigen primär konsumierenden Art auf den Stoffumsatz jener Biozönose gezogen werden können, in welcher die untersuchte Art lebt. In dieser Hinsicht drängen sich über das bereits Gesagte hinausgehend noch folgende Überlegungen auf : einer der Hauptaufgaben der Produktionsbiologie besteht nach Ansicht der Verfasser darin,

dass sie den Stoffumsatz der dominanten Arten der Biozönose, in erster Linie der primären Konsumenten, als Funktion der Zeit und der Umwelt durch quantitative Forschungen aufzuhellen trachtet. Zu diesem Behufe ist 1. die Menge der Nahrung festzustellen, welche die betreffende Art unter gegebenen Verhältnissen während einer gewissen Zeit oder im Laufe ihres ganzen Lebens verzehrt; 2. der Anteil der aufgenommenen Nahrung festzustellen, der eingebaut bzw. in die koprogene Phase übergeführt wird, d. h. die Menge des Stoffes, der von den primären Konsumenten in der Biozönose auf die verschiedenen Stoffbahnen geleitet wird und die Feststellung dieser Stoffbahnen. Die diesbezüglich in der Literatur anzutreffenden, manchmal ausserordentlich präzisen Nahrungsketten und Nahrungsnetzdiagramme (»food web«) vermitteln nur ein qualitatives Bild und befriedigen die heutigen differenzierteren Anforderungen der Produktionsbiologie nur zum Teil. Schliesslich müssen 3. alle diese Untersuchungen, da selbst die sorgfältigsten Gewichtsmessungen und auf die Biomasse bezüglichen Angaben den Energieumsatz der Biozönose nur äusserst ungenau ausdrücken, durch energetische Forschungen, durch die Feststellung der »Aktivität« ergänzt werden. Auf diesem Gebiete sind die Überlegungen wegweisend, die von M a c f a d y e n in seinen jüngsten Werken ausgesprochen wurden [8, 9, 10] und denen bei den produktionsbiologischen Forschungen in der Zukunft eine grosse Bedeutung zukommt.

Vom produktionsbiologischen Gesichtspunkt aus verdienen jene Ergebnisse am meisten Beachtung, die sich auf die Bindung des Luftstickstoffes beziehen. Wie bereits erwähnt, darf angenommen werden, dass die Bindung des Luftstickstoffes nicht nur eine spezifische Eigenschaft der *Hyphantria*-Raupen darstellt, sondern gewiss auch bei mehreren, vielleicht bei den meisten primären Konsumenten mit ähnlichem Organismus anzutreffen ist. Wenn diese Annahme zutrifft, dann kann man nunmehr *mit einer bisher unbeachteten Stickstoffquelle rechnen*, die den N-Umsatz der Biozönosen in ein ganz neues Licht rückt. Es wäre interessant, auf Grund einer Kombination von Schätzungen und Berechnungen auch nur ungefähr die Menge der Nahrung festzustellen, die in einer grösseren Biozönose, z. B. in einem Walde, von den primären Konsumenten verzehrt wird, und aus dieser Angabe dann die Menge des auf diese Weise gebundenen Luftstickstoffes für jede Vegetationsperiode zu berechnen. Eine solche Berechnung müsste aber solange als übereilt angesehen werden, als die bei anderen primären Konsumenten bisher nur angenommene N-Bindung nicht auch durch Versuche nachgewiesen ist. Vorläufig soll nur hervorgehoben werden, dass es sich hier um eine bedeutende Stickstoffmenge zu handeln scheint und dass es lohnend sein dürfte, in Zukunft dieser bisher vernachlässigten N-Quelle eine gesteigerte Beachtung zu schenken. Es erscheint nicht ausgeschlossen, dass die künftigen Untersuchungen auf diesem Gebiete eine ähnliche biologische Stickstoffquelle finden bzw. bekräftigen werden, wie sie bei den im Boden und in den Wurzelknollen der Leguminosen lebenden Mikroorganismen vorhanden ist.

SCHRIFTTUM

1. *Biedermann, W.*, 1911 : Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung (in : H. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 2, Erste Hälfte, Jena, 1911, pp. XVI+1563.)

2. *Buddenbrock, W.*, 1928 : Grundriss der vergleichenden Physiologie (Berlin, 1928, p. 830.)

3. *Dudich, E.—Balogh, J.—Loksa, I.*, 1952 : Produktionsbiologische Untersuchungen über die Arthropoden der Waldböden. (Acta Biol. Acad. Sci. Hung., Tom. III, Fasc. 3, pp. 295—317.)

4. *Franz, H.—Leitenberger, L.*, 1948 : Biologisch-chemische Untersuchungen über Humusbildung durch Bodentiere. (Öst. Zool. Zeitschr., 1 ; pp. 498—518.)

5. *Franz, H.*, 1951 : Biologisch richtige Düngung. (Die Bodenkultur, Jg. 5, p. 325—336.)

6. *Franz, H.*, 1951 : Über die Bedeutung terricoler Kleintiere für den Stickstoff- und Humushaushalt des Bodens. (Zeitschr. f. Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkde, Bd. 55 (100), H. 1 ; p .44—52.)

7. *Koch, A.*, 1951 : Paul Buchner. Leben und Werk. (München, 1951. pp. 21.)

8. *Koch, A.*, 1952 : Über Physiologie intrazellulärer Symbionten. (Zbl. f. Bakter. Parasitenkunde, etc . . . , 158, pp. 363—366.)

9. *Jordan, H.*, 1913 : Vergleichende Physiologie der wirbellosen Tiere. Bd. 1. (Jena, 1913. pp. XXII+738.)

10. *Macfadyen, A.*, 1948 : The Meaning of Productivity in Biological Systems. (Journ. Anim. Ecol., 17, pp. 75—86.)

11. *Macfadyen, A.*, 1949 : Population Ecology. (Science Progr., 1947, pp. 532—543.)

12. *Macfadyen, A.*, 1950 : Biologische Produktivität. (Arch. f. Hydrobiol. Bd. XLIII., pp. 166—170.)

13. *Peklo, J.—Satava, J.*, 1950 : Fixation of free Nitrogen by Insects. (Experientia, Vol. 6. pp. 190—192.)

14. *Schanderl, H.*, 1942 : Über die Assimilation des elementaren Stickstoffs der Luft durch die Hefesymbionten von Rhagium inquisitor L. (Z. Morph. Ökol. Tiere, Bd. 38, pp. 526—533.

15. *Tóth, L.*, 1940 : The Protein Metabolism of the Aphids. (Ann. Mus. Nation. Hung., Vol. 33, pp. 167—171.)

16. *Tóth, L.—Wolsky, S.*, 1941 : Gaswechsel und respiratorischer Quotient bei den Aphiden. (Zool. Anz., Bd. 136, pp. 99—103.)

17. *Tóth, L.—Wolsky, S.—Bátory, M.*, 1942 : Stickstoffbindung aus der Luft bei den Aphiden und bei den Homopteren (Rhynchota Insecta). (Z. vergleich. Physiol., Bd. 30, pp. 67—73.)

18. *Tóth, L.*, 1943 : On a New Category of Endosymbiosis. (Állatt. Közl., Bd. 40, pp. 188—193.)

19. *Tóth, L.*, 1944—1945 : Stickstoffassimilation und das symbiontische System bei Kalotermes flavicollis (Isoptera). (Magy. Biol. Kut. Int. Munk., Vol. 16, pp. 7—33.)

20. *Tóth, L.*, 1946 : The Biological Fixation of Atmospheric Nitrogen. (Budapest, 1946. pp. 116.)

EXPERIMENTS TO ESTABLISH RELATIONSHIP BETWEEN ANTIBIOTIC PROPERTIES OF SPECIES OF STREPTOMYCES AND THEIR SOILS

J. HORVÁTH, J. SZOLNOKI, and L. FELFÖLDY

Biological Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Tihany

(Received October 1, 1951)

One of the more compelling problems of our microbiological working community's Five Year's Plan was the isolation of antagonistic *Streptomyces* from different soils. The working party established at the outset that there are soils in which *Streptomyces* exist, but these are not antagonistic to the test bacteria employed by it whereas from other soils it could isolate antibiotic *Streptomyces* in considerable numbers. From this the problem arose as to whether any connection could be found between antagonistic *Streptomyces* and the soils in which they grow. More closely this means whether there is a possibility to establish in advance if, in any soil, there exist any antibiotic strains or not.

Experiments were carried out to elucidate the question with the results reported below.

Methods employed

From the point of view of method our investigations were divided into three groups. The first group made a survey of the plant associations to be found where we collected our samples to see whether the vegetation afforded any indication of the antibiotic nature of the soil and the microorganisms living in it. The cenelogical investigations were made in the usual way (Felföldy, 1943).

Disclosure of the physical and chemical characteristics of the soils was the task of the second group. The mechanical composition of the soils was established by the pipette sedimentation test (comp. Doby, 1941, 142, Piper, 1947). The sticky point of the soils was determined by the method of Arany, keeping in mind that in respect of forest and peat soils containing much organic matter it does not provide as instructive information concerning stickiness as in respect of mineral soils although, as can be seen from the tables attached, it has some relation to the humus content of them. Further investigations established the pH of the soil by the method of Kühn using bromothymol blue and methyl red indicators, determined the amount of nitrogen from amongst the organic constituents according to Kjeldahl, and the organically bound carbon (oxidimetrically, with 0,1-n $KMnO_4$), from which the humus content was calcu-

lated. Of the inorganic constituents, the salt concentration was determined (measurement of electric conduction capacity in a 'Sigmond cell with Pleissner apparatus), the carbonate content of the soil (with a modified Passon mercury manometer; compare Piper, 1947, 132—134), and the water soluble K, Na, Ca and P content.

The third group dealt with microbiological methods. The majority of the data known about *Streptomyces* indicates that their optimal pH requirements are somewhat below neutral yet those *Streptomyces* strains the pH requirements of which incline towards the alcaline can also develop, even under a slightly acid reaction. In isolating the *Streptomyces* we therefore invariably used the Jensen 6,5 pH dextrose-casein culture medium (Jensen, 1930) composed as follows :

dextrose	2 g	
casein	2 g	dissolved in 10ml 0,1-n NaOH
K_2HPO_4	0,5 g	
$MgSO_4$	0,2 g	
$FeCl_2$	traces	
agar	15,0 g	
distilled water	1000 ml	

We consider this medium good, because for most of the *Streptomyces* species it indeed proved an elective medium. The isolation method was the following : soil samples were taken using a spade sterilized by burning with alcohol. Soil particles taken from different depths of these samples were suspended in sterile tap water, then from suitable dilutions of these soil suspensions spreads were made for isolation in Petri dishes, and these incubated for about 6—7 days in a thermostat at 30°C. During this time such extensive colonies of the different germs developed that not only could *Streptomyces* be recognised with the naked eye, but different species could be distinguished. The different colonies were isolated onto Waksman type dextrose-peptone meat extract media and, after cultivation, were examined for *Staphylococcus aureus*, *Bacillus subtilis* and *Escherichia coli*, as test bacteria, to determine their antibiotic character. The method employed was to suspend the test bacteria in the dextrose-peptone meat extract mediumcooled to 43°C, and, after pouring this into Petri dishes and allowing it to stiffen, to inoculate several colonies of the desired *Streptomyces* species on it, then to inocubate it for 1—2 days. After 24—48 hours the antagonistic effect revealed itself in the form of an inhibition zone wherever the *Streptomyces* species had an antibiotic character. We measured the radius of the circle formed by the inhibition zone from the border of the colony and took the mean value of several measurements as the degree of effect characteristic of the species.

TABLE I

Results of physical and chemical soil analyses

	Soil samples were taken at	Colour of soil	pH	Results of mechanical analysis			Sticky point	Salt concentration	Kjeldahl N %	Org. bound C %	Humus %	CO_3 %	Ca mg %	Na mg %	K mg %	P mg %
				0—2 μ %	2—20 μ %	more than 20 μ %										
1	Hévíz. Alders (Alnus glutinosa-ass.)	black	6,4	4,45	2,75	92,80	129	0,096	2,12	15,0	25,8	3,1	0,030	1,17	0,48	0,36
2	Ederics. Bog meadow (Agrostis alba-ass.)	black	7,0	3,20	3,70	93,10	103	0,086	1,22	10,7	18,4	19,2	0,033	0,94	0,55	0,13
3	Badacsony. Oaks. (Quercus petraea-ass.)	brownish gray	5,8	3,55	4,90	91,55	61	0,071	1,63	10,5	18,0	0,2	0,010	0,50	0,71	0,13
4	Balaton-Rendes. Plowland	reddish brown	6,9	1,90	9,00	89,10	39	0,078	0,27	3,1	5,3	0,9	0,012	0,45	0,34	0,53
5	Révfülöp. (Salix cinerea -ass.) .	gray	7,3	6,20	20,70	73,10	86	0,087	0,55	4,8	8,3	7,8	0,014	0,98	1,63	0,36
6	Kiiántelep. Pines. (Pinus silvestris-austriaca-ass.)	dark brown	7,0	2,10	18,55	79,35	76	0,090	0,64	6,5	11,1	3,3	0,05	0,50	0,33	0,15
7	Babvölgy. Beeches. (Fagus silvatica-ass.)	dark brown	6,6	4,90	6,95	88,15	200	0,085	2,29	18,8	32,3	4,1	0,059	1,08	2,58	2,20
8	Uzsa. Beeches. (Fagus silvatica Luzula-ass.)	brown	4,5	7,00	3,55	89,45	160	0,072	0,95	7,3	12,6	0,0	0,018	0,58	2,16	1,33
9	Uzsa. Brook-bank alders. (Alnus glutinosa-ass.)	gray	6,0	3,50	1,50	95,00	112	0,086	1,35	9,5	16,3	0,0	0,059	1,08	2,00	0,75
10	Uzsa. Bog meadow (Schoenus nigricans-ass.)	black	6,3	—	—	—	230	0,089	2,65	20,9	35,9	0,0	—	2,12	1,62	—
11	Uzsa. Meadow alders. (Alnus glutinosa-ass.)	gray	6,3	3,25	2,70	94,05	74	0,080	0,77	6,2	10,7	0,0	0,024	0,75	0,31	0,13
12	Lelle. Peaty upper soil	gray	7,2	5,80	15,65	78,55	97	0,146	1,02	9,4	16,2	4,1	0,058	1,83	0,56	0,12
13	Lelle. Meadow land beside canal	gray	7,3	4,55	8,40	87,05	97	0,088	0,84	7,6	13,0	25,7	0,040	0,98	0,45	0,05
14	Lelle. Peat	black	6,2	4,15	2,40	93,45	260	0,160	2,75	30,4	52,3	0,0	—	4,42	1,52	—
15	Vashosszúfalu. Alders E of road. (Alnus glutinosa-ass.)	gray	5,5	5,30	16,10	78,60	63	0,078	0,67	4,9	8,4	0,2	0,024	0,72	0,41	0,46
16	Vashosszúfalu. Alders W of road (Alnus glutinosa-ass.)	gray	5,8	6,55	19,50	73,95	67	0,083	0,84	6,1	10,5	3,3	0,033	0,90	0,40	0,09

Characteristics of the sites from which samples were taken

1. Alder grove at Hévíz (Alnus glutinosa-ass.)

An extremely pertinent picture of the cenology of the alder woods of the Hévíz lake is given by Soó (1931, 301—302). Since his days these woods seem to have changed very little as many of the species described by him were found. However, there was a number of weeds not mentioned in his list *(Poa annua, Agropyron repens, Atriplex oblongifolia, Erigeron canadensis, Arctium lappa, Taraxacum officinale, Parthenocissus inserta)*. Later we also observed *Caltha palustris, Lysimachia nummularia, Calystegia sepium, Scutellaria galericulata.* The crown canopy is 100% closed, the forest's underbrush level varies and its grass level is very abundant, the predominance of *Galium aparine* characterising it at the beginning of summer. For a detailed cenological survey see S o ó, loc. cit.

Its soil is soot-black peat bog with much organic matter (organic carbon 15%, sticky point 129!). Slightly acidic (pH 6,4). Carbonate content 3,1% : the Kjeldahl N content of 2,1 % also proves the large amount of organic matter in it.

Altogether four *Streptomyces* species were isolated from it, two of which were inactive towards the test bacteria, whereas two, at a pH of 6,5, 48 hours after inoculation, acted as follows :

	Designation	Diameter of colony	Radius of inhibition zone
On Staphylococcus aureus	1a	7	3 mm
	1b	3 mm	11 mm
On Bacillus subtilis	1a	5 mm	1 mm
	1b	negative	
On Escherichia coli	both negative		

2. Bog meadow at Ederics (Agrostis alba-ass.)

Near the Balaton-Ederics railway station, in the peaty area called Hajórét on the 50 000 scale map, an extensive meadow, 106 m above sea level. Exact cenological evaluation would only be possible if we knew exactly the meadow and pasture types extending over the Tapolca basin, which would far exceed the limits of this study, wherefore, botanically we characterise it only on the basis of our observations made in the autumn (September 28, 1951) : *Alisma lanceolatum, Agrostis alba* (2—3), *Phragmites vulgaris, Festuca arundinacea, Schoenoplectus lacustris, Bolboschoenus maritimus* (2), *Heleocharis palustris, Carex, Juncus articulatus, Potentilla reptans, P. anserina, Sium latifolium, Angelica silvestris, Lysimachia nummularia, Calystegia sepium, Lycopus europaeus, Mentha*

sp., *Cirsium canum*. The meadow grass at that time, on a small unknown area where we made our survey, was 80 cm high, very dense, completely closed.

This is also a black meadow peat soil with many remains of snail shells (CO_3 content 19,2%). Sticky point 103, organic carbon content 10,7% ; both of which indicate much organic matter. For most of the year the soil is very moist and in spring soggy.

From this soil we isolated three *Streptomyces* species, one of which was ineffective towards the test bacteria employed, the other two, tested at a pH of 7, acted in the following way according to evaluation made 48 hours after inoculation.

	Designation	Diameter of colony	Radius of inhibition zone
On Staphylococcus aureus	5a	2,5 mm	5,5 mm
	5a	2,0 mm	3,0 mm
On Bacillus subtilis	both negative		
On Escherichia coli	5a	10,0 mm	5—6 mm
	5b	negative	

3. *Oak forest at Badacsony (Quercus petraea-ass.)*

S o ó (1931, 303-307) treats in detail of the oaks of the Balaton highlands (*Quercetum sessilis—Quercus lanuginosa* and *Quercetum sessilis—Carpinus betulus* sub-associations), but unfortunately includes the oaks of Badacsony in the synthetic list, which is useless for our purposes. Our soil samples came from a southern slope above the Kisfaludy house, from basalt crumblings taken from about the middle of a strip of forest between the lower border of the forest proper and a basalt chute. (CO_3 content 0,2%, pH 5,8). Its fairly high sticky point (61) can only be explained by the considerable amount of organic matter (10,5% organic carbon!), as 91,5% of the fine soil consists of sand fractions coarser than 20 μ. The amount of Kjeldahl-N (1,63%) also points to a lot of organic matter.

We isolated altogether five *Streptomyces* species from it, three of which were ineffective towards the test bacteria employed, whereas two acted in the following way, at pH 7, evaluated 48 hours after inoculation :

	Designation	Diameter of colony	Radius of inhibition zone
On Staphylococcus aureus	6a	3 mm	3 mm
	6b	11 mm	2 mm
On Bacillus subtilis	6a	3 mm	3 mm
	6b	11 mm	0,5 mm
On Escherichia coli	both ineffective		

As the Badacsony soil has a pH of 5,8, it also seemed advisable to test the antibiotic effect at a lower pH value (6,5), which resulted in the following :

	Designation	Diameter of colony	Radius of inhibition zone
On Staphylococcus aureus	6a	4 mm	scarcely perceptible
	6b	negative	
On Bacillus subtilis	6a	4 mm	scarcely perceptible
	6b	negative	
On Escherichia coli	both ineffective		

4. *Ploughed field in Rendes*

A ploughed field, 135 m above sea level laying on the main road between Balatonrendes and Révfülöp. Winter wheat was growing on it the year of the investigation (autumn 1950, 1951). The autumnal weed vegetation after paring (September 28, 1951) consisted of *Digitaria sanguinalis*, *Setaria glauca*, *S. viridis*, *Agropyron repens*, *Polygonum aviculare*, *Fagopyrum convolvulus*, *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Arenaria serpyllifolia*, *Papaver rhoeas*, *Diplotaxis muralis*, *Reseda lutea*, *Rubus caesius*, *Medicago lupulina*, *Vicia cf. tenuifolia*, *Lathyrus tuberosus*, *Erodium cicutaria*, *Mercurialis annua*, *Euphorbia cyparissias*, *E. exigua*, *Hybiscus trionum*, *Anagallis coerulea*, *Convolvulus arvensis*, *Stachys*

	Designation	Diameter of colony	Radius of inhibition zone
On Staphylococcus aureus	E1	5 mm	6 mm
	E2	3,5 mm	3,5 mm
	E3	3 mm	6 mm
	E4	4 mm	1,5 mm
	E5	3 mm	4 mm
	E6	2 mm	5 mm
On Bacillus subtilis	E1	negative	
	E2	negative	
	E3	1 mm	3 mm
	E4	negative	
	E5	1,5 mm	4 mm
	E6	1 mm	5 mm
On Escherichia coli	E1	5 mm	3 mm
		the rest negative	

annua, *Solanum nigrum*, *Kickxia spuria*, *Plantago lanceolata*, *Erigeron canadensis*, *Achillea millefolium*, *Senecio vulgare*, *Cirsium arvense*, *Chondrilla juncea*, *Sonchus asper*.

The soil is poor, a reddish-brown light loam, a thin loess settled on Permian red sandstone. Sticky point 39, nitrogen content 0,27%, organically bound carbon, 3,1%, fairly poor even in lime. Carbonate content 0,9%.

Six *Streptomyces* species were isolated from it, all of which were effective at a pH of 7 towards one or the other of the test bacteria used; the values taken 48 hours after the inoculation see on p. 458.

5. *Salicetum cinereae near Révfülöp*

Beyond the Révfülöp—Kővágóőrs railway station in the direction of Balatonrendes, in a ditch between the highway and the railway embankment, 108 m above sea level, a *Salix cinerea* brushwood under a few alder trees. The vegetation consists of: *Equisetum arvense*, *Typha angustifolia*, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis gigantea*, *Phragmites vulgaris*, *Festuca arundinacea*, *Butomus umbellatus*, *Carex riparia*, *C. glauca*, *Iris pseudacorus*, *Populus canadensis*, *Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Lythrum salicaria*, *Epilobium hirsutum*, *Lysimachia nummularia*, *Fraxinus excelsior* (shrub), *Calystegia sepium*, *Stachys palustris*, *Lycopus europaeus*, *Mentha cf. aquatica*, *Galium palustre*, *G. mollugo*, *Bidens tripartita*.

The soil is cold, heavy meadow clay standing under water in spring. It is of a grayish colour and there is hardly any humus layer developed on it. It must have been greatly disturbed during the construction of the road and the laying of the railway track. Sticky point 86, organic matter content small (org. C 4,8%), nitrogen content 0,55%, a fair amount of lime (7,8% CO_3).

Altogether three species were isolated from it, one of which, designated as 2a, did not show antagonism towards any of the test bacteria; the other was more efficacious, whereas the last one was only effective at a low pH and then only against *Staphylococcus*. The results of the tests made at pH 7, were as follows 48 hours after inoculation: diameter of colony 2b = 1,5 mm; radius of inhibition zone on *Staphylococcus aureus* = 6 mm; 2c was negative. On *Bacillus subtilis* 2b produced a 0,5 mm diameter sized colony with an inhibition zone radius of 2,5 mm; 2c was negative. Both were ineffective on *Escherichia coli*.

At a pH of 6,5 the one designated 2c proved effective solely towards *Staphylococcus aureus*, and with slight inhibition.

6. *Pine woods at Kiliántelep (Pinus austriaca-silvestris-ass.)*

A pine wood plantation in Kiliántelep, on the south side of the highway. In the dark forest with a completely closed canopy there is no undergrowth but the earth is covered with a thick carpet of fallen pine needles. After brushing

these aside samples of soil were taken from the upper layer, a loose, light, dark brown soil fairly rich in humus. Data on this soil are to be found in Table 1.

Of the three *Streptomyces* species isolated, one (3b) was ineffective against all three test bacteria and of the remaining two one was only very slightly effective. The tests were made at pH 7, the evaluation was made 48 hours after inoculation :

	Designation	Diameter of colony	Radius of inhibition zone
On Staphylococcus aureus	3a	0,5 mm	1 mm
	3c	6 mm	1 mm
On Bacillus subtilis	3a	1 mm	scarcely perceptible
	3c	3 mm	4 mm
On Escherichia coli	all ineffective		

7. *Babvölgy beech woods (Fagus silvatica-ass.)*

The Bab valley extends south from Vászoly along the brook flowing at the base of Keresztfa (349 m) and Nagyvár hills (288 m). On its northern slopes in the eastern half of the Balaton highlands a rather sparce beech wood has developed, information about which is furnished in Table II.

TABLE II
Fagetum silvaticae (Bab-völgy valley)

		1	2	3	4	5	6
Meters above sea level		230	250	250	250	275	270
Exposition		N	N	NNS	NNS	N	N
Slope		40°	45°	40°	40°	48°	47°
Cover (sward level)		40%	<5%	10%	25%	100%	100%
	Crown canopy level						
Em-MM	Fagus silvatica	4	4	5	5	2	2
M-MM ...	Quercus pubescens	—	—	—	—	—	1
Adv-MM	Juglans regia	—	—	—	—	—	1
M-MM	Fraxinus ornus	1	—	—	—	1	1
	Underbrush level						
Eu-M	Corylus avellana	1	—	—	—	—	1
Em-M	Fagus silvatica	1	—	1	1	1	—
M-M	Quercus pubescens	—	—	—	—	—	1
Eu-M	Ulmus campestris	—	—	—	—	—	1

TABLE II continued

		1	2	3	4	5	6
Em-M	Clematis vitalba	—	—	—	—	—	1
Eu-M	Crataegus monogyna	—	—	—	—	—	1
M-M	Coronilla emerus	1	1	1	1	1—2	1
Pm-M	Cotinus coggygria	—	—	—	—	1	—
Em-M	Euonymus verrucosa	1	—	—	1	1	1
Eu-M	E. europaea	—	—	—	—	—	1
M-M	Staphylea pinnata	—	—	—	—	1	—
Eu-M	Acer campestre	—	—	—	—	—	1
Eu-M	A. platanoides	1	—	—	—	1	1
Eu-M	Tilia pseudorubra	—	—	—	—	1	1
Atl-M	Hedera helix	—	—	1	1	1	1
M-M	Cornus mas	1	—	—	—	1	1
M-M	Fraxinus ornus	1	1	1	—	1	1
Eu-M	Ligustrum vulgare	—	—	—	—	—	1
M-M	Viburnum lantana	—	—	—	1	1	1
Eua-M	Lonicera xylosteum	1	—	—	—	1	—
	Sward level						
Eu-G	Melica uniflora	—	—	1	1	1	1
Em-H	Dactylis Aschersoniana	—	—	1	1	1	1—2
Cp-H	Poa nemoralis	—	—	1	1	1	1
Eua-H	Brachypodium silvaticum	—	—	—	—	—	1
Eua-H	Carex Pairei	—	—	—	—	—	1
Eu-H	C. digitata	1	—	—	—	1	1
Eua-G	C. alba	—	—	—	—	2—3	2—3
Eua-G	Polygonatum officinale	—	—	—	—	1	—
Em-G	Cephalanthera latifolia	—	—	1	—	—	—
Em-G	Epipactis microphylla	—	—	1	—	—	—
Eua-Ch	Asarum europaeum	—	—	—	1	—	—
Cp-Th	Fagopyrum convolvulus	—	—	—	—	—	1
Eua-Th	Alliaria officinalis	—	—	1	—	—	—
Eua-Th	Cardamine impatiens	1	—	—	—	—	—
M-H	Arabis turrita	1	—	—	1	—	1
Eu-H	Sedum maximum	1	—	—	—	—	—
Eua-H	Fragaria vesca	—	—	—	—	—	1
Cp-H	Geum urbanum	—	—	—	—	—	1
Eua-H	Lathyrus vernus	1	—	1	1	1	—
K-H	Geranium Robertianum	1	—	—	—	—	—
Eu-H	Mercurialis perennis	—	—	—	—	1	—
Eua-H	Euphorbia cyparissias	—	—	—	—	1	1
Em-H	Hypericum montanum	—	—	—	—	—	1
Atl-H	Viola odorata	—	—	1	—	1	1
Eua-H	V. mirabilis	1	—	—	—	1	1
Eua-H	V. silvestris	1	—	—	—	—	—
Kont-H	Bupleurum falcatum	—	—	—	—	1	—
Em-H	Primula veris	—	—	—	—	1	1
Eu-H	Ajuga reptans	—	—	—	—	1	1
M-H	Melittis melissophyllum	1	—	—	—	1	1
Em-H	Lamium galeobdolon	1	—	1	1	—	—
Eua-H	Salvia glutinosa	1	—	—	—	—	—
Eua-H	Veronica chamaedrys	—	—	—	1	1	1
Eua-G	Asperula odorata	—	—	—	2	—	—
M-H	Galium silvaticum	—	1	—	—	—	—
Eu-H	G. pumilum	1	—	—	—	—	—
Eu-H	Campanula trachelium	—	—	1	1	1	1
Eua-H	C. persicifolia	—	—	—	1	1	1

TABLE II continued

		1	2	3	4	5	6
Kont-H	Chrysanthemum corymbosum	—	—	—	—	—	1
Eua-Th	Lapsana communis	—	—	1	1	—	1
Eua-H	Taraxacum officinale	—	—	—	—	1	—
Eu-H	Mycelis muralis	1	1	1	1	—	1
Eua-H	Hieracium murorum	1	1	—	—	—	—
Em-H	H. sabaudum	—	—	—	—	1	1
	Moss level						
	Mnium cuspidatum	1	—	—	—	—	—
	Thuidium Philibertii	1	—	—	—	1	—
	Rhytidiadelphus triquetrus..	2	—	—	—	—	—
	Camptothecium lutescens ..	2	—	—	—	1	1
	Eurhynchium Swartzii	1	1	—	—	—	1
	Hypnum cupressiforme	2	—	—	—	1	—
	Ctenidium molluscum	2	—	—	—	—	—

Spectrum of life forms: MM = 5, 9, M = 29,4, Ch = 1,5, G = 8,8, H = 48,5, TH = 1,5, Th = 4,4%. Areal types ; Kont = 3,1, Pm = 1,5, M = 13,9, Atl = 3,1, K = 1,5, Adv = 1,5, Cp = 4,6, Eua = 30,8, Eu = 24,6, Em = 15,4%.

Places where collected :

1. *Fagetum silvaticae Hypnosum.* Babvölgy, May 18, 1950. A hollow in dolomite crumblings on the north side of Keresztfa Hill top, a damp, shady biotope. Diameter of trunks 40—70—80 cm. Q = 10×10 m. Place where soil sample No. 7 was taken from.

2. *Fagetum nudum.* On the north side of Keresztfa Hill, on a convex slope, very sparce undergrowth. Diameter of tree trunks 30—50 cm. Q = 15×15 m.

3. *Fagetum nudum.* In the same valley at the upper (Vászoly) entrance, on the slope of Nagyvár Hill. Q = 10×10 m.

4. *Fagetum Asperuletosum.* Similar to above. Q = 10×10 m. Diameter of trunks 22, 28, 30, 28, 44, 50, 35 cm.

5. *Orneto-Fagetum Caricetosum albae.* On the upper third of Keresztfa Hill where the beechy upper part is in contact with *Quercetum pubescentis.* Q = 10×10 m.

6. *Orneto—Fagetum Caricetosum albae.* In the same place. Q = 10×10 m. Diameter of trunks 8, 24, 36, 46, 50 cm.

Altogether four *Streptomyces* species were isolated from this soil none of which acted on our test bacteria, neither at pH 6,5 nor at pH 7.

The site from which we took our soil samples (No. 1 in Table II) was a hollow in the dolomite crumblings on the northern slope of the Keresztfa hill. The structure of the soil consisted of pieces of dolomite varying in size from a wallnut to a fist or even to a child's head, from amongst which we had to collect the light soil which was dark brown in colour, rich in humus and slightly acid (pH 6,6). Both the high sticky point (200) and the organic carbon content (18,8 %), as well as the amount of K j e l d a h l nitrogen (2,3%) found in it point to a forest soil rich in humus. It is interesting that, notwithstanding it filling the interstices of dolomite crumblings, its CO_3 content is relatively low.

8. Beech forest at Uzsa (Fagus silvatica-Luzula-ass.)

The composition of the beech forest growing on the northern slope of the large gravelly hills (a poor, quartz, sand, gravel and conglomerate soil under the Pannonian stage settled on Noric dolomite) is : *Fagus silvatica, Betula pubescens, B. pendula, Sorbus* ; — *Luzula nemorosa, Sempervivum hirtum, Vaccinium myrtillus, Hieracium* ; — *Buxbaumia aphylla, Entodon Schreberi, Leucobryum glaucum, Dicranum scoparium, Polytrichum juniperinum.* Q = 10×10 m, angle of slope 38—50°, about 200 m above sea level. Sward level 40% closed.

The upper 0—5 cm layer of the soil is light gray, loose, gravelly, sandy, the lower level differing from it only in its reddish brown colour. Its pH is 4,5, CO_3 content 0, organic carbon 7,3%, nitrogen 0,95%.

A most extreme type of soil to be considered almost sterile. Not a single *Streptomyces* species could be isolated from it.

9. Alder woods on the banks of the brook at Uzsa (Alnus glutinosa-ass.)

An alder wood north-west of the Uzsa railway station on the banks of the Lepence brook, which empties into the Lesence rivulet, and on the numerous islands formed by the many branches of the latter. Seeing that the microbiological results were negative no detailed survey was made and only the results of spring findings are given here : *Alnus glutinosa, Carpinus betulus, Corylus avellana, Quercus robur ; Tilia* ; — *Corylus avellana, Crataegus monogyna, Rosa sp., Rubus, Acer campestre, Evonymus europaea, Frangula alnus, Cornus sanguinea, Fraxinus excelsior, Sambucus nigra, Viburnum opulus* ; — *Nephrodium spinulosum, Athyrium filix-femina, Dactylis Aschersoniana, Carex silvatica, Carex sp., Veratrum album, Allium ursinum, Polygonatum officinale, Paris quadrifolia, Arum maculatum, Listera ovata, Caltha palustris, Anemone ranunculoides, Clematis vitalba, Ranunculus ficaria, R. auricomus, Fragaria, Geum urbanum, Filipendula ulmaria, Geranium Robertianum, Mercurialis perennis, Viola silvestris, Aegopodium podagraria, Lysimachia nummularia, Ajuga reptans, Stachys silvatica, Veronica chamaedrys, Galium cruciata, G. palustre, Valeriana officinalis, V. dioica, Knautia drymeia, Eupatorium cannabinum, Crepis paludosa.* (Q = 10×10 m on a flat surface of a total island area of roughly 400 m^2. Sward level 70% closed.)

The soil is a gray, sandy, alluvial sediment, poor in lime, CO_3 content = 0, its pH is 6,0.

Altogether five *Streptomyces* species were found in it, none of which were effective towards the test bacteria, neither under acidic nor under neutral reaction.

10. Bog meadow at Uzsa (Schoenus nigricans-ass.)

This is one of the most characteristic plant associations of the interesting and much investigated meadows of the Lesence valley. For a detailed list see S o ó, 1930, p. 180, to which we have nothing to add.

Its soil is a pitch black meadow peat bog with an organic carbon content of 20,9%, and an A r a n y-type sticky point of 230. Its pH is 6,3, carbonate content 0. (S o ó found 2—19% lime, apparently in places further south.)

Altogether four species of *Streptomyces* were isolated from which the one designated U. 1b, at pH 6,5, was only effective against *Staphylococcus*, causing a minimal inhibition to growth.

11. Marshy alder woods at Uzsa (Alnus glutinosa-ass.)

A patch of marshy forest formed in a small hollow in the meadows near the Uzsa railway station. Unfortunately, at the time of our taking soil samples it was in a newly mown and cleared condition and the underbrush was also completely cleared away so that there was no vegetation to be surveyed. The soil was a dark gray somewhat sandy alluvial sediment, slightly peaty (6,2% carbon), its pH and other characteristics were similar to those of the soils of the aforementioned meadow.

Of the six *Streptomyces* species isolated, five were inactive against our test bacteria ; one, at pH 6,5, 24 hours after beginning the experiment, showed the following degree of effect :

	Designation	Diameter of colony	Radius of inhibition zone
On Staphylococcus aureus	U. Al. a.	2 mm	7 mm
On Bacillus subtilis	U. Al. a.	4 mm	4 mm
On Escherichia coli		negative	

12—14. Moorland soils at Lelle

The scrubby meadowlands between Balatonlelle and Szemes were visited merely for investigations of an informative character (July 12, 1951). The meadows having been newly mown it was not possible to make botanical observations.

The No. 12 peaty top layer of the soil was a gray coloured meadow peat having a slight $CaCO_3$ content and being neutral in reaction (pH 7,2).

The sample designated as No. 13, came from the canal embankment where the bog soil was a disturbed gray meadow clay with even less organic matter content (org. C = 7,6%) than that of the lower levels. The CO_3 content is considerable being about 25,7%.

Finally, the No. 14 peat was a sample from amongst peat blocks taken from reedy edges of Phragmitetum, with a 30,4% organic carbon content and an A r a n y-type sticky point of 260. It was a meadow peat characteristic of moorland areas.

The characteristics of the *Streptomyces* isolated from these three kinds of soil may be summarised as follows :

One of the two strains taken from the No. 12 peaty upper soil released at pH 6,5 a minimal inhibition of *Staphylococcus aureus* and was negative in respect to the other test bacteria.

Two inactive strains were obtained from the bog soil close to the canal (sample No. 13).

None of the four *Streptomyces* isolated from No. 14 peat sample displayed any antibiotic action towards the test bacteria.

15—16. Alder woods at Vashosszúfalu (Alnus glutinosa-ass.)

To the north of Vashosszúfalu, about 2 km away, along the highway leading to Káld, in a small hollow about 300 m wide, at 145 m above sea level, a very fine alder grove was found with trunks of from 30 to 70 cm diameter. From our autumn investigations (September 28, 1951) we can give the following description of it based on four 10×10 square meter surveys :

TABLE III

Alnus glutinosa-ass. (Vashosszúfalu.)

		1	2	3	4
	Crown canopy level				
Eua—MM	Alnus glutinosa	5	5	5	5
Eu—MM	Quercus robur	—	—	—	1
Eu—MM	Fraxinus excelsior	—	—	1	1
	Underbrush level				
Eua—M	Alnus glutinosa	1	—	—	1
M—M(Adv)	Quercus cerris	—	—	—	1
Eu—M	Quercus robur	1	1	—	1
Eu—M	Ulmus campestris	1	1	1	1
Adv—M	Celtis sp.	—	—	1	—
Eua—H	Humulus lupulus	1	1	1	—
Eua—H	Cucubalus baccifer	—	—	—	1
Eu—M	Crataegus oxyacantha	1	—	—	—
Eu—M	C. monogyna	1	1	1	1
Eu—H	Rubus caesius	2	2	2	1
M	Rosa sp.	—	1	—	1
Eu—M	Prunus spinosa	—	—	—	1
Eu—M ..	Evonymus europaea	—	—	—	1
Adv—M	Acer negundo	—	—	1	—
Eu—M	A. campestre	1	1	1	—
Eua—M	Rhamnus cathartica	1	—	1	1
Eu—M	Frangula alnus	1	1	—	1
Eu—M	Cornus sanguinea	—	1	1	1
Eu—M	Fraxinus excelsior	1	1	1	1
Eu—M	Ligustrum vulgare	—	—	—	1
Eu—M	Sambucus nigra	1	1	1	1
Eua—M	Viburnum opulus	—	1	—	1

		1	2	3	4
	Sward level				
K—G	Equisetum arvense	—	1	—	—
K—H	Deschampsia caespitosa	1	1	—	1
Eua—H	Brachypodium silvaticum	1	1	1	2
HH	Carex sp.	2	1	—	1—2
Eu—HH	Iris pseudacorus	1	1	—	—
Eua—TH	Melandrium album	—	—	1	—
Eua—H	Ranunculus repens	1	—	—	1
Cp—H	Geum urbanum	—	1	1	1
K—H	Geranium Robertianum	1	—	1	—
Eua—HH	Euphorbia palustris	1	1	—	—
Em—H	Viola cyanea	1	1	—	—
Eua—H	V. silvestris	—	1	—	—
Cp—G	Circaea lutetiana	1	1	1	1
Eua—H	Angelica silvestris	1	—	—	1
Eu—H	Lysimachia nummularia	1	1	—	—
Eua—H	L. vulgaris	1	—	—	—
K—H	Calystegia sepium	1	1	—	1
Eu—H	Symphytum officinale	—	1	—	1
Em—H	Pulmonaria officinalis	1	1	1	—
Eua—H	Glechoma hederacea	1	1	1	—
Em—Th	Galeopsis pubescens	—	—	1	1
Eua—H	Stachys silvatica	—	1	1	—
Eua—H	Lycopus europaeus	2	2	1	—
Eua—H	Mentha cf. aquatica	1	1	—	1
Eua—H	Solanum dulcamra	—	—	—	1
Eua—G	Asperula odorata	1	—	1	—
Eua—Th	Galium aparine	1	1	1	—
Eua—H	Galium mollugo	—	—	—	1
Eu—H	Sambucus ebulus	—	1	—	—
Eu—H	Valeriana dioica	1	1	—	—
Eua—H	Eupatorium cannabinum	1	1	1	1
Adv—H	Solidago serotina	—	1	1	1
Eua—G	Cirsium arvense	—	—	—	1
Eua—H	Serratula tinctoria	—	—	1	—
Eua—Th	Lapsana communis	—	—	1	—

Spectrum of life forms: MM = 5,0, M = 31,7, HH = 5,0, G = 6,7, TH = 1,6, Th = 5,0%.
Areal types: M = 1,8, K = 7,0, Adv = 5,5, Cp = 3,6, Eua = 43,6, Eu = 32,7, Em = 5,5%.

Surveys Nos. 1—3 were made on the part of the forest lying west of the road (soil sample No. 16), survey No. 4 on the other (eastern) side of the road (soil sample No. 15).

The soil is a gray coloured sandy alluvial sediment. That of the more extensive, lower lying, moister western part (sample No. 16) differs from that of the smaller eastern part only by having a slightly larger organic substance content. Accordingly, Table I shows no important difference between the two soils.

From the soil of the smaller eastern half of the grove, divided in two by the highway, ten *Streptomyces* species were isolated, only two of which, however, were positive. These were only active against *Staphylococcus aureus* at pH 6,5 and 7. From the soil of the larger western part, we were able to isolate only four

Streptomyces of which only one was active on *Staphylococcus* but not on the other two test bacteria.

Discussion of the results

Table IV shows that of the 19 types of soils investigated antagonistic *Streptomyces* were only to be found in 11. But even this number decreases if we consider the original pH values of the soils as opposed to the values at which the individual species unfolded their optimal effect. It was found, for instance, that of the *Streptomyces* isolated from the soil of the Badacsony oak woods some species proved to have an antibiotic effect on *Staphylococcus* and *Bacillus subtilis* only in test bacterium cultures at a pH value of 7, whereas at pH 6,5, which is nearer to the soil's own pH value of 5,8, their effect proved to be hardly measurable. At the same time, it was noticed that in cultures with hydrogen ion concentrations corresponding to the pH of the soil these species hardly grow. From these facts one may conclude that these strains of an antibiotic nature had only been deposited there by the wind and had not yet become acclimatized, which means that species were isolated in this area which were still foreign to the Badacsony soil. On this basis, the Badacsony habitat, of course, also ceases to count and one may say that of the 19 samples taken from 16 places only 10 contained antibiotic *Streptomyces* strains.

TABLE IV.

Numerical data of the microbiological results.

No.	Habitat	Isolated Streptomyces total	Antagonistic Streptomyces	No of Streptomyces acting on the testbacteria used		
				On Staphylococcus	On B. subtilis	On E. coli
1	Hévíz. Alders	4	2	2	1	—
2	Ederics. Bog meadov	3	2	2	—	1
3	Badacsony. Oaks	5	2	2	2	—
4	Balatonrendes. Plowland	6	6	6	3	1
5	Révfülöp. Salicetum cinereae	3	2	2	1	—
6	Kilián-telep. Pines	3	2	2	2	—
7	Babvölgy. Beeches	4	—	—	—	—
8	Uzsa. Beeches	—	—	—	—	—
9	Uzsa. Brook-bank alders	5	—	—	—	—
10	Uzsa. Bog meadow	4	1	1	—	—
11	Uzsa. Meadow alders	6	1	1	1	—
12	Lelle. Peaty upper soil	2	1	1	—	—
13	Lelle. Meadow land beside canal	2	—	—	—	—
14	Lelle. Peat	4	—	—	—	—
15	Vashosszúfalu. Alders E of road	10	2	2	—	—
16	Vashosszúfalu. Alders W of road	4	1	1	—	—
17	Tihany. Garden soil at Biol. Inst.	4	—	—	—	—
18	Tihany. Soil in a drain at Biol. Inst.	2	—	—	—	—
19	Szeged. Garden of Univ. in Táncsics street	2	—	—	—	—

If in an attempt to find some explanation for this phenomenon we turn to the physical and chemical properties of the soils we obtain the following results :

The pH of the soil does not explain the differences as it varies between 5,5 and 7,3 in the positive habitats and between 4,5 and 7,3 in the negative ones. In other words, the search for antibiotic *Streptomyces* was successful in one of the most acid or most alkaline habitats, but unsuccessful in the other.

Nor does the humus content — which at the beginning of the investigations was suspected — offer any support seeing that the poorest Balatonrendes habitat of only 5,3% humus and the Uzsa bog meadow with 35,9% humus both contain antagonistic strains, whereas soils which from the point of view of this study are negative fall between these two extreme values. Taken generally it can be concluded that the properties of the soils investigated do not offer any explanations for the various phenomena observed.

Similarly, one is at a loss when trying to disentangle the correlations between the vegetation and the antibiotic *Streptomyces*. It would perhaps be rash to generalise too much on the results of the comparatively few investigations but at the same time it is rather remarkable that research was so successful in the Balatonrendes ploughed land territory with its continually harassed »cultivated plant associations« and in the uncultivated soils of the Ederics or Uzsa bog meadows as well as of the Hévíz or Vashosszúfalva alder groves, whereas in the harassed territory bordering the Lelle canal and in the unharassed soil of the alder groves on the banks of the brook at Uzsa, undoubtedly free from any human interference, the results were negative.

It appears advisable to pay particular attention to the alder groves, the more so as in order to come nearer to some solution it is in any case necessary to keep the problem within narrower limits. Phytogeographically many different plant associations are covered by the name *Alnetum glutinosae*. The real flood-area »*Alnetum*«-s should really be included in the society of *Populeto-Salicetum*, the mountain alders ought to be considered a consociation of the *Alnetum incanae*, while the *Cariceto elongatae — Alnetum glutinosae*, the real alder bogs, also differ ecologically occurring on very limy soils, on peat etc. From the few data at our disposal no final conclusions should be drawn but, in any case, it is remarkable that whereas antibiotic *Streptomyces* were found in the soil of the alder grove at Hévíz, the alder woods at Vashosszúfalu and the marshy alder woods at Uzsa, not a single one could be detected in the soil of the alders on the banks of the Uzsa brook, although plant sociologically this should have proved to be the most interesting habitat. Floristically, too, the situation is intricate, for whilst the Hévíz alder grove is an altogether unique habitat differing widely from the others, the Vashosszúfalu and Uzsa brook alders possess very similar characteristics to each other. As regards soil structure, similarly wide differences prevail. At Hévíz the soil is a black meadow peat bog as against the grayish, less peaty soils or even fluviatile sedimentary deposits at the other places.

Conclusively, it appears that the phytocenological survey and the microbiological disclosure of the Hungarian alder woods — which unfortunately are still outstanding — stand in the centre of our complicated problem, the solution of which certainly forms an interesting and promising task.

What conclusions can in view — and in spite — of this situation still be drawn from whatever results the investigations yielded? Taking one by one the types of soil in which no antibiotic *Streptomyces* could be found, we see that those of Badacsony and Babvölgy originate from slopes on which at the time of the spring thaws or heavy rains the ground is thoroughly soaked, that the loose, gravelly soil of the beech forest at Uzsa is similarly well watered and that the soil of the alder grove on the banks of the Uzsa brook is likewise well provided with water by the many branches of the rivulet. Even at other habitats at Uzsa, where the soils are also more or less thoroughly well watered only one antibiotic strain could be isolated from each.

It will be remembered that the soils at Lelle proved to be negative. One of them came from a mass of earth from the canal embankment brought to the surface quite recently in which antagonistic strains could not yet have settled or developed. Moreover, the entire moorland had only a short time before been drained off and accordingly there was but little time for the soil to form. In this connection it should be mentioned that T a r o v e r d o v (1950) did succeed in isolating antibiotic *Streptomyces* from peat, but failed to disclose its quality, wherefore comparison is not possible. Apart from this, the fact that antibiotic species were obtained e. g. from the ripe peat of the Hévíz alder grove, shows that contradiction does not hold good in its entirety.

Supplementary to the above, it should be stated that two *Streptomyces* species were isolated from the soil of the garden of our Institute, but neither produced antibiotics. The foundation of this soil is mud from Lake Balaton dredged and dumped inside a dam built into the lake at the end of the old garden, into which, after it had dried out, a thin layer (30—40 cm) of humus was laid. After fertilizing a park was laid out. The relatively short time the park is in existence (26 years), and the loose, water-permeable consistency of the sandy muddy soil is probably the reason for the fact that no *Streptomyces* population could develop.

On the banks of a canal passing through one end of the park of our Institute from organic fluviatile sediments accumulated on the site of a former compost heap a patch of soil had formed which was very reach in humus with sand playing but a nominal role in it. No antagonistic *Streptomyces* could be isolated from this either, as is shown in Table No. IV.

Similarly, no such strains were to be found in the gardens of the Szeged University, the soil of which had been brought there some 20 years ago from the flood area of the Tisza river.

Both these negative results point to the importance of the question of the age of the soils.

Summary

1. The soils of 19 different habitats were examined to establish what if any connections could be found between antagonistic *Streptomyces* strains and the properties of their soils.

2. The examinations included the determination of the physical and chemical properties of the soils, the analysis of the plant associations on them, the determination if there were any *Streptomyces* in them and, finally, if so, whether they were antagonistic towards the three test bacteria : *Staphylococcus aureus*, *Bacillus subtilis*, and *Escherichia coli*.

3. As a result of these examinations it was established that on the basis of the above examined physical and chemical properties of the soils no predetermination of antagonistic *Streptomyces* in them is possible.

4. Examinations concerning the vegetation brought no better results, as no laws could be detected to govern interconnections, but in this direction it should not be overlooked that amongst the habitats examined there were none of identical plant associations, a point which must not be neglected in future investigations.

5. Further, it could be established that the habitats of antagonistic *Streptomyces* strains all agree in one respect, viz. that their soils are not subjected to constant contact with water either from precipitation (steep slopes, loose and gravelly structure) or from moving subsoil-waters, brooks, rivulets etc.

6. The examinations would also seem to bear out that a considerable time is necessary for the development of antagonistic *Streptomyces* in the soils seeing that in soils of only 20—25 years no antibiotic strains whatever could be found.

SPREAD OF BLACK PIGMENT ON THE DENERVATED SKIN OF GUINEA PIGS

GY. FÁBIÁN

Biological Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Tihany

(Received September 22, 1951)

The phenomenon of pigment spread on the skin of guinea pigs was described by Carnot and Deflandre as early as 1896, and independently confirmed by Leo Loeb in 1897. They observed that if pieces of black skin were taken from a motley guinea pig and transplanted to white areas of the same animal, the transplants caused the white skin surrounding them to turn black.

Since then several other authors (Sale, 1913, Seelig, 1913, Seevers and Spencer, 1932, Saxton, Schmeckebier and Kelley, 1936, Lewin and Peck, 1941, Kelley and Loeb, 1939, Fessler, 1941, Loeb, 1945, Barker, 1947, cit. ap. Billingham and Medawar, 1948) have tried to explain the pigment spread by various theories, but up to the present only Billingham and Medawar succeeded in doing so satisfactorily in 1948. From a biological standpoint the phenomenon is important because here we have to do with the transformation of already differentiated tissue without regeneration. Billingham and Medawar have discussed the whole question in detail in their work, therefore the basic phenomenon will only be sketched here and only so far as is necessary to understand the aims of the experiments described hereinafter, and the results obtained.

Structure of guinea pig skin

Of the three layers forming anatomically the principal parts of the skin, the epidermis plays the most important role for the purposes of our investigations. This, as we know, consists of multiple layers of hornified ordinary epidermal cells and pigmentary dendritic cells, or, to give them their more modern name, »melanophores«. According to the investigations of the authors mentioned above, the melanophores form a loose web in the basal layer of the epidermis over the whole area of the skin, whether it be black or white, the only difference being that the dendritic cells of the white area (colourless melanophores) do not produce melanine pigment ; they are »dopa negative«. This fact could be established by working out a method of gold-impregnation (Billingham and

M e d a w a r, 1948, p. 32) whereby it was made possible to develop those dendritic cells of white skin areas which could not be evolved by any other technique.

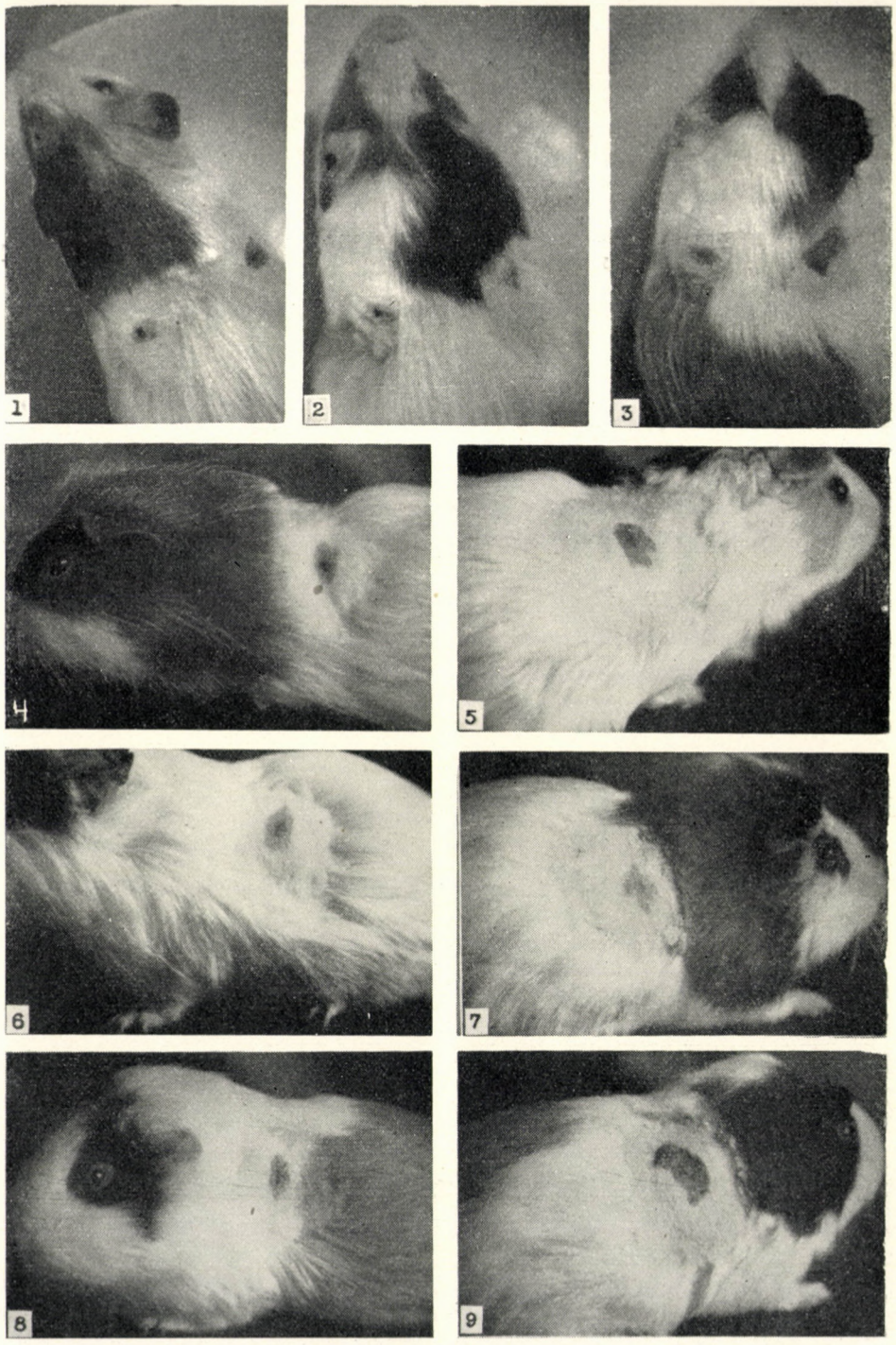
The pigment-forming dendritic cells although seeming to belong to the basal layer of the epidermis are really only connected with them through their outgrowths, the cell body itself being often imbedded in the corium beneath it (B i l l i n g h a m and M e d a w a r, 1948, p. 30). From their nucleated cell bodies 5—6 primary branches develop, and, after multiple horizontal ramifications, form a network within the lower layers of the epithelium. These branches may even reach a length of 100 microns. Through their outgrowths the dendritic cells intertwine and by this means a kind of net is formed. So far authors have been unanimous in the opinion that pigment-formation is exclusively a characteristic of the melanophores and that the melanine deposited in the other cells of the epidermis enters from the melanophores by a process the details of which we do not yet know.

Pigment spread

The pigment spread mentioned in the foregoing introduction has so far been observed only in guinea pigs but it probably exists in swine and in Friesian cattle. It does not occur in mice and rabbits.

Earlier authors explained the spread of pigment around black skin transplants in various ways. One was the invasion hypothesis, according to which the black epidermis grows over into the site of the white. The diffusion hypothesis holds that it is a flowing over of some substance by a simple inter-tissue route. Others presume an active migration of melanophores to take place. B i l l i n g h a m and M e d a w a r, by actual experiment refute these hypotheses in detail, and prove that the blackening only begins when the black dendritic cells come into direct contact with the colourless ones. In this manner, the as yet undefined cytoplasmatic substances of the black dendritic cells may enter their colourless neighbours, just as the formed melanine granules get from the outgrowths of the dendritic cells into the »ordinary« epidermis cells, where they deposit themselves like so many covers. Any originally colourless dendritic cell, once blackened, remains functionally black and blackens white dendritic cells in contact with it. The blackened white skin spreads the black pigmentation further, just as if it had been originally black. This blackening spreads further similar to an infection, and can be extended through passages (naturally only by auto-transplantation on different areas of the same animal body) and is constantly renewable.

If this supposition, which may be likened to a virus infection and at the moment best explains this phenomenon, will continue to hold its place, then it may be possible to connect it — by way of analogy — with many very important


1
2
3
4
5
6
7
8
9

general biological phenomena. The above mentioned authors have already carried it in the direction of the study of tissue culture and the cancer problem.

Experiments have so far failed to answer the significant question, what prevents the process of blackening, which once started and extended like an infection, from spreading over the whole body? The situation is this : blackening also starts spontaneously on the black and white borders, but is exceedingly slow. On elder animals a transitory zone of several mm can sometimes be observed, where the epidermis under the white hairs has already blackened, but not the hairs themselves because, as histological examinations prove, melanophores are to be found only on the neck part of the hair bulbs and so the blackening does not extend to the medullae of the hairs. The process can, however, be accelerated by transplantation as already intimated in the introduction. The blackening proceeding around the transplant can amount to 1 mm per week but is at least 1 mm per month (ibid, p. 35). The process thus initiated stops within a year, but it can be set in motion again if the skin is again cut at the blackened edges. Likewise, the blackening can be slightly, but perceptibly, accelerated by irritating the skin with a mixture of acetone and turpentine (ibid, p. 35), Repeated shaving also brings about a similar result. According to Billingham and Medawar the process is speeded up by anything which promotes a hyperplastic condition in the epidermis.

In the work of the authors mentioned, where stress has been laid on the investigation of the nature of the blackening process and of its infection-like beginning, no mention is made of what should have been immediately deducted from the above facts, namely, that probably the whole process is under some central control seeing that the effect spreads quite slowly and never extends over the whole body. The following is a report on the investigations made in this direction.

Hypothesis underlying the experiment

Since not only incision or transplantation but also mechanical or chemical irritations cause blackening it can be assumed that pigment spread does not accelerate because of the passing hyperplastic condition. Sticking strictly to the facts, it can only be said that on areas of skin in repose the spread of pigment is very slow, and on stimulated areas it speeds up. It is for this reason that my starting point was the supposition that these phenomena are regulated by nerves.

Though it has still not been conclusively proved by comparative histological methods, it is probable, for several reasons other than their great similarity, that the dendritic cells attached to mammalian epidermis of ectodermal origin and the typical fixed chromotophores of mezodermal origin are homologous. It has long been known that the chromotophores of crustaceans and mollusca are exactly like the similarly named cell elements of the lower vertebrates and can

be considered as their evolutional precursors (M a u r e r, 1915, p. 215.) Thus, in respect of mammalian melanophores of apparent ectodermal origin it is suggested that they are direct descendents of the chromotophores (B i l l i n g h a m and M e d a w a r, 1948, p. 30, footnote). In any case, the fact that the melanophores of guinea pig skin are primarily in the branches, merely growing in amongst the ordinary epithelial cells, and that the cell body is often embodied in the corium, makes it doubtful whether they can be rigidly classified in the category of pigmented epithelium of ectodermal origin.

Investigating the question morphologically, we can suppose a homology between mammalian melanophores and chromatophores of the lower vertebrates, but can it be imagined that there is a close functional relationship between a mammalian melanophore system of this kind and the nervous system, such as has long been known and investigated in detail in the chromatophores of mezodermal origin, in amphibia, reptiles or fish? In the lower vertebrates, for instance, the expansion of the chromatophores of denervated skin areas can be considered as one of the most general phenomena whether in fish or in reptiles (with the exception of certain reptiles : *Anolis carolinensis*, *A. jodurus)*. It has been shown in fish (Parker, 1939) that the expansion of chromatophores in the denervated areas, or more correctly the diffusion of pigment, depends on excitation of the cut nerve, and is not a process similar to paralysis, as was formerly thought. If, namely, a new cut is made distally from the previous one on skin slowly returning to its original state, the chromatophores will once more expand.

By bringing into prominence these new facts I can explain why I considered that I should also observe the spread of pigment in denervated skin in guinea pigs. If the supposition of descendant relationship based on morphological similarity between the dendritic cells and the chromatophores is correct, a functional similarity is to be expected. On the denervated areas one may therefore expect the increased pigment spread which always accompanies melanophores when their pigment is activated.

Experimental procedure

In a preliminary experiment I cut out the so-called transition zone on the backs of two agouti-white and four black and white older animals. After 40—60 days, on each animal, on the border of the reunification and in the direction of the white area there developed a broader pigmented zone than existed originally. This provided information on the reaction-capacity of the strains of guinea pigs bred by us.

For further experimentation seven animals were chosen which were white on at least one side of the area above the shoulder. This is the area most suitable for transplantation.

The experiments were executed in the following stages :

1. Simultaneous transplantation of equal sized pieces of black skin taken from the occipital area, one piece on the animal's left and the other on the right side.

2. After settling of the transplants, denervation of the skin around the right hand spot at a suitable distance from the center. The transplant was a circle of about 4,5 mm, the circular denervating incision one of about 3—5 cm in diameter.

3. Roughly every 30 days observations were made on both the denervated and the control sides during the first half year in order to see to what extent pigmentation had increased on each side.

Skin transplantation was done by the Billingham and Medawar method supplemented by a simple known expedient. This consisted of lifting the black piece of skin to be transplanted by a sharp trepan of 4,5 mm diameter and the negative white skin by one a number smaller. By this means it was possible to start with equal sized pieces on both sides. In spite of this, at the time of cicatrisation there were differences noticeable in the sizes and shapes of the transplanted pieces, so that in each case the actual size of the adhered black skin could be established at the time of making the final denervating cut. This initial actual size formed the basis of comparison to calculate, at the end of the experiments, by how much the area had increased in size.

For the purpose of denervation two semi-circular cuts were made and the connecting tissues and blood vessels below the skin were severed and detached. The cranial cut was made first and, after healing, the cut was continued caudally. Close set sutures were applied.

Increases in size of the black areas were kept under continuous observation. Every 30 days or so the contours of the spots were scratched on cellophane films stretched closely over the sides of the animals. These films were then photographically enlarged. Taking the mean of three planimetrical measurements on each enlargement and reducing it by scale the exact size of each area in square millimetres was obtained.

Experimental data

The seven experimental animals (5 males and 2 females) were young adult specimens and all of them survived the operation. In one case, however, only the left side transplant settled and therefore this has not been included in our evaluations.

Experimental data on the remaining six specimens are briefly described in the following :

No. 7. Male, smooth haired, black and white. The transplant was made on September 16, 1949. By the 23rd of the same month it could be seen that the

transplanted patches had adhered in place. The first denervation was made on October 4, and the second on October 11. The animal did not react on being pricked on the denervated side. The size of the patch on that side was 11,42 mm^2 and on the control side 26,78 mm^2 at the beginning. 22 days later the denervated side was still insensible and the size of the patch was 17,85 mm^2, and on the control side it was 51,10 mm^2. After 44 days the insensibility was still present and the size of the spot on the denervated side was 61,42 mm^2 and on the control side 96,42 mm^3. Further measurements could not be made as the animal died.

No. 9. Male. Smooth haired, black and white. Transplant made September 20, 1949. Owing to the colour of the animal, on one side the transplant was made on the rump instead of on the shoulder. Denervation of the rump side was ended on October 4. Initial areas : denervated side 118,24 mm^2, control side 46,31 mm^2. After 150 days : denervated side 156,49 mm^2, control side 87,71 mm^2.

No. 12. Male. Smooth haired, reddish agouti coloured, black around the left ear. Owing to the distribution of its colours both transplants were made on the left side, one above the other on November 2, 1949. Denervation round the upper transplant was completed on November 26. The initial areas were : denervated 15,43 mm^2, control 16,14 mm^1. On irritation, the lower spot which was intended as the control was also found to be insensible. Size of spot on denervated side per 30 days : 23,05/30, 29,96/60, 37,89/90, 65,26/120, 83,15/180 ; on control side : 19,15/30, 21,05/60, 22,31/90, 51,22/120, 52,63/180 (mm^2/day).

No. 13. Female. Smooth haired. Left ear black, right ear red, otherwise entirely white. Photographs 1, 4, 5. Transplant made November 2, 1949. First denervation made November 17, and the second final one November 28. Initial size of spot on denervated side : 14,73 mm^2, on control side 26,59 mm^2. Per 30 days on denervated side : 43,15/30, 92,70/60, 129,12/90, 140,31/120, 181,4/180 ; on control side : 47,01/30, 46,31/60? (Error in measurement?), 51,57/90, 63,15/120, 81,71/180 (mm^2/day).

No. 15. Male. Smooth haired, black and white. Both eyes black. Left ear white, right shoulder black. Photographs 2, 6, 7. Transplant made November 29, 1949. First denervation December 18, second final one January 2, 1950. Initial size of spot on denervated side : 12,28 mm^2, on control side : 31,91 mm^2. Per 30 days on denervated side : 33,68/30, 64,91/60, 108/77/90, 142,10/120, 207,71/180 ; on control side : 39,29/30, 84/21/60, 120,00/90, 156,84/120, 214,91/180 (mm^{17}day).

No. 16. Female. Smooth haired, black, white and red. Black around the ears, left rump reddish. Photographs 3, 8, 9. Transplant made November 2, 1949. First denervation November 16, second final one December 18. Initial size of spot on denervated side : 14,03 mm^2, on control side : 12,28 mm^2. Per 30 days on denervated side : 70,17/30, 114,31/60, 182,00/90, 243,50/120, 429,47/180 ; on control side : 38,59/30, 46,03/60, 56,14/90, 80,00/120 ; 109,12/180 (mm^2/day).

Recapitulation and discussion of experimental results

Coordinating the data on the above six animals we arrive at the following figures :

	Denervated						Control					
	9	16	15	13	12	7	9	16	15	13	12	7
Initial size of spot in mm^2	5,0	14,0	12,3	14,7	15,4	11,4	9,0	12,3	31,9	26,6	16,1	26,8
After 180 days ...	156,5	429,5	207,7	181,4	83,2	61,4	87,7	109,1	214,9	87,7	52,6	96,4
How many times increased	31,3	30,7	16,9	12,3	5,4	5,4	9,7	8,9	6,7	3,3	3,3	3,6

In specimen No. 12, where the control transplant was made under the upper denervated one, there is hardly any difference in growth between the two areas. If we take into consideration that the denervation did not leave untouched the skin-innervating branch of the spinal nerves, then we must realise that in this one specimen owing to the accidentally unfortunate placing of the second spot, both spots fell really into the denervated area. (For this see Z i m m e r m a n n, 1943, p. 64). This case therefore contributes to and confirms the final conclusions which follow.

The difference also seems to be slight in the case of No. 7, which died. In spite of this, it appears to be justified that this case also should be included amongst the other completely positive cases as on the 44th day we already observed a 5,4-fold increased area on the denervated side as against a 3,6-fold growth on the control side. From further data in the Table it is evident in the cases of animals No. 9, 16, 15 and 13 that on the denervated side the growth, i. e. the speed of pigment spread is always many times that of the untouched side.

The speed of spread did not take place at the same rate in all specimens. In this, apart from individual differences, those of colouration probably also play a role. The reactions of the specimens (e. g. No. 12) showing an excess of reddish or white colour were, generally speaking, weaker than those of the pure black and white. Something similar was experienced in the course of the preliminary experiments.

Even when taking these small divergencies into consideration, it can be stated that, under the experimental conditions described, on all the experimental specimens the spread of pigmentation was greater on the denervated side.

Accordingly, the experiments seem to prove the original hypothesis. In other words, we can continue to consider the homology of the melanophores with the chromotophores probable, the more so as changes in the same direction can be established not only morphologically but, according to the above experi-

ments, functionally as well. Owing to the peculiar structure of the guinea pig's skin we still have no direct proof that in this animal the spreading of pigment is dependent on the flow of the melanine pigment granules via the dendrites, although the indirect proof, namely the acceleration of the infection-like spread following denervation, would appear to point to it. Nor is it probable that each melanophore is surrounded by a direct nervous network as is the case in the lower vertebrates. (Buddenbrock, 1939, p. 942). For an explanation of the phenomenon one should rather turn to some such more complex neuro-humoral connection as comparative biology is beginning to elaborate at present in the case of germine chromatophores (Buddenbrock, 1939, p. 956).

On the basis of the reflections as outlined above one would rather take mammalian melanophores to be chromatophores retarded in their development and changed in function with their primary nervous connections obscured and only to be proved indirectly.

Due regard must be paid to the results of the latest Soviet investigations (F i l a t o v, 1949). The biogenic stimulator effect of substances accumulated through the temporary anaemia and tissue maiming in the denervated skin areas must therefore be taken into consideration, in the present experiment, and in the F i l a t o v sense.

As regards the original question of how the infection-like pigment spread takes place, the above experiment primarily points to nervous regulation. Examined in its details, the spreading of pigment from one cell to the other and the fact that one type of cell compels the other to change its function, may perhaps be likened to some partial process of vegative hybridization in plants, though in this respect the neuro-humoral organization of the mammalian animal is decisive.

Summary

The phenomenon of pigment spread shows to a greater extent on denervated areas of the skin of guinea pigs than on parts left intact. This fact places the phenomenon of the infection-like spread of pigment in a new light from two directions. One concerns the question of central control, and the other the probability that the existence of homology can be determined between the melanophores of mammalian epidermis and the chromatophores of the lower categories of systematology.

LITERATURE

Billingham, R. E.—Medawar, P. B., 1948 : Pigment spread and cell heredity in guinea pig's skin. Heredity, **2**, p. 29—47.

Buddenbrock, W., 1939 : Grundriss der vergleichenden Physiologie. Berlin, **2**, pp. 1228.

Filatov, V. B., 1949 : A szövetterápia alapkérdései. (The basic problems of tissue therapy).

Maurer, F., 1915. Grundzüge der Vergleichenden Gewebelehre. Leipzig, pp. 486.

Parker, G. H., 1936. The reactivation by cutting of severed melanophore nerves in the dogfish Mustelus. Biol. Bull. **71**, p. 255—258.

Zimmermann, A., 1948 : The guinea pig. Budapest, pp. 101.

REVISION DER AETHIOPISCHEN ARTEN DER MELOIDEN-GATTUNG EPICAUTA REDTB.

Z. KASZAB

Ungarisches Naturwissenschaftliches Museum, Budapest

(Eingegangen am 24. Dez. 1952)

Bis jetzt fehlt in der Literatur über die afrikanischen *Epicauta*-Arten eine zusammenfassende Arbeit oder Bestimmungstabelle. Es sind nur Einzelbeschreibungen vorhanden, nach welchen die Arten aber oft wegen ungenügender Angaben über ihre morphologischen Merkmale kaum mit Sicherheit wiederzuerkennen sind. Die Gattungszugehörigkeit der meisten als *Lytta* oder *Cantharis*, sogar auch als *Epicauta* beschriebenen Formen ist absolut unsicher, so dass die in den Katalogen zu diesen Gattungen gestellten Arten ein vollständiges Chaos bilden. Es gibt z. B. viele Arten, welche als *Epicauta* beschrieben wurden, aber zu *Psalydolytta* Pér. gehören ; wieder andere, welche als *Lytta* oder als *Cantharis* beschrieben wurden, gehören aber zur Gattung *Epicauta* Redtb. Beim Studium sämtlicher Lyttinen und Epicautinen der afrikanischen Fauna gelang es mir endlich die Gattungszugehörigkeit der Epicautinen und Lyttinen zu klären. In dieser Arbeit publiziere ich nun die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die afrikanischen *Epicauta*-Arten.

Aus der aethiopischen Region sind nach unseren heutigen Kenntnissen 59 *Epicauta*-Arten, resp. Subspezies oder Formen bekannt, von welchen ich in dieser Arbeit 23 Formen als neu beschreibe.

Die aethiopische Fauna ist in morphologischer Hinsicht sehr einheitlich; es sind zwei grössere Hauptgruppen vorhanden, welche auf Grund der Enddorne der Schienen, besonders der Vorderschienen, leicht voneinander unterschieden werden können. Die erste Gruppe besitzt einen fingerförmigen, grossen und dicken, oberen Enddorn an den Vorderschienen, sowie einen viel kleineren und auch dünneren unteren Enddorn. Die Enddorne der Mittelschienen sind ebenfalls dick und gross, aber gleichlang. Bei dieser Gruppe finden wir oft eine ähnliche Mandibelform, wie bei der Gattung *Psalydolytta* Pér., doch sind die Mandibeln nicht so lang ausgezogen und auch nicht heruntergebogen. Dieser Gruppe gehören sieben Arten der aethiopischen Fauna an, u. zw. die nächsten Verwandten von *E. canescens* Klug. Diese Artengruppe kommt auch in Indien vor, wo täuschend ähnliche Formen vorkommen. — Die zweite Gruppe, wohin sämtliche übrigen Arten der Gattung gehören, besitzt normale Enddorne ; an den Vorderschienen sind die beiden Enddorne etwa gleichgross, dünn und zugespitzt, auch die Mittelschienen sind mit zwei gleichdünnen Enddornen versehen, an den Hinterschienen aber ist der äussere Enddorn viel dicker und schräg abgestutzt, der innere ebenso lang, aber nur etwa halb so dick. Aus praktischen Gründen teile

ich die zweite Gruppe doch noch in zwei weitere Gruppen, damit die hierher gehörenden Arten besser zu übersehen sind. Der erste Teil der Arten besitzt einen einfärbigen, schwarzen Kopf (hierher gehören die Verwandten von *E. velata* Gerst.), der andere Teil hingegen einen mehr-weniger roten Kopf, oder wenigstens hinter den Augen rote Schläfen (hierher gehören die Verwandten von *E. oculata* F.).

Morphologisch sind die afrikanischen Arten sehr einheitlich und oft schwer voneinander zu unterscheiden. Es gibt aber auch Merkmale, nach welchen die Arten ohne jeden Zweifel zu bestimmen sind. Das wichtigste Merkmal ist die Fühlerform der Männchen, weiters die Skulptur und Farbe des Kopfes, sowie auch die Behaarung der Ober- und Unterseite.

Sehr interessant ist es, dass unter den afrikanischen Arten mehrere flügellose Formen vorkommen. Flügellos sind folgende Arten : *E. Kovácsi* sp. nov., *E. meloidea* Fairm. unter den schwarzköpfigen Formen, weiters *E. brachycera* Wellm. (= *mutillata* Haag-R. nom. praeoccup.) und *E. brevipennis* Haag-R. unter den Arten mit roten Schläfen. Bei diesen Arten fehlen die Hinterflügel vollkommen, weshalb der ganze Körper ein fremdartiges Aussehen erhielt. Die Flügellosigkeit bedingt nämlich eine starke Verkürzung der Hinterbrust, so dass in extremen Fällen die Mittelcoxen fast den Vorderrand der Hinterhüften erreichen ; ausserdem fehlen die Schulterbeulen vollkommen, was weiters eine Veränderung der Form der Flügeldecken mit sich bringt, da sich diese nach vorn verschmälern, nach hinten aber verbreitern. Im allgemeinen erscheinen die Arten kleinen *Meloë*-Arten sehr ähnlich, besonders die Weibchen, welche ein noch längeres, die Flügeldecken weit überragendes Abdomen besitzen.

Auch aus der nordamerikanischen Fauna sind ähnliche Epicautinen bekannt, bei welchen die Hinterflügel fehlen und welche bisher neben die Gattung *Meloë* gestellt wurden. Es handelt sich dabei um die Gattung *Henous* Hald. mit mehreren Arten, welche aber keine Meloinen, sondern Epicautinen sind und in Analogie zur afrikanischen Fauna, auch nicht als Vertreter einer selbständigen Gattung aufrecht erhalten werden können. Die bisher unter dem Gattungsnamen *Henous* Hald. zusammengefassten Formen sind nichts anderes, als ungeflügelte *Epicauta*-Arten.

Meine Untersuchungen führte ich an einem sehr reichhaltigen Material durch. So hatte ich Gelegenheit, das Material mehrerer grosser Sammlungen, sowie auch Typen vieler Arten zu studieren. Ausser dem im Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museum in Budapest befindlichen Material untersuchte ich das gesamte Material des Zoologischen Museums der Stadt München (mit der typenreichen Sammlung H a a g — R u t e n b e r g), weiters die Sammlung des Museums G e o r g F r e y in München, das Material des Zoologischen Museums der Humboldt-Universität in Berlin, ein gewaltiges Material aus Zentral- und Westafrika aus der Sammlung des Belgischen Congo-Museums in Tervuren und des »Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge«, sowie süd-

afrikanisches Material aus dem Transvaal Museum in Pretoria und aus dem South African Museum in Cape Town, einige Tiere aus dem British Museum in London, weiters aus dem Museum Dr. Álvaro de Castro in Lourenço Marques, Museu do Dundo in Porto, Rhodes University College in Grahamstown und schliesslich viele Arten, besonders wertvolle Typen aus der Sammlung des Herrn M. Pic in Les Guerreux.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich meinen verbindlichsten Dank jenen Herren aussprechen, die meine Untersuchungen dadurch förderten, dass sie mir das Material ihrer Sammlungen zur Verfügung stellten. Es sind dies: H. Freude, G. Frey, H. Kulzer (München), H. Kuntzen (Berlin), P. Basilewsky (Tervuren), G. Nuyten (Bruxelles), C. Koch (Pretoria), A. J. Hesse (Cape Town), E. B. Britton (London), Maria Corinta Ferreira (Lourenço Marques), A. de Barros Machado (Porto), J. van Hille (Grahamstown) und M. Pic (Les Guerreux).

Auf Grund meiner Untersuchungen muss ich eine Reihe Änderungen in der Synonymie und Änderungen im Katalog Borchmann's durchführen.

1. *Psalydolytta nigrilabris* Pic ist nach der Type eine echte *Epicauta* und gehört in die nächste Verwandtschaft von *E. villosa* F.

2. *Psalydolytta tristis* Borchm. gehört nach der Untersuchung der Typen als Synonym zu *Epicauta nigrilabris* Pic.

3. Die von Borchmann in seinem Katalog (in Junk & Schenkling: Coleopterorum Catalogus, pars 69,1917, pp. 208) zur Gattung *Psalydolytta* Pér. gestellten Arten: *villosa* F., *hemicrania* Mars. und *cinctifrons* Mars. gehören in die Gattung *Epicauta*; *E. cinctifrons* Mars. ist nach der Beschreibung synonym zu *E. designata* Pér., welche Art aber später beschrieben wurde. So wäre also der gültige Name der Art: *Epicauta cinctifrons* Mars. Die Beschreibung Marseul's ist aber so kurz gehalten, dass ich ohne Untersuchung der Typen nicht synonymisieren will und deshalb vorläufig den jüngeren Namen Péringuey's beibehalte.

4. *Epicauta atricolor* Pic gehört nach einem von Herrn Pic selbst bestimmten Exemplar aus Senegal zu der amerikanischen Art *Macrobasis cinerea* F. mit falschem Fundort.

5. Folgende vier als *Epicauta* beschriebene Formen gehören nicht zu *Epicauta*, sondern zu *Cylindrothorax* Escher., also in eine andere Tribus, u. zw.: *politicollis* Fairm., *bifoveiceps* Fairm., var. *Babaulti* Pic, *Epicauta* (oder *Lytta) bifoveiceps* var. *semiviridis* Pic und *Epicauta* (oder *Lytta) caerulescens* Pic. — Die Bezeichnung »*Epicauta* oder *Lytta*« beweist, dass die Autoren über die Gattungszugehörigkeit der beschriebenen Arten nicht immer im Klaren gewesen sind.

6. Im Katalog Borchmann's wurden viele Arten der aethiopischen Fauna in die Gattung *Epicauta* aufgenommen, welche anderen Gattungen angehören. So stellte Borchmann fast sämtliche Lyttinen mit fadenförmigen Fühlern in die Gattung *Epicauta*, darunter 24 Arten und eine Varietät der Gat-

tung *Cylindrothorax* Escher. Diese Arten wurden von den Autoren als *Lytta* oder *Cantharis* beschrieben. Es handelt sich dabei um *bifoveiceps* Fairm., *Bohemanni* Mäkl., *chalybaea* Er., *cyclops* Fairm., *discolor* Haag-R., *Dusaulti* Duf., *erythraea* Pic, *Jeanneli* Pic, *manowana* Pic, *mashuna* Pér., *melanocephala* F., *mima* Pér., *optata* Pér., *picitarsis* Fairm., *picticollis* Haag-R., *pleuralis* Fairm. mit der Varietät *inpleuralis* Pic, *rufoscutellaris* Pic, *rugicollis* Fairm., *spurcaticollis* Fairm., *spinicornis* Pic, *strangulata* Gerst., *testaceipes* Fairm., *thoracica* Er. und *Westermanni* Mäkl.

7. Im Katalog F. Borchmann's sind noch drei weitere Arten angeführt, welche aus der Gattung *Epicauta* in die Gattung *Lytta* übergeführt werden müssen, u. zw. die als *Cantharis* beschriebenen *elegantula* Pér., *enona* Pér. und *spilotella* Pér.

8. *Cantharis prolifica* Wellm. aus Angola gehört als Synonym zu *Epicauta strigida* Mars.; ihre Varietät *elunda* Wellm. ist deshalb eine Aberration von *E. strigida* Mars. *forma typica.*

9. *Epicauta bilineata* Haag-R. var. *subrufocincta* Pic ist nach der Type eine selbständige Art aus der Nähe von *E. bilineata* Haag-R.

10. *Epicauta brevipennis* Haag-R. var. *mutillata* Haag-R. (= *brachycera* Wellm. nom. nov.) ist ebenfalls eine gute Art und kann von der ungeflügelten *E. brevipennis* Haag-R. leicht unterschieden werden.

11. *Epicauta oculata* F. var. *designata* Pér. ist keine Verietät, sondern eine sebständige Art.

12. *Epicauta tomentosa* Mäkl. var. *Mäklini* Gredler ist nichts anderes als ein einfaches Synonym von *E. grandiceps* Haag-R.

13. *Lytta anilis* Sturm in litt. ist *E. tomentosa* Mäkl.

14. *Epicauta harrarensis* Borchm. in litt., *E. abyssinica* Borchm. in litt. und *E. meloiformis* Pic in litt. gehören zu *E. Kovácsi* sp. nov.

15. *Epicauta canescens* Klug var. *obscurepubens* Pic ist eine Aberration von *E. albotrivittata* Pic und nicht eine Varietät von *E. canescens* Klug.

Im folgenden gebe ich eine Bestimmungstabelle der aethiopischen Arten, welcher die Beschreibungen der neuen Arten und schliesslich ein systematischer Katalog sämtlicher bisher bekannter Arten folgen.

Bestimmungstabelle der aethiopischen Arten der Gattung Epicauta Redtb.

1 (14) Der obere Enddorn der Vorderschienen ist sehr gross und dick, fingerförmig, viel grösser als der untere, welcher dünn und spitzig ist. Die Enddorne der Mittelschienen ebenfalls dick, aber gleichlang. Kopf rotgelb, höchstens vorne schwarz.

2 (11) Halsschild und Flügeldecken, sowie die ganze Unterseite einfärbig grauweiss oder graugelb behaart.

3 (4) Halsschild deutlich länger als breit, an der Basis am breitesten, nach vorne bis zum ersten Viertel sehr leicht verjüngt. Augen sehr gross und

hochgewölbt, Schläfen kurz. Stirn zwischen den Augen vorne nicht schwarz. Kopf mit einzelnen, erloschenen, ziemlich spärlich stehenden Punkten. — Länge: 7—13 mm. Sudan, Senegal, Guinea, Angola ..... 1. **E. canescens** Klug

4 (3) Halsschild kaum länger als breit, Seiten parallel, Augen weniger gross und die Schläfen länger. Kopf vorne zwischen den Augen neben der Clypealsutur meist mehr-wenig breit schwarz, oder die Beulen neben den Fühlerwurzeln schwarz.

5 (6) Kopf bis zur Clypealsutur rot, die Beulen neben den Fühlerwurzeln aber schwarz. Kopf fein und dicht punktiert, Schläfen lang, hinten abgerundet, Augen gross und aus der Wölbung des Kopfes vorragend. Fühler lang und dünn, auch die Basalglieder schwarz. Ober- und Unterseite dicht und lang gelbgrau behaart. Die Grundfarbe des Körpers schwarz, die Naht, das Ende, sowie die Seiten der Flügeldecken, weiters die Schienen sämtlicher Beine aber rotbraun, das Ende der Schienen schwarz, Tarsen braun. — Länge: 12—18 mm. Belgisch Kongo .... 2. **E. Székessyi** sp. nov.

6 (5) Kopf rot, Stirn aber vorne zwischen den Augen mehr-weniger breit schwarz, die Beulen neben den Fühlerwurzeln meist ebenfalls schwarz. Stirn vorne an der Clypealsutur, wenn auch schmal, so doch schwarz gesäumt. Die Grundfarbe der Flügeldecken einfärbig schwarz, Schienen und Tarsen ebenfalls schwarz.

7 (10) Kopf äusserst fein und spärlich, erloschen punktiert, oder wenn die Punktierung gröber ist, dann erscheint der Grund matt, chagriniert.

8 (9) Stirn vorne breit schwarz, auch die Beulen neben den Fühlerwurzeln schwarz. Fühler einfärbig schwarz, ohne helle Basalglieder. Augen sehr stark gewölbt, sie ragen aus der Wölbung des Kopfes stark hervor. Halsschild breit. — Länge: 9—16 mm. Angola, Belgisch Kongo .... 3. **E. hemicrania** Mars.

9 (8) Stirn vorne nur sehr schmal schwarz und die Beulen neben den Fühlerwurzeln oft rötlich. Augen viel flacher und ragen aus der Wölbung des Kopfes kaum vor. Halsschild schmäler. Fühler mit rötlichen Basalgliedern, oder wenigstens die Unterseite der 3—4 Basalglieder rötlich. — Länge: 9—15 mm. Ost- und Südafrika ..... 4. **E. rufifrons** Fåhr.

10 (7) Kopf grob und spärlich punktiert, der Grund dazwischen glänzend. Das 2. Glied der Fühler kaum länger als breit, das 3. Glied kaum mehr als doppelt so lang wie das 2. Die Augen ragen aus der Wölbung des Kopfes nur wenig vor. Die Basalglieder, oder wenigstens ihre Unterseite rötlich. — Länge: 12—14 mm. Südostafrika ..... 5. **E. jucunda** Pér.

11 (2) Oberseite nicht einfärbig grauweiss behaart, wenigstens die Scheibe des Halsschildes beiderseits und eine breite Längsbinde neben dem Seitenrand der Flügeldecken dunkel behaart.

12 (13) Flügeldecken grau behaart, nur eine breite Längsbinde neben dem Seitenrand dunkel. Halsschild länger als breit und schmäler als der Kopf. Stirn zwischen den Augen ziemlich grob punktiert. — Länge : 11—12 mm. Senegal ..... 6. **E. nigromarginata** Mäkl.

13 (12) Flügeldecken schwarz behaart, nur der Seitenrand, das Ende und die Naht weissgrau behaart (ab. *obscurepubens* Pic), oder auch eine Längsmittelbinde der Flügeldecken grauweiss *(forma typica)*. Halsschild breiter und kürzer, nicht schmäler als der Kopf, Stirn zwischen den Augen erloschen punktiert. Unterseite und Beine grösstenteils grau behaart, die Mitte der Brust jedoch dunkel. — Länge : 12—13 mm. Goldküste, Dahomey ..... 7. **E. albotrivittata** Pic

14 (1) Die Enddorne der Vorderschienen dünn und spitzig, meist gleichlang, die der Mittelschienen ebenfalls dünn und zugespitzt.

15 (40) Kopf einfärbig dunkel, ohne rote Makel.

16 (17) Kopf und Halsschild, sowie die Beine mit metallisch-blauem Schimmer, Flügeldecken ebenfalls metallisch-purpurfärbig. Fühler schwarz, die beiden ersten Glieder aber gelbrot. Kopf und Halsschild sehr grob und dicht punktiert, die Skulptur der Flügeldecken ebenfalls grob. Die Behaarung der Oberseite dunkel, die der Unterseite spärlich, auch mit hellen Haaren. — Länge : 9—12 mm. Somaliland..11. **E. Bottegoi** Pic

17 (16) Ober- und Unterseite ohne Metallschimmer.

18 (21) Die ganze Ober- und Unterseite schwarz behaart, höchstens die Seiten der Hüften und die der Hinterbrust schwach grau behaart.

19 (20) Hinterbrust sehr kurz, Körper ungeflügelt. Schildchen sehr gross und breit (meist vom Halsschild bedeckt). Fühler ganz schwarz, oder höchstens nur die Unterseite der beiden ersten Glieder rötlich. Fühler auch beim Männchen schmal. Kopf sehr dicht und grob punktiert, die Punkte aneinanderstossend, ein Fleck beiderseits neben den Fühlern aber unpunktiert. Halsschild noch gröber punktiert als der Kopf, die Punktierung wird gegen die Seiten spärlicher, aber viel gröber, Hinterrand breit, kaum punktiert. Die Flügeldecken körnerartig grob und dicht skulptiert. — Länge : 6,5—18 mm. Abessinien, Erythraea (= *harrarensis* Borchm. in litt., *abyssinica* Borchm. in litt., *meloiformis* Pic in litt.) ..... 8. **E. Kovácsi** sp. nov.

20 (19) Hinterbrust sehr lang, Körper geflügelt, Schildchen schmal. Die beiden ersten Glieder der Fühler gelbrot. Kopf und Halsschild dicht und grob punktiert, die Skulptur der Flügeldecken sehr fein. Fühler beim Männchen etwas erweitert und flach. — Länge : 10—27 mm. Ostafrika (= *dichrocera* Gerst.) ..... 12. **E. nyassensis** Haag-R.

— — Hierher gehört die mir unbekannte 15. Art **E. hydrocephala** Fairm. aus Abessinien (Let Maréfia), welche nach der Beschreibung 10—15 mm gross ist und einen einfärbig schwarzen und schwarz behaarten Körper besitzt ;

ihr Kopf ist aber hinter den Augen mit weissen Haaren bekleidet und ihre beiden ersten Fühlerglieder sind rötlich.

21 (18) Die ganze Ober- und Unterseite, oder wenigstens die Seiten, das Ende und die Naht der Flügeldecken, ausserdem fast die ganze Unterseite grau, oder grauweiss behaart, selten rotbraun.

22 (23) Hinterbrust sehr kurz, etwas kürzer als eine Mittelhüfte lang. Flügeldecken ebenfalls kurz und innen am Ende breit verrundet. Kopf und Halsschild sehr dicht und stark punktiert, matt. Stirn beiderseits an der Fühlerwurzel mit einem unbehaarten, glatten Fleck. Die beiden ersten Glieder der Fühler rötlich, die folgenden schwarz. Behaarung der Oberseite braun, die der Seiten der Flügeldecken schmal grau ; Unterseite dunkelgrau behaart. Körper ungeflügelt. — Länge : 7,5—15 mm. Abessinien, Sudan ..... 9. **E. meloidea** Fairm.

23 (22) Hinterbrust lang ; so lang, oder noch länger als eine Mittelhüfte. Flügeldecken ebenfalls lang. Kopf an der Stirn beiderseits neben den Fühlerwurzeln ohne glatte Beulen. Die Hinterflügel vollkommen entwickelt.

24 (37) Behaarung der Ober- und Unterseite einfärbig grau oder rotbraun.

25 (26) Die ganze Ober- und Unterseite dicht und fein rötlichbraun behaart. Körper schmal und langgestreckt, Halsschild länger als breit, parallel, mit deutlich eingedrückter Mittellinie. Fühler dünn und schwarz, die Basalglieder braun, das 3. Glied langgestreckt und dünn, 1,5-mal so lang wie das 4. Schläfen kurz, Scheitel hinten gerade breit abgestutzt. Flügeldecken sehr lang und schmal. Das 1. Glied der Vordertarsen beim Männchen lang und deutlich erweitert. — Länge : 17—24 mm. Goldküste (= *tristis* Borchm.) .....21. **E. nigrilabris** Pic

26 (25) Die ganze Ober- und Unterseite dicht grau behaart.

27 (28) Ein kleiner rundlicher Fleck vor dem Ende der Flügeldecken in der Mitte, sowie eine sehr schmale und kurze Makel beiderseits neben dem Schildchen und je ein nach vorne konvergierender Längsstrich auf der Halsschildscheibe und zwei kleine, rundliche Makel auf der Stirn schwarz behaart, im Übrigen ist die Behaarung der Ober- und Unterseite grauweiss. Die mittleren Fühlerglieder (3.—5.) beim Männchen stark erweitert und flach, das 3. Glied lang dreieckig, vom 6. an dünner. — Länge : 9—13 mm. Oberägypten, Sudan (= *nigronotata* Haag-R.) .... 18. **E. fasciceps** Walk.

28 (27) Oberseite ohne ausgesprochene schwarze Flecke. Fühler beim Männchen weniger oder nicht erweitert, das 3. Glied beim Männchen nicht dreieckig.

29 (30) Fühler einfärbig schwarz, höchstens die Unterseite des ersten Basalgliedes rötlich. Ober- und Unterseite einfärbig dicht grau behaart, auch die Mittellinie des Halsschildes behaart. Flügeldecken kurz und breit,

Hinterbrust so lang wie eine Mittelhüfte. — Länge : 10—16 mm. Ost- und Südafrika (= ? *aethiops* Latr.) ..... 10. *E. tomentosa* Mäkl.

30 (29) Fühlerbasis, zumindest die beiden ersten Glieder auch oben rötlich. Hinterbrust länger als eine Mittelhüfte.

31 (32) Fühler sehr dünn und ziemlich lang, das 3. Glied beim Männchen etwa viermal so lang wie breit, die folgenden Glieder wenigstens dreimal so lang wie breit ; gegen das Ende der Fühler werden die Glieder noch dünner. Schmale, gestreckte Art. Seiten, Naht und Ende der Flügeldecken sehr schmal grauweiss, dichter behaart, die Mittellinie des Halsschildes und auch die Basis etwas heller. — Länge : 10—28 mm. Senegal, Sudan, Westafrika ..... 20. **E. villosa** F.

32 (31) Fühler beim Männchen etwas erweitert, oder schmal, die mittleren Glieder aber höchstens doppelt so lang wie breit, oder kaum etwas länger. Breite, meist nicht parallele Arten.

33 (34) Die mittleren Fühlerglieder beim Männchen nur kaum etwas breiter als das 2., sie sind kaum erkennbar abgeflacht, fast bis zum Ende gleichbreit. Ober- und Unterseite dunkelgrau behaart. Stirn beim Männchen neben den Fühlerwurzeln mit je einem kleinen, unbehaarten Fleck. Kopf deutlich breiter als der Halsschild. — Länge : 9—13 mm. Abessinien, Sudan, Belgisch Kongo (= *Mäklini* Gredl.) 14. **E. grandiceps** Haag-R.

34 (33) Die mittleren Fühlerglieder beim Männchen deutlich erweitert und fast doppelt so breit wie das 2. Glied. Fühler stark abgeflacht und vom 6. Glied an deutlich verjüngt. Kopf nicht breiter als der Halsschild. Neben den Fühlerwurzeln befindet sich je eine kleine, glänzende Beule.

35 (36) Die Behaarung der Ober- und Unterseite einfärbig grau *(forma typica)*, oder die ganze Oberseite in spärlich stehenden, rundlichen Flecken unbehaart, so dass sie schwarz gefleckt erscheint ; aus diesen Flecken erhebt sich je ein kurzes, dunkles Härchen (var. *Corintae* var. nov.). Halsschild breit, quadratisch, die Mittellinie sehr schmal, unbehaart. Punktierung des Halsschildes sehr dicht und ziemlich fein. — Länge : 9—18 mm. Ost- und Südafrika ..... 16. **E. velata** Gerst.

36 (35) Die Mittellinie des Kopfes und des Halsschildes, ausserdem der Seitenrand, die Naht, das Ende und je eine sehr schmale Längsmittelbinde der Flügeldecken weiss behaart. Halsschild etwas länger. — Länge : 10—18 mm. Ostafrika. ..... 17. **E. lineata** sp. nov.

37 (24) Oberseite dunkel behaart, nur die Mittellinie des Kopfes und des Halsschildes, sowie die Seiten, die Naht und das Ende der Flügeldecken und ausserdem noch oft je eine Längsmittelbinde der Flügeldecken grauweiss.

38 (39) Flügeldecken mit je einer breiten grauweissen Längsmittelbinde, ausserdem der Seitenrand, das Ende und die Naht, sowie die Mittellinie des Halsschildes und die niedergebogenen Seiten, weiters auch noch die Mittellinie des Kopfes grauweiss behaart. Die Behaarung der Unterseite

nicht einfärbig, am Abdomen ist nur das Ende der einzelnen Segmente weiss behaart, im übrigen sind sie schwarz. Fühler einfärbig schwarz, höchstens die beiden ersten Glieder unten rötlich. Fühler beim Männchen etwas erweitert. — Länge : 8—19 mm. Ostafrika (= *Hildebrandti* Haag-R., *vittipennis* Kolbe)..... 19. **E. albovittata** Gestro

39 (38) Flügeldecken ohne helle Längsmittelbinde, die Seiten, das Ende und die Naht der Flügeldecken aber sehr schmal, die Mittellinie des Kopfes und des Halsschildes, sowie die Seiten des Halsschildes schwach grauweiss behaart. Die Behaarung der Unterseite einfärbig grauweiss. Die beiden ersten Glieder der Fühler gelbrot, Fühler auch beim Männchen ziemlich schlank. — Länge : 8—12 mm. Ostafrika ....13. **E. limbatipennis** Pic

40 (15) Kopf einfärbig rot, oder wenigstens die Schläfen hinter den Augen mit je einem grossen roten Fleck.

41 (44) Hinterbrust sehr kurz, die Mittelhüften erreichen den Vorderrand der Hinterhüften. Körper ungeflügelt. Schläfen breit rot. Halsschild so breit wie der Kopf, parallel, kaum länger als breit. Schildchen sehr breit.

42 (43) Ober- und Unterseite einfärbig grau behaart. Kopf in der Mitte mit einem kleinen, roten Stirnfleck. — Länge : 9—13 mm. Kapland .... 23. **E. brevipennis** Haag-R.

43 (42) Ober- und Unterseite einfärbig schwarz behaart. Kopf nur am Scheitel mit je einem roten Fleck. — Länge : 9—13 mm. Ost- und Südafrika (= *mutillata* Haag-R.). ..... 22. **E. brachycera** Wellm.

44 (41) Hinterbrust lang, die Mittelhüften erreichen den Vorderrand der Hinterhüften nicht. Körper geflügelt.

45 (48) Die Grundfarbe der Flügeldecken einfärbig schmutzig braungelb. Halsschild schwarz, Kopf grösstenteils einfärbig rot.

46 (47) Kopf einfärbig rotbraun. Flügeldecken mit schmalem, weiss behaartem Seitenrand und ebensolcher Naht, ausserdem mit einer weiss behaarten schmalen Längsmittellinie ; Halsschild in der Mitte und seitlich, Kopf am Scheitel in der Mittellinie ebenfalls weiss behaart. Unterseite schwarz, die Ränder der Abdominalsegmente, sowie der Hinterrand der Hinterbrust und die Seitenränder der Coxen, weiters die Unterseite der Schenkel, sowie je ein schmaler Streifen der Schienen weissgelb behaart (ssp. *lorata* ssp. nov., Angola), oder die Unterseite und die Beine einfärbig schwarz behaart (*forma typica*, Ostafrika), oder auch die Flügeldecken ohne weisse Behaarung, spärlich dunkel behaart, Unterseite ebenfalls nur einfärbig dunkel behaart (ssp. *Paelii* Pic, Belgisch Kongo, Nordwest-Rhodesien). — Länge : 14—20 mm. Angola, Belgisch Kongo, Nordwest-Rhodesien, Ostafrika ..... 34. **E. lindiana** Pic

47 (46) Kopf schwarz, Schläfen aber breit rot, ausserdem eine kleine Makel in der Mitte zwischen den Augen und beiderseits neben den Fühlerwurzeln je ein kleiner Fleck rot. Flügeldecken mehr braun, die Seiten, das Ende

und die Naht weiss behaart, ebenso auch die Mitte des Halsschildes. Unterseite einfärbig grau behaart. Beine ebenfalls grau, die Mittelschienen aber an ihrer Oberseite schwärzlich *(forma typica)*, oder die Flügeldecken mit je einer schmalen, schwach begrenzten Längsmittellinie (ab. *damarina* Pér.). — Länge : 14—17 mm. Süd- und Südwestafrika .... 33. **E. ovampoa** Pér.

48 (45) Grundfarbe der Flügeldecken einfärbig schwarz, höchstens das Ende oder die Seiten der Flügeldecken gelbbraun. Kopf schwarz gefleckt, oder selten einfärbig rot, oder schwarz mit roten Flecken.

49 (56) Höchstens die Schläfen hinter den Augen rot, oder auch die Stirn in der Mitte mit einem ganz undeutlichen, kleinen roten Fleck.

50 (51) Der rote Fleck an den Schläfen erreicht den Hinterrand der Augen nicht oder nur selten, dann ist aber der Körper oben einfärbig schwarz, nur die Seiten der Flügeldecken schmal grauweiss behaart. Ober- und Unterseite ausgesprochen schwarz behaart, Seiten der Flügeldecken vorne jedoch bis hinter die Mitte, sowie die Seiten des Halsschildes, das Prosternum, die Mittelbrust in der Mitte, weiters die Hinterhüften, die Unterseite der Schenkel und die Knie weiss behaart. Kopf an den Schläfen nur sehr spärlich, fast unpunktiert *(forma typica*, Kapland, Natal, Rhodesien), oder wie die Stammform, die Unterseite aber mehr weiss behaart und das Ende der Abdominalsegmente ausgesprochen weissgrau behaart. Kopf am Scheitel dicht und fein behaart (ssp. *Basilewskyi* ssp. nov., Belgisch Kongo), oder der rote Fleck an den Schläfen ist gross und erreicht den Hinterrand der Augen, sehr spärlich punktiert. Unterseite mehr weissgrau behaart und das Ende der Abdominalsegmente weissgrau (ssp. *nyansana* ssp. nov., Ostafrika). — Länge : 8—18 mm. Kapland, Natal, Rhodesien, Ostafrika, Belgisch Kongo (= *lugubris* Pér.) .... 24. **E. moesta** Pér.

51 (50) Der rote Fleck am Scheitel gross und auch der Hinterrand der Augen breit rot. Ober- und Unterseite nicht einfärbig behaart.

52 (53) Stirn in der Mitte mit einem kleinen roten Fleck, ausserdem sind die Schläfen hinter den Augen breit rot. Oberseite schwarz behaart, die Mittellinie des Kopfes und des Halsschildes, sowie die Innenseite der Augen, die Seiten des Halsschildes, weiters die Naht, das Ende und der Seitenrand der Flügeldecken und ausserdem auch noch eine scharfe und ziemlich breite Längsmittelbinde der Flügeldecken weissgrau behaart. Unterseite und Beine weissgrau, Mittelschienen an der Aussenseite und die Knie dunkel. — Länge : 10—18 mm. Ostafrika .... 30. **E. Kulzeri** sp. nov.

53 (52) Stirn in der Mitte ohne roten Fleck. Die Behaarung der Oberseite braun und weissgrau, nicht schwarz.

54 (55) Fühler beim Männchen vom 5. Glied an bis zur Spitze gleichbreit und ziemlich abgeflacht, das 3. Glied schlank und lang. Halsschild kurz und breit, etwa so lang wie breit, Seitenrand der Flügeldecken schmal weisslich. Mittellinie schwach heller behaart. Unterseite grauweiss behaart. — Länge : 7—13 mm. Senegal, Sudan, Uganda 25. **E. bilineata** Haag-R.

55 (54) Fühler beim Männchen breit, aber von der Mitte an gegen die Spitze zu sehr leicht verjüngt, kaum abgeflacht. Das 3. Fühlerglied etwas kürzer und gegen das Ende kaum erweitert. Halsschild etwas länger. Seitenrand der Flügeldecken breit weisslich behaart. Flügeldecken ohne heller behaarte Längsmittellinie. — Länge : 8,5—13 mm. Sierra Leone .... 26. **E. oculata** F.

56 (49) Ausser den Schläfen auch noch die vordere Hälfte der Stirn bis zur Clypealsutur, oder je ein Fleck auf der Stirn beiderseits neben den Fühlerwurzeln, oder die Stirn vorne mit den Beulen neben den Fühlerwurzeln rot. Manchmal ist der Kopf einfärbig rot, oder der rote Kopf besitzt in der Mitte der Stirn schwarze Flecken.

57 (58) Die glänzenden Beulen neben den Fühlerwurzeln schwarz, ausser den Schläfen nur die vordere Hälfte der Stirn bis zur Clypealsutur rötlich. Halsschild etwa so lang wie breit. Die Mittellinie des Kopfes dicht mit weissen Haaren bedeckt, Naht und Seitenrand, sowie eine scharfe Längsmittelbinde der Flügeldecken, weiters die Mittellinie des Halsschildes weisslich behaart. — Länge : 8—11 mm. Ostafrika .... 29. **E. rufotrimaculata** sp. nov.

58 (57) Die glänzenden Beulen neben den Fühlerwurzeln rötlich.

59 (60) Ausser den Schläfen nur die glänzenden Beulen neben den Fühlerwurzeln rot. Stirn schwarz. Kopf äusserst dicht und fein punktiert. Fühler beim Männchen gegen das Ende schwach erweitert, das vorletzte Glied das breiteste, die Oberfläche des Endgliedes ganz abgeflacht und lang dreieckig, vom vorletzten Glied nur durch eine feine Furche getrennt, doppelt so lang wie dieses. Fühler beim Weibchen einfach, bis zum 10. Glied von der Mitte an gleich dick, das letzte Glied nicht abgeflacht. Seitenrand der Flügeldecken breit weissgrau behaart, Naht sehr schmal, das Ende etwas breiter und eine Längsmittelbinde scharf weissgrau behaart, Mittellinie des Halsschildes und des Kopfes schmal, Halsschildseiten und Unterseite ebenfalls einfärbig grauweiss behaart, die Basis der Abdominalsegmente aber dunkel (*forma typica*, Kamerun), oder wie bei der Stammform, aber die Unterseite und auch das Abdomen einfärbig fein und dicht grauweiss behaart, Halsschild etwas länger (ssp. *luluana* ssp. nov., Belgisch Kongo, Nordwest-Angola), oder wie die vorige, aber die graue Längsmittelbinde der Flügeldecken fehlt (*luluana* ab. *kapangana* ab. nov.), oder die Längsmittelbinde der Flügeldecken und des Halsschildes fehlt, auch die Naht nicht weiss, Unterseite spärlich grau

behaart, das Abdomen dunkel und das Ende der Abdominalsegmente heller, Fühler schlank, die vorletzten Glieder länger als breit (ssp. *elgonensis* ssp. nov., Uganda), oder wie die vorige, aber die Fühler am Ende deutlich breiter, die vorletzten Glieder quadratisch, die weisse Behaarung der Oberseite weniger ausgeprägt (ssp. *de Wittei* ssp. nov., Belgisch Kongo : Upemba), oder wie die vorige, aber die Unterseite einfach grau behaart, Fühler schlanker, die vorletzten Glieder merklich länger als breit, Seiten der Flügeldecken schmal weiss, die Naht aber dunkel (ssp. *intermedia* ssp. nov., Nordwest-Rhodesien), oder wie die vorige, aber die roten Flecken neben den Fühlerwurzeln klein und der Innenrand der Augen schwarz gesäumt, die Flecken am Hinterkopf ebenfalls kleiner, an der Innenseite der Augen ist am Hinterrand die schwarze Stelle mehr nach aussen verbreitert. Abdomen dunkel, nur das Ende der Segmente grau, Flügeldecken nur am Seitenrand hell behaart, Naht und Ende dunkel (ssp. *Hajekae* ssp. nov., Port. Westafrika : Garenganze), oder die Ober- und Unterseite schwarz behaart, nur der Seitenrand der Flügeldecken vor der Basis bis zu den Hinterhüften sehr schmal weiss behaart, das Ende der Abdominalsegmente und die Ränder der Coxen weisslich (ssp. *quadrioculata* ssp. nov., Angola). — Länge : 9—17 mm. Kamerun, Port. Westafrika, Angola, Belgisch Kongo, Uganda ..... 31. **E. bioculata** sp. nov.

60 (59) Ausser den Schläfen auch die Stirn mit den glänzenden Beulen rot, oder der Kopf rot mit einem grossen schwarzen Fleck in der Mitte, welcher oft die Innenränder der Augen erreicht, oder mit je zwei kleinen Flecken, oder sogar einfärbig rot.

61 (64) Halsschild deutlich breiter als lang, ziemlich kugelig. Kopf dicht und fein punktiert. Kopf mit einem sehr grossen, schwarzen Fleck auf der Stirn, welcher den Innenrand der Augen erreicht.

62 (63) Fühler beim Männchen ziemlich dünn und lang, auch die mittleren Glieder deutlich länger als breit. Grundfarbe der Flügeldecken einfärbig schwarz, Flügeldecken, sowie der Halsschild bräunlich behaart. Seiten des Halsschildes, weiters die Seiten und die Naht, sowie das Ende der Flügeldecken und je eine schmale Längsmittelbinde weisslich *(forma typica)*, oder Halsschild und Flügeldecken einfärbig grauweiss behaart, die Seiten und die Naht, sowie eine Längsmittelbinde der Flügeldecken aber sehr schmal weisslich (ab. *Ertli* ab. nov.), oder der Halsschild und Flügeldecken einfärbig bräunlich behaart, nur der Seitenrand der Flügeldecken sehr schmal heller und dichter behaart (ab. *Péringueyi* ab. nov.), oder Halsschild und Flügeldecken einfärbig grau behaart, nur das Ende und der Seitenrand der Flügeldecken dichter weiss behaart (ab. *Breyeri* ab. nov.). Selten ist der schwarze Stirnfleck reduziert, so dass er die Innenränder der Augen nicht erreicht. — Länge : 6—14 mm. Ost- und

Südafrika, Angola, Belgisch Kongo (= *albolineata* Pér., *brevipennis* Pér. nec Haag-R., ? *cinctifrons* Mars.) ..... 27. **E. designata** Pér.

63 (62) Fühler beim Männchen gegen die Mitte deutlich erweitert, die mittleren Glieder (5.—8.) quer, gegen das Ende der Fühler die Glieder aber dünner. Grundfarbe der Flügeldecken von der Basis bis zum hinteren Fünftel an den Seiten nach hinten sich verschmälernd erloschen braungelb. Unterseite einfärbig grau behaart, Oberseite bräunlich behaart, Mittellinie des Halsschildes und des Kopfes, Seiten des Halsschildes, die Naht, das Ende und der Seitenrand, sowie je eine schmale Lägnsmittelbinde der Flügeldecken grauweiss. Kopf ähnlich wie bei der vorigen Art. — Länge : 10 mm. Belgisch Kongo : Kakompo. 28. **E. subrufocincta** Pic

64 (61) Halsschild schmäler, etwas länger als breit. Kopf sehr grob und spärlich punktiert. Kopf einfärbig rot, oder mit je zwei kleinen, oder mit einem grossen schwarzen Fleck in der Mitte. Fühler beim Männchen gestreckt, das 7. Glied das breiteste, vom 8. an werden die Glieder allmählich schmäler, die beiden Endglieder sind nicht abgeflacht, das Endglied ist vom vorletzten gut getrennt. Die Behaarung der Unterseite einfärbig grau, das Ende der Segmente dichter behaart und erscheint heller. Kopf rot mit je einem kleinen schwarzen Fleck auf der Stirn, oder nur mit einer einzigen grossen Makel, welche aber die Ränder der Augen nicht erreicht. Die Behaarung der Flügeldecken, die Seiten und die Mittellinie des Halsschildes, sowie je eine Längsmittelbinde der Flügeldecken jedoch grauweiss (*forma typica*, = *prolifica* Wellm., Angola, Südwestl. Belgisch Kongo), oder die Längsmittelbinde der Flügeldecken fehlt gänzlich (ab. *elunda* Wellm.), oder der Kopf einfärbig rot, ohne schwarze Makel (ab. *unicoloriceps* Kasz.) ; bei einer weiteren Form besteht die helle Behaarung der Oberseite aus goldgelben Haaren und die Grundfarbe der Flügeldecken ist vorn und hinten breit erloschen braungelb, die Mittellinie des Halsschildes, die Naht und die Seiten, sowie je eine Längsmittelbinde der Flügeldecken goldgelb behaart, ausserdem das Ende der Abdominalsegmente goldgelb, Oberseite ausser den goldgelben Haaren dunkelbraun behaart (ssp. *Kochi* ssp. nov., Belgisch Kongo : Lodja), oder wie die Stammform, aber die feine Grundbehaarung der Flügeldecken besteht am Ende und an den Seiten der Flügeldecken aus dunkelgrauen Haaren (Übergangsform zu ssp. *interna* aus Lulua : Kapanga und Tshibala), oder die feine graue Behaarung der Decken bestimmter, vorne neben der Längsmittellinie und an der Schulter mit dunklen Haaren vermischt, hinten das Ende breit heller und sehr fein behaart, zwischen Naht und Mittellinie ist aber die Behaarung dunkel (ssp. *interna* ssp. nov., Südwestl. Belgisch Kongo : Sandoa, Kaniama, usw.), oder die Flügeldecken ausser einer mittleren, dunkel behaarten, schmalen, vollständigen Querbinde, vollkommen grau behaart, Halsschild oben ebenfalls grau,

die Mittellinie des Halsschildes, die Naht, der Seitenrand und je eine Längsmittelbinde der Flügeldecken graugelb, oder ausgesprochen goldgelb behaart (ssp. *katangana* ssp. nov., Südwestl. Belgisch Kongo : Katanga, Luashi, Kafakumba, Dilolo, usw.). — Länge : 11—20 mm. Angola, Belgisch Kongo (= *prolifica* Wellm.)... 32. **E. strigida** Mars.

*

Epicauta Székessyi sp. nov.

Gross und gestreckt, zylindrisch, Kopf einfärbig rot, nur die Beulen neben den Fühlerwurzeln, weiters das Epistom und die Oberlippe, sowie die Mundteile und unten der von den Gularfurchen begrenzte Raum schwarz, auch die Unterseite der Augen mit rotem Schläfenrand. Halsschild und Flügeldecken, sowie Beine und Fühler schwarz, die Naht der Flügeldecken sehr schmal, weiters das Ende erloschen und der Seitenrand breit und scharf braunrot, Schienen ebenfalls braunrot, das Ende aber dunkel. Tarsen braun, gegen das Ende etwas dunkler. Die Behaarung einfärbig gelbgrau. *Kopf* breit, mit grossen und stark gewölbten Augen, Stirn zwischen den Augen schmal, beim Männchen etwa so breit wie das 3. Fühlerglied. Schläfen gerundet und hinten etwas erweitert, breit abgerundet. Sehr fein und dicht punktiert, zwischen den Punkten chagriniert, matt. *Fühler* lang und dünn, mit sehr langem 3. Glied, welches mehr als dreimal so lang ist wie das 2. Glied, das 4. nur kaum 2,5-mal so lang wie das 2., das 5. und 6. kaum merklich kürzer, vom 7. an werden die Glieder merklich kürzer und dünner, das Endglied ist etwa so lang wie das 4. *Halsschild* so lang wie breit und so breit wie der Kopf, sehr fein und dicht punktiert. Seiten parallel, vorne aber plötzlich gerundet verengt, Mittellinie leicht eingedrückt. *Flügeldecken* lang parallel, äusserst fein skulptiert, matt. *Beine* kräftig und lang, Enddorne und Geschlechtsmerkmale wie bei *E. rufifrons* Fåhr., die Behaarung aber viel kürzer. *Unterseite* ohne besondere Auszeichnung, einfach, dicht graugelb behaart. Letztes Abdominalsegment beim Männchen schwarz behaart, sein Ende kurz ausgeschnitten. — *Länge :* 12—18 mm. *Breite :* 4—6 mm.

16 Exemplare aus *Belgisch Kongo :* Katanga, Kiambi, 23. IV. 1931, leg. G. F. de Witte (Holotypus ♂, Allotypus ♀ und 3 Paratypen), Mitwaba, Manono, V. 1947, leg. H. Tazieff, coll. P. Basilewsky (10 Paratypen) und Bassin Lukuga, IV—VII. 1934, leg. De Saeger (1 Paratypus ; sämtliche Exemplare befinden sich in der Sammlung des Belgischen Congo Museums), weiters 1 Exemplar aus dem Nationalpark Upemba : Bukena près de Mulongo, VI. 1949. leg. A. Simon (Paratypus in der Sammlung des Parcs Nationaux du Congo Belge).

Zu Ehren meines lieben Freundes, Dr. V. Székessy benannt.

Diese Art gehört in die Gruppe von *E. canescens* Klug ; von den bekannten Arten ist sie aber durch die sehr eigenartige Kopf- und Flügeldeckenfärbung leicht

zu unterscheiden. Die übrigen Arten dieser Gruppe besitzen einfärbige Flügeldecken, höchstens ihre Behaarung ist mehrfärbig. Die Fühlerform, die schmale Stirn, sowie die schwarzen Beulen neben den Fühlerwurzeln sind sehr charakteristisch.

Epicauta albotrivittata Pic

Epicauta albotrivittata Pic: Mél. Exot. Ent., 59, 1932, p. 32.
Epicauta simillima Kaszab in litt.

Ich hatte Gelegenheit diese Art an einem typischen Exemplar zu studieren. Da die Originalbeschreibung ungenügend erscheint und die Art nach ihr kaum mit Sicherheit wiederzuerkennen ist, halte ich es nicht für überflüssig, eine Neubeschreibung der Art zu publizieren.

Körper schwarz, Fühler und Beine ebenfalls einfärbig schwarz, nur der Kopf rot, das Epistom und die Oberlippe aber, so wie die Mundteile schwarz, Unterseite grau behaart, Beine ebenfalls grau, die Aussenseite der Vorder- und Mittelschienen, sowie die Tarsen schwarz, Kopf kaum behaart, Halsschild und Flügeldecken dicht und fein anliegend schwarzbraun behaart, die Seiten und die Mittellinie des Halsschildes, weiters die Seiten, das Ende und die Naht der Flügeldecken, sowie eine breite Längsmittelbinde grauweiss. *Kopf* klein und breit, mit hochgewölbten Augen, Schläfen nicht länger als der Querdurchmesser eines Auges, Scheitel hinten breit abgerundet, Stirn ziemlich flach. Oberfläche mit spärlich stehenden, feinen Punkten, in welchen kurze, nach vorne gerichtete, dunkle Haare stehen, dazwischen ist der Grund uneben und matt. *Halsschild* etwa so lang wie breit, Seiten bis zum vorderen Drittel parallel, die Mittellinie eingedrückt und hinten vor der Basis noch stärker vertieft. Dicht und fein punktiert. An der Basis kaum schmäler als der Kopf. *Flügeldecken* breiter, sehr fein und dicht raspelartig gekörnelt. *Fühler* dünn, vom 2. Glied an bis zur Spitze gleichdick, die Mitte des Körpers erreichend ; das 2. Glied etwas länger als breit, das 3. Glied das längste, doppelt so lang wie das 2. und mehr als dreimal so lang wie am Ende breit, die folgenden Glieder kürzer. *Beine* kräftig, Vorderschienen breit und kurz, innen hinter der Mitte etwas ausgerandet und gelb behaart. Der obere Enddorn gross und dick, der untere kleiner und spitzig. Mittel- und Hinterschienen mit je zwei gleichlangen, ziemlich dicken Enddornen. Tarsen unten gelb behaart, das 1. Glied der Vordertarsen beim Männchen etwas erweitert. *Unterseite* dicht grau behaart, so dass die feine, dichte Skulptur von ihr bedeckt erscheint. — *Länge :* 12—13 mm. *Breite :* 4,2 mm.

2 Exemplare von der *Goldküste :* Cote d'Ivoire, Dimbroko, coll. E. le Moult (1 Männchen im Museum G. Frey), Dahomey, III. (1 Paratypus in der Sammlung M. Pic).

Gehört in die Gruppe von *E. canescens* Klug, welcher Gruppe Arten mit stark vergrössertem oberen Enddorn der Vorderschienen angehören. Nächst

verwandt mit *E. nigromarginata* Mäkl., welche Art aber eine vollständig abweichende Behaarung besitzt.

Epicauta albotrivittata ab. obscurepubens Pic

Epicauta canescens var. *obscurepubens* Pic : Acta Conf. Int. Afr. Oc., 1951, p. 206.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die abweichende Behaarung der Ober- und Unterseite. Körper oben schwarz behaart, nur die Naht, das Ende und der Seitenrand schmal weissgrau behaart, die graue Längsmittelbinde der Flügeldecken fehlt. Unterseite grösstenteils ebenfalls schwarz, die Vorder- und Mittelbrust, sowie die Seiten der Hinterbrust und das Ende der Abdominalsegmente grauweiss. Beine dunkel, Vorderschenkel unten grau, Mittel- und Hinterschenkel spärlich grau behaart.

1 Männchen aus *Sahara :* Ifan, Bouaké, 20—25. X. 1946, leg. A. Villiers Typus in der Sammlung M. Pic).

Epicauta Kovácsi sp. nov.

Epicauta harrarensis Borchmann in litt.
Epicauta abyssinica Borchmann in litt.
Epicauta meloiformis Pic in litt.

Einfärbig schwarz, schwarz behaart, nur die beiden ersten Fühlerglieder unten oft rötlich, oder selten auch oben heller. Unterkopf, sowie Vorderschienen oben spärlich grau behaart. Ungeflügelt, sehr kurz und breit, einer kleinen Meloë-Art sehr ähnlich. *Kopf* sehr gross und rundlich, oder trapezförmig, Schläfen hinter den Augen erweitert, dann breit abgerundet, der Scheitel hinten nur leicht gerundet. Augen sehr klein und ziemlich flach, Stirn und Scheitel stark gewölbt, Stirn sehr breit. Die Punktierung dicht und grob, fast zusammenfliessend, neben den Fühlerwurzeln am Innenrand der Augen nicht punktiert, mit einer kleinen glänzenden Beule. *Halsschild* breiter als lang, im vorderen Viertel am breitesten, nach hinten gerade leicht verengt, oder sogar parallel, nach vorn plötzlich verjüngt, die Mitte vor der Basis leicht eingedrückt ; äusserst dicht und grob punktiert, schwarz anliegend behaart. *Schildchen* sehr gross und breit, am Ende verrundet, meist vom Halsschild vollkommen bedeckt. *Flügeldecken* an der Basis so breit wie der Kopf, von oben betrachtet nach hinten fast gerade erweitert, kurz und nach hinten stark erweitert, am Ende breit abgerundet, das Ende des Abdomens nicht bedeckend. Grob und sehr dicht, in der Querrichtung etwas zusammenfliessend gekörnelt. Fein und anliegend schwarz behaart. *Fühler* ziemlich dünn und die Mitte des Körpers nicht erreichend, gegen das Ende leicht verdünnt. Das 1. Glied erreicht etwa den Hinterrand der Augen, das 2. fast

kugelig, das 3. das längste, am Ende leicht erweitert, mehr als doppelt so lang wie breit, das 4. schmäler und deutlich kürzer, die folgenden Glieder geichförmig, aber gegen ihr Ende zu allmählich dünner werdend. *Beine* kräftig und ziemlich kurz, Vorderschienen innen goldgelb und bis zum Ende breit behaart, mit zwei gleichspitzigen Enddornen, Mittel- und Hinterschienen gerade, der äussere Enddorn der Hinterschienen dick und schräg abgestutzt, der innere spitzig und dünn. Tarsen ziemlich kurz, auch beim Männchen ohne besondere Kennzeichen. *Unterseite* glänzend, fein und spärlich raspelartig punktiert. Hinterbrust sehr kurz, die Mittelhüften erreichen fast den Vorderrand der Hinterhüften, in der Mitte hinten grubig vertieft. Das letzte Abdominalsegment beim Männchen kaum ausgerandet. — *Länge :* 6,5—18 mm. *Breite :* 2—8 mm.

31 Exemplare aus *Abessinien :* Harrar, leg. Gassner (Holotypus ♂ in der Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums in Budapest, 2 Paratypen im Museum G. Frey und 1 Paratypus in der Sammlung M. Pic), Gara Mulata, leg. Ö. Kovács (15 Paratypen im Museum Budapest und 4 Paratypen im Museum G. Frey), Dire Doua, leg. Ö. Kovács (5 Paratypen im Museum Budapest) und Erer-Tal, leg. Ö. Kovács (3 Paratypen im Museum Budapest).

Ich benenne die Art zum Andenken des in Abessinien verstorbenen ungarischen Afrika-Reisenden und Sammlers, Herrn Ödön Kovács.

Diese Art ist durch ihren ungeflügelten, *Meloë*-ähnlichen Körper und die einfärbig schwarze Behaarung der Oberseite ausgezeichnet. In Afrika gibt es noch mehrere ungeflügelte *Epicauta*-Arten, so z. B. *E. meloiformis* Fairm., welche oben und unten grau behaart ist, weiters *E. brachycera* Wellm. und *E. brevipennis* Haag-R., welche einen roten Scheitel besitzen.

Epicauta velata var. **Corintae** var. nov.

Die Stammform besitzt eine einfärbig grau behaarte Oberseite, während die neue Varietät an der Ober- und Unterseite dicht grau behaart ist ; dazwischen finden sich sehr kleine kahle Stellen, so dass sie wie mit schwarzen Punkten spärlich besetzt erscheint. Aus diesen kleinen, kahlen, schwarzen Punkten erhebt sich je ein aufrechtstehendes, kurzes, dunkelbraunes Härchen.

14 Exemplare aus *Ostafrika :* Lourenço Marques, 20. XII. 1949, leg. G. Veiga Ferreira (1 Paratypus im Museum Dr. Álvaro de Castro in Lourenço Marques), Impaputo, 25. XI. 1949. leg. Maria Corinta Ferreira (Holotypus und 5 Paratypen in der Sammlung des Museums in Lourenço Marques), Sikumba, Maputala (1 Paratypus im Museum G. Frey), Beira (2 Paratypen im Museum G. Frey), Nyassasee (1 Paratypus im Museum G. Frey), Zambesi, Caja, 5. XII. 1910, leg. H. Swale (1 Paratypus im Museum G. Frey) und Deutsch-Ostafrika ohne nähere Angabe des Fundortes (2 Paratypen im Museum G. Frey).

Ich erlaube mir diese Form zu Ehren der Frau Maria Corinta Ferreira (Lourenço Marques) zu benennen.

Epicauta lineata sp. nov. (Borchmann in litt.)

Körper einfärbig schwarz, die drei ersten Fühlerglieder aber rötlich und auch das 4. unten hell. Ober- und Unterseite grau behaart, die Mittellinie des Kopfes und Halsschildes, Seiten, Naht und Ende, sowie je eine Längsmittellinie der Flügeldecken schmal dichter und heller behaart. *Kopf* gross und quer, mit ziemlich flachen und grossen Augen, Schläfen kurz und hinten abgerundet, Scheitel breit gerade, Stirn breit und flach, Clypealsutur kaum eingedrückt, Scheitel hinter dem Hinterrand der Augen leicht abgeflacht. Oberseite dicht und grob punktiert, die Zwischenräume zwischen den Punkten viel kleiner als die Punkte selbst. *Halsschild* kaum schmäler als der Kopf, etwas breiter als lang, Seiten bis zum vorderen Viertel parallel, dann plötzlich verengt. Die Mitte nur vor der Basis schwach eingedrückt. Oberfläche dichter und mehr körnig punktiert als der Kopf. *Flügeldecken* an der Basis etwas breiter als der Kopf, nach hinten leicht erweitert, die Skulptur dicht unregelmässig körnig, ganz matt, die Körnchen ziemlich flach und in der Querrichtung etwas zusammenfliessend. *Fühler* lang und dünn, die Mitte der Flügeldecken aber nicht erreichend, beim Männchen etwas erweitert. Das 2. Glied schmal und doppelt so lang wie breit, das 3. gestreckt und fast doppelt so lang wie das 2., am Ende etwas mehr als 1,5-mal so breit wie an der Basis, das 4. viel kürzer, aber breiter, mit fast parallelen Seiten, das 5. das breiteste, so lang wie das vorletzte, parallel, vom 6. Glied an allmählich schmäler, das Endglied dünn und lang. Die mittleren Glieder abgeflacht. *Beine* kräftig, Schienen lang und fast gerade, sehr dicht und ziemlich lang grau behaart. Das 1. Glied der Vordertarsen beim Männchen lang und etwas erweitert, unten gelb behaart. Der äussere Enddorn der Hinterschienen sehr dick und erweitert, schräg abgestutzt, der innere dünn und zugespitzt. *Unterseite* dicht grauweiss behaart, Hinterbrust lang, fein raspelartig punktiert. — *Länge :* 10—18 mm. *Breite :* 3—5 mm.

28 Exemplare aus *Ostafrika :* Bihawana (Holotypus ♂, Allotypus ♀, sowie 3 Paratypen im Museum Budapest, 9 Paratypen im Museum G. Frey), Pandegani (2 Paratypen im Museum G. Frey und 2 Paratypen im Museum München), Bihawana, Ugogo (1 Paratypus im Museum G. Frey), Pandegani, Ugogo (4 Paratypen im Museum München), Madibiri (1 Paratypus im Museum G. Frey), Tanganyika (4 Paratypen im Museum München) und Ostafrika, ohne nähere Angabe des Fundortes (1 Paratypus im Belgischen Congo Museum).

Unter den afrikanischen *Epicauta*-Arten durch den schwarzen Kopf, die graue Behaarung, die weisse Mittellinie der Flügeldecken und schliesslich durch die Fühlerform leicht erkenntlich. Nächst verwandt mit *E. velata* Gerst., *E. limbatipennis* Pic, *E. nigrilabris* Pic, *E. villosa* F. und *E. grandiceps* Haag-R.; diese Arten besitzen aber eine einfärbig behaarte Flügeldeckenscheibe.

Epicauta moesta nyansana ssp. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch den abweichenden roten Fleck an den Schläfen hinter den Augen, welcher bei der neuen Subspezies bis zum Hinterrand der Augen reicht, den ganzen Hinterrand einnimmt und auch unten viel grösser ist. Die Skulptur erscheint am roten Untergrund fein und spärlich, nur mit einzelnen feinen Punkten besetzt, an den schwarzen Stellen ist der Untergrund aber sehr dicht und fein punktiert. Die Behaarung der Unterseite von jener der Stammform ebenfalls abweichend, da das Ende der Abdominalsegmente, weiters die Seiten und die Unterseite des Halsschildes, sowie die Seiten der Hinterbrust grauweiss behaart sind. — *Länge :* 9—18 mm.

3 Exemplare aus *Ostafrika :* Kigirana (Holotypus im Museum Budapest), Victoria Nyansa, Ukerewe (1 Paratypus im Museum München) und Urundi, Kitega, VII—VIII. 1934, leg. Lefèvre (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum).

Epicauta moesta Basilewskyi ssp. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die abweichende Skulptur und Behaarung. Kopf an den roten Stellen der Schläfen viel dichter und feiner punktiert als bei der Stammform, der rote Fleck erreicht den Rand der Augen nicht, ausserdem sind der Hinterrand der Abdominalsegmente, die Seiten des Halsschildes, der Mittel- und Hinterbrust weissgrau. — *Länge :* 9—14 mm.

257 Exemplare aus *Belgisch Kongo :* Bas-Kongo, Mayidi, 1945, leg. Rév. P. Van Eyen (Holotypus ♂, Allotypus ♀ und 252 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Kongo, Kisantu (1 Paratypus im Museum G. Frey), Bas-Kongo, Kisantu, 1945, leg. Rév. P. Van Eyen (2 Paratypen im Belgischen Kongo Museum).

Ich benenne diese neue Subspezies zu Ehren des Herrn P. Basilewsky, des Leiters der Entomologischen Abteilung des Belgischen Kongo Museums in Tervuren.

Epicauta designata Pér. (Kaszab nov. comb.)

Cantharis brevipennis Haag-R. var. *designata* Péringuey : Descr. Catal. Col. South Afr., 1909, p. 261.

Diese von Péringuey zuerst als var. *albolineata* Pér. beschriebene und später in var. *designata* Pér. abgeänderte Form aus Ost- und Südafrika gehört nach meinen Untersuchungen einer besonderen Art an, welche von der Haag—Rutenberg'schen *E. brevipennis* Haag—R. konstant abweicht. *E. brevipennis* Haag—R. ist ungeflügelt, weshalb ihr Körper und besonders die Hinterbrust

stark verkürzt erscheint ; weiters ist der Kopf nur am Scheitel und in der Mitte der Stirn mit je einem sehr kleinen roten Fleck geziert, während er bei *E. designata* Pér. fast ganz rot ist, nur die Stirn besitzt einen grossen schwarzen Fleck, welcher fast immer den Innenrand der Augen erreicht. Die Péringuey'sche Art ist dagegen geflügelt und besitzt eine lange Hinterbrust. Die Stammform aus Angola und Rhodesien besitzt an der Oberseite eine dunkelbraune Behaarung, nur die Seiten des Halsschildes, die schmale Mittellinie, weiters die Naht, das Ende und der Seitenrand, sowie eine scharfe, aber schmale Längsmittelbinde der Flügeldecken sind weissgrau behaart.

Die kurze Beschreibung von *E. cinctifrons* Mars. aus Angola passt ziemlich gut auf unsere Art. Da ich aber kein authentisches Exemplar untersuchen konnte, belasse ich diese Form vorläufig unter dem Namen *E. designata* Pér.

Epicauta designata ab. Ertli ab. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die einfärbig graue Behaarung der Ober- und Unterseite ; der Seitenrand, das Ende, die Naht, sowie je eine Längsmittelbinde der Flügeldecken sind aber schmal dichter weiss und erscheinen heller.

30 Examplare aus *Ostafrika :* Ufipa plateau (Holotypus im Museum Budapest, 1 Paratypus im Museum G. Frey und 1 Paratypus im Museum München), Umbugwe (1 Paratypus im Museum G. Frey), Toha, Uhehe (1 Paratypus im Museum G. Frey), Madibira (3 Paratypen im Museum München), Zimba (1 Paratypus im Museum München), Uhehe (1 Paratypus im Museum München), Deutsch Ostafrika ohne nähere Angabe (1 Paratypus im Museum G. Frey), *Süd-Rhodesien :* Salisbury (1 Paratypus im Museum München), *Angola :* Kakonda (1 Paratypus im Museum Budapest und 6 Paratypen im Museum München), Gambas (1 Paratypus im Museum München), Ovampoland, 1890—1891, leg. Eriksson (1 Paratypus im Museum Cape Town), *Belgisch Kongo :* Katanga, Kakyelo, 1—9. IX. 1930, leg. G. F. de Witte (1 Paratypus im Belgischen Congo Museum), Lulua, Muteba, XI. 1931, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus im Belgischen Congo Museum), Lusaka, Baudouinville, 1937, leg. R. P. Debbeaudt (2 Paratypen im Belgischen Congo Museum), Lulua, Sandoa, XI. 1931, leg. G. F. Overlaet (4 Paratypen im Belgischen Congo Museum) und Congo ohne nähere Angabe (1 Paratypus in der Sammlung M. Pic).

Epicauta designata ab. Péringueyi ab. nov.

Cantharis brevipennis Pér. nec Haag—R.: Péringuey's Descr. Catal. Col. South Afr., 1909, p. 261.

Halsschild und Flügeldecken einfärbig dunkelbraun behaart, nur die Seiten der Flügeldecken schmal grau, Seiten des Halsschildes aber heller behaart. Die graue Längsmittelbinde der Flügeldecken fehlt.

17 Exemplare aus *Rhodesien :* Shilouvane, XI. 1903, leg. Rev. Junod (Holotypus im Museum Budapest), Salisbury, Mashonaland, XI. 1899, leg. G. A. K. Marshall (2 Paratypen im Transvaal Museum und 3 Paratypen im British Museum), Chickowache, Diagnault (1 Paratypus im Museum Cape Town, von Péringuey selbst als *E. brevipennis* Haag—R. bestimmt), Salisbury (1 Paratypus im Museum München), *Transvaal :* Letaba, XII. 1947, leg. J. Stein (2 Paratypen im Transvaal Museum und 1 Paratypus im Museum Budapest), *Natal :* Frere, 1892, leg. G. A. K. Marshall (je ein Paratypus im British Museum und im Museum Cape Town, von Péringuey als *E. brevipennis* Haag—R. bestimmt), Estcourt, II. 1893, leg. G. A. K. Marshall (3 Paratypen im British Museum) und Delagoa (1 Paratypus in der Sammlung M. Pic).

Ich benenne diese Form dem Andenken des verdienstvollen Entomologen L. Péringuey, der die südafrikanische Fauna als erster in Bestimmungstabellen zu bearbeiten versuchte.

Epicauta designata ab. **Breyeri** ab. nov.

Halsschild und Flügeldecken einfärbig hell grau behaart, Seiten und Ende der Flügeldecken nur wenig hell behaart.

6 Exemplare aus *Rhodesien :* Matlapitsi, I. 1911, leg. H. G. Breyer (Holotypus im Transvaal Museum), Maun, Kalahari, 18. V.—VI. 1930, leg. Vernay — Lang Kalahari Exped. (1 Paratypus im Transvaal Museum) und *Südwestafrika :* Okahandja, 1—12. I. 1928 ; 3—9. II. 1928, leg. R. E. Turner (4 Paratypen im British Museum).

Epicauta subrufocincta Pic

Lytta (Epicauta) bilineata Haag—R. var. *subrufocincta* Pic : Rev. Zool. Afr., 3. 1913—1914 (1913), p. 164.

Ich hatte Gelegenheit die Type dieser Form zu untersuchen, welche in der Sammlung des Belgischen Kongo Museums in Tervuren aufbewahrt ist. Die Untersuchung der Type ergab nun, dass sie eine von *E. bilineata* Haag—R. spezifisch verschiedene Art darstellt. Sie ist äusserlich *E. designata* Pér. sehr ähnlich, aber die Fühlerform des Männchens und die Grundfarbe des Flügeldeckenseitenrandes sind abweichend. Das 2. und 3. Fühlerglied sind schmal und langgestreckt, das 3. ist mehr als doppelt so lang wie das 2. und mehr als dreimal so lang wie am Ende breit ; beim Männchen die Fühler vom 4. Glied an erweitert und flach, das 4. wenig, das 5. mehr breiter als das 3. und deutlich kürzer, vom 6. Glied an wieder dünner und allmählich schmäler, zylindrisch. Kopf ebenfalls rot wie bei *E. designata* Pér., die Stirn mit einem grossen schwarzen Fleck. *E. bilineata* Haag—R. besitzt am Kopf nur rote Schläfen, ausserdem sind die

Fühler vollkommen abweichend, beim Männchen vom 5. Glied an bis zur Spitze gleichbreit, die Grundfarbe der Seiten der Flügeldecken ist nicht heller und die helle Behaarung erscheint dunkelgrau.

Epicauta rufotrimaculata sp. nov.

Körper schwarz, Kopf ebenfalls schwarz, Scheitel und Unterkopf, sowie ein grosser, rundlicher Fleck in der Mitte der Stirn zwischen den Augen rötlich, die glänzenden Beulen aber neben den Fühlerwurzeln und die Innenseite der Augen breit schwarz. Fühler ebenfalls schwarz, die drei ersten Basalglieder jedoch mehr-weniger rötlich. Kopf graubraun behaart, Halsschild und Flügeldecken braun, Seiten und Mittellinie des Halsschildes, sowie die Naht, das Ende und der Seitenrand, sowie eine schmale Lägsmittelbinde der Flügeldecken weiss behaart. Unterseite und Beine einfärbig grau, das Ende der Schenkel und Schienen jedoch, so wie die Tarsen dunkel. *Kopf* stark gewölbt und rundlich, Schläfen ziemlich lang und parallel, hinten abgerundet, Scheitel in der Mitte gerade, Stirn gewölbt, Clypealsutur leicht eingedrückt. Sehr dicht und fein, an den Schläfen stärker, aber sehr spärlich punktiert. *Halsschild* schmäler als der Kopf, deutlich breiter als lang, im vorderen Drittel am breitesten, nach hinten gerade, etwas verengt, die Mittellinie nur hinten vor der Basis stärker eingedrückt. Dicht und fein punktiert, matt. *Flügeldecken* an den Schultern deutlich breiter als der Kopf, nach hinten leicht erweitert, äusserst fein und dicht, körnchenartig skulptiert, matt. *Fühler* beim Männchen abgeflacht und etwas erweitert, bis zu den Mittelhüften reichend. Die drei Basalglieder sind dünn, vom 4. Glied an dicker, das 6. Glied das breiteste, gegen das Ende zu werden die folgenden Glieder kaum schmäler. Das 2. Glied etwas mehr als 1,5-mal so lang wie breit, das 3. dünn und langgestreckt, doppelt so lang wie das 2., das 4. kürzer, aber deutlich breiter, fast doppelt so lang wie breit, das 5. kürzer und breiter, das 6. noch breiter und kürzer, kaum länger als breit, die folgenden Glieder gleichlang und bis zum Ende ein wenig verschmälert, das Endglied langoval. *Beine* kräftig, Hinterschienen mit einem dicken und langen, am Ende schräg abgestutzten äusseren Enddorn, der innere etwas kürzer und zugespitzt. Tarsen dünn und lang, das 1. Glied der Vordertarsen beim Männchen lang und einfach leicht erweitert. *Unterseite* sehr dicht und ziemlich grob raspelartig punktiert. — *Länge :* 8—11 mm. *Breite :* 3,2—4 mm.

11 Exemplare aus *Ostafrika :* Tosa, Uhehe (Holo- und Allotypus im Museum Budapest, 1 Paratypus im Museum G. F r e y und 5 Paratypen im Museum München), Kpangsve (2 Paratypen im Museum Budapest und im Museum G. F r e y) und Iringa (1 Paratypus im Museum München).

Diese Art steht *E. designata* Pér. sehr nahe und zeigt zahlreiche ähnliche Merkmale, doch sind die Fühler bei beiden Arten abweichend ; weiters ist der Kopf der neuen Art vorne nicht in seiner ganzen Breite rötlich, sondern die

Stirn ist in der Mitte mit einem grossen roten Fleck versehen und die Innenränder der Augen, sowie die glänzenden Beulen neben den Fühlerwurzeln erscheinen schwarz.

Epicauta Kulzeri sp. nov.

Körper schwarz, Kopf ebenfalls schwarz, der Scheitel hinter den Augen aber breit rötlich, der Unterkopf schwarz; in der Mitte der Stirn zwischen den Augen befindet sich ein kleiner, erloschener, roter Fleck. Fühler schwarz, die 2—3 Basalglieder aber unten rötlich. Oberseite schwarz behaart, die Mittellinie des Kopfes und des Halsschildes, weiters die Innenseite der Augen, der Clypeus und Unterkopf, sowie die Seiten des Halsschildes, Seiten, Ende, Naht und je eine schmale Längsmittelbinde der Flügeldecken weiss behaart. Unterseite einfärbig grau, Beine ebenfalls grau behaart, das Ende der Schenkel, sowie die Unterseite der Vorder- und Mittelschienen, weiters die Tarsen zum grössten Teil schwarz behaart. *Kopf* gross und quer, mit langen, nach hinten erweiterten Schläfen, Scheitel hinten gerade, oder in der Mitte leicht geteilt. Stirn sehr breit und gewölbt, neben den Fühlerwurzeln mit je einer glänzenden Beule. Oberfläche äusserst dicht und ziemlich fein punktiert, die Schläfen jedoch nur mit einzelnen feinen Punkten. *Halsschild* schmäler als der Kopf, etwas breiter als lang, bis zum vorderen Viertel parallel, die Mittellinie nur hinten an der Basis leicht eingedrückt, ebenso fein und dicht punktiert wie die Stirn. *Flügeldecken* an den stark vortretenden Schultern breiter als der Kopf, von oben betrachtet hinten kaum erweitert, äusserst fein und dicht körnchenartig skulptiert, matt. *Fühler* beim Männchen vom 4. Glied an erweitert, die drei ersten Glieder dünn und lang, die Mitte des Körpers nicht erreichend. Das 2. Glied doppelt so lang wie breit, das 3. doppelt so lang wie das 2. und auch am Ende nicht breiter, das 4. lang trapezförmig, am Ende etwa 1,5-mal so breit wie das 3., abgeflacht, vom 5. Glied an sind die Glieder parallel, das 5. und 6. gleichlang und gleichbreit, so breit wie lang, vom 7. Glied an allmählich leicht verschmälert, das 9. etwas länger als breit, das 10. deutlich länger als breit, das Endglied dünn, doppelt so lang wie breit. Beim Weibchen sind die Fühler viel weniger erweitert und nicht so stark abgeflacht, auch die mittleren Glieder sind länger als breit. *Beine* ohne besondere Kennzeichen. Vorderschienen innen in der Nähe ihrer Basis etwas ausgeschnitten, das 1. Glied der Vordertarsen beim Männchen deutlich erweitert und unten flach, das 1. Glied der Mittel- und Hintertarsen lang und dünn. *Unterseite* fein raspelartig und spärlich punktiert, dazwischen glatt. Letztes Abdominalsegment beim Männchen am Ende nur einfach ausgeschnitten. — *Länge:* 10—18 mm. *Breite:* 4,2—6 mm.

76 Exemplare aus *Ostafrika:* Tanganyika, Kigonsera (Holo- und Allotypus, sowie 2 Paratypen im Museum Budapest, 3 Paratypen im Museum G. Frey und 14 Paratypen im Museum München), Kigonsera, 1949, leg. Hartl (9 Paratypen im Museum G. Frey), Ungoni (1 Paratypus im Museum

G. Frey), Tschinsenda, XII. 1911 (1 Paratypus im Museum Budapest), Peramiho (1 Paratypus im Museum Budapest und 3 Paratypen im Museum München), Ugano, wsw. von Songea, Matengo Hochland, 11—31. XII. 1935, 1500—1700 m, leg. H. Zerny (18 Paratypen im Museum Wien, davon 2 Exemplare jetzt im Museum Budapest), Nyassaland (10 Paratypen im British Museum), Nyassaland, Zomba, XI. 1913, leg. H. S. Stannus (10 Paratypen im British Museum), Zomba, 3000 ft, 12—15. II. 1910, leg. S. A. Neave (1 Paratypus im British Museum) und *Nordwest-Rhodesien* (1 Paratypus in der Sammlung M. Pic).

Ich erlaube mir diese neue Art zu Ehren meines lieben Kollegen, Herrn Hans Kulzer (München) zu benennen.

Die Art ist *E. albovittata* Gestro in der Behaarung und Färbung sehr ähnlich, unterscheidet sich aber von ihr durch die roten Schläfen und die vollkommen abweichende Fühlerform beim Männchen.

Epicauta bioculata sp. nov.

Körper schwarz, die drei ersten Fühlerglieder unten rötlich, ausserdem der Scheitel hinter den Augen, sowie die glänzenden Beulen neben den Fühlerwurzeln beiderseits rötlich. Die Behaarung der Oberseite anliegend schwarz, die Mittellinie des Kopfes, des Halsschildes und Schildchens, die Innenseite der Augen, die Seiten des Halsschildes, weiters die Seiten der Flügeldecken vorne sehr breit, hinten schmäler, das Ende schmal, die Naht äusserst schmal und je eine scharfe Längsmittelbinde weiss behaart. Unterseite und Beine grauweiss, die Basis der Abdominalsegmente jedoch dunkel, ein Streifen an den Mittel- und Hinterschenkeln, weiters die Unterseite der Schienen und die Seiten der Tarsen ebenfalls dunkel. *Kopf* gross und quer, Schläfen lang und parallel, hinten breit abgerundet, Scheitel gerade abgestutzt, Stirn breit, die glänzenden Beulen neben den Fühlerwurzeln gross und rundlich. Oberfläche sehr dicht und grob, Schläfen jedoch nur einzeln grob punktiert. *Halsschild* schmäler als der Kopf, etwas länger als breit, bis zum vorderen Drittel parallel, die Mittellinie vorne sehr schwach, hinten vor der Basis stärker breit eingedrückt. Ebenso skulptiert wie die Stirn. *Flügeldecken* mit breit abgerundeten Schultern, an den Schultern breiter als der Kopf, nach hinten erweitert. Sehr dicht und fein körnchenartig skulptiert, matt. *Fühler* dick und lang, die Mitte des Körpers fast erreichend, beim Männchen von der Basis bis zum letzten Glied allmählich leicht erweitert, an der Basis des letzten Gliedes am breitesten. Das 2. Glied kaum merklich länger als breit, das 3. etwas mehr als doppelt so lang wie das 2., das 4. Glied kürzer als das 3., kaum merklich breiter als das 3., etwa 1,5-mal so lang wie breit, die folgenden Glieder werden kaum merklich breiter, das 8. Glied quadratisch, zwischen dem 10. und Endglied ist beim Männchen keine scharfe Grenze vorhanden, sie erscheinen wie ein einziges sehr grosses Glied, das letzte Glied ist oben vollkommen abgeflacht, doppelt so lang wie das 10., am Ende zugespitzt, innen gerade, aussen etwas gekrümmt.

Beine beim Männchen ohne besondere Kennzeichen. Das 1. Glied der Vordertarsen beim Männchen nicht erweitert. *Unterseite* dicht mit raspelartigen Punkten besetzt, dazwischen glatt, das letzte Abdominalsegment beim Männchen kaum ausgerandet. — *Länge :* 9—17 mm. *Breite :* 3,5—6,8 mm.

13 Exemplare aus *Kamerun :* Joko (Holo- und Allotypus, sowie 1 Paratypus im Museum Budapest, 7 Paratypen im Museum G. Frey und 1 Paratypus im Museum München), Kamerun, Ngpwdar (1 Paratypus im British Museum), Kamerun, Dengdeng, 16. IV. 1914 (1 Paratypus im British Museum) und Kunde-Bassum, 3. V. 1914 (1 Paratypus im British Museum).

Diese Art steht *E. Kulzeri* sp. nov. sehr nahe, besitzt ähnliche Behaarung der Ober- und Unterseite ; der Kopf ist aber anders gefärbt und auch die Fühler des Männchens sind vollkommen abweichend gebaut.

Epicauta bioculata luluana ssp. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die einfärbig grauweiss behaarte Unterseite, das ebenfalls einfärbig fein hell behaarte Abdomen und die nicht dunkle Basis der Segmente. Halsschild etwas länger als bei der Stammform. — *Länge :* 9—16 mm.

167 Exemplare aus *Belgisch Kongo :* Lulua, Sandoa, X. 1931., 15. X. 1931., XII. 1931., leg. G. F. Overlaet (Holo-, Allo- und 41 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Lulua, Kapanga, X. 1933, leg. G. F. Overlaet (57 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Lulua, Muteba, XI. 1931, leg. G. F. Overlaet (7 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Lulua, Kabomba, XI. 1937, leg. Vanderstrichelen (27 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Lulua, Luashi, III. 1936., XI. 1938, leg F. Freyne (5 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Lulua, Tschibamba, XI. 1933, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Lulua, Kafakumba, XII. 1932, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Lulua, R. Kalani, 14. X. 1933, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Kanlama, 1931, leg. R. Massart (9 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Lulua, R. Lushishi, 19. X. 1933, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Lomami, Mwene Ditu, leg. Doutrelepont (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Ubangi, Karawa, 1937, leg. Rev. Wallen (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Luashi, Source Lubilash, XI. 1937, leg. F. Freyne (2 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Luashi, Lukoshi-Luco, XI. 1937, leg. F. Freyne (3 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Elisabethville, 1935, leg. Dr. Richard (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Bas-Kongo, XI. 1935. leg. J. Ghesquiere (1 Paratypus im Belgischen Kongo Museum), Bas-Kongo, Mayidi, 1942, leg. Rév. P. van Eyen (4 Paratypen im Belgischen Kongo Museum), Upemba, Mabwe, 585 m, 27—30. XI. 1948, leg. G. F. de

Witte (1 Paratypus in der Sammlung des Inst. Parcs Nat. Kongo Belge) und *Angola :* Nordost-Lunda Distr., Muita, Luembe, V—VII. 1948, leg. M. de Petchkowsky (1 Paratypus im Museum Budapest).

Epicauta bioculata luluana ab. kapangana ab. nov.

Unterscheidet sich von ssp. *luluana* ssp. nov. durch die fehlende mittlere Längsbinde der Flügeldecken. Unterseite mit der der ssp. *luluana* ssp. nov. übereinstimmend.

76 Exemplare in der Sammlung des Belgischen Kongo Museums aus *Belgisch Kongo :* Lulua, Sandoa, X—XI. 1931, leg. G. F. Overlaet (Holo- und Allotypus, sowie 13 Paratypen), Lulua, Kapanga, III. 1933., X. 1933., XII. 1933, leg. G. F. Overlaet (13 Paratypen), Lulua, Kabomba, XI. 1937, leg. Vanderstrichelen (11 Paratypen), Lulua, Luashi, 1936., XI. 1938, leg. F. Freyne (8 Paratypen), Lulua, R. Kapelekese, 18. IX. 1933, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus), Kaniama, 1931, leg. R. Massart (1 Paratypus), Lomami, Mwene Ditu, leg. Doutrelepont (1 Paratypus), Malonga, X. 1937, leg. F. Freyne (2 Paratypen), Lusaka, Baudouinville, 1937, leg. R. P. Debbaudt (1 Paratypus), Kigoma, 27, IX. 1938, leg. Hendrickx (1 Paratypus), Katanga, Luashi, Source Lubilash, XI. 1937, leg. F. Freyne (2 Paratypen), Luashi, Lukoshi-Luco, XI. 1937, leg. F. Freyne (7 Paratypen), Urundi, Kitega, VII. 1935, leg. P. Lefèvre (4 Paratypen), Dilolo, IX—X. 1933, leg. H. De Seager (6 Paratypen) und Elisabethville, XI. 1938, leg. H. J. Brédo (1 Paratypus).

Epicauta bioculata de Wittei ssp. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die abweichende Behaarung der Ober- und Unterseite, abweichende Skulptur und Fühlerform. Oberseite schwarz und sehr fein behaart, nur die Seiten des Halsschildes und der ganz schmale Rand der Flügeldecken weissgrau behaart, die Naht dunkel, höchstens das Schildchen am Ende und die Naht vorne mit wenigen hellen Haaren besetzt. Unterseite einfach schwach grau behaart, das Abdomen dunkel, aber am Ende jedes Segments hell behaart. Beine grösstenteils mit dunklen Haaren, eine obere und untere Schenkellinie, sowie die Schienen am äusseren Rand hell behaart. Fühler am Ende allmählich stärker verdickt, die vorletzten Glieder quadratisch und ziemlich flach. Halsschild so breit wie lang, äusserst dicht und fein punktiert. — *Länge :* 12—13,5 mm.

17 Exemplare aus der Sammlung des Inst. Parcs Nationaux du Congo Belge aus *Belgisch Kongo :* Upemba, Kankunda, 1700 m, 13—19. XI. 1947, (3 Paratypen), 19—24. XI. 1947 (Holo-, Allo- und 9 Paratypen), 22—24. XI.

1947 (2 Paratypen), leg. G. F. de Witte und Katekes, affl. Lufira, 950 m, 23. XI.—5. XII. 1947, leg. G. F. de Witte (1 Paratypus).

Zu Ehren des Herrn G. F. de Witte, des Leiters der Belgischen Congo-Expedition benannt.

Epicauta bioculata intermedia ssp. nov.

Steht ssp. *de Wittei* ssp. nov. nahe, besitzt aber beim Männchen schlankere Fühler, bei welchen die vorletzten Glieder merklich länger als breit und ausserdem auch noch gewölbter sind. Die Behaarung der Unterseite auch am Abdomen mehr grau, bei den meisten Exemplaren einfach grau behaart, nur das Ende der Segmente viel dichter; selten sind die Abdominalsegmente vorwiegend mit dunklen Haaren besetzt, dazwischen aber auch graue Haare untermischt, das Ende der Segmente grauweiss. Halsschild kürzer und gewölbter. Ssp. *elgonensis* ssp. nov. sieht ebenfalls sehr ähnlich aus, sie besitzt aber noch gestrecktere Fühler und einen kürzeren Halsschild. Ssp. *luluana* ssp. nov. steht ebenfalls nahe, besitzt aber an der Oberseite der Flügeldecken je eine Längsmittellinie *(forma typica)*, oder ist ohne solche (ab. *kapangana* ab. nov.), im letzteren Falle sind aber die Fühler weniger kräftig und der Seitenrand der Flügeldecken schmäler weissgrau behaart. — *Länge:* 9—14 mm.

12 Exemplare aus *Nordwest-Rhodesien:* Solwezi District, 26° 20' E, 12° 10' S, 10. XI. 1916, leg. H. C. Dollman (1 Paratypus im British Museum), Kalilele, 15. XI. 1916, leg. H. C. Dollman (Holo-, Allo- und 3 Paratypen), 150—200 miles W. of Kambove, 3500—4500 ft, 20—31. X. 1907, leg. A. S. Neave (6 Paratypen im British Museum).

Epicauta bioculata Hajekae ssp. nov.

Behaarung und Form wie bei ssp. *intermedia* ssp. nov., das Abdomen aber dunkel und nur das Ende der Segmente weissgrau behaart, Flügeldecken nur an den Seiten weisslich behaart, die Naht und das Ende schwarz. Fühler gestreckt, die vorletzten Glieder auch beim Männchen bedeutend länger als breit. Der rote Fleck hinter den Augen kleiner, die schwarze Farbe umfasst auch die Innenseite des Hinterrandes der Augen, die beiden rötlichen Flecke neben den Fühlerwurzeln erreichen den Innenrand der Augen nicht, sie sind klein, der Innenrand der Augen schwarz gesäumt. — *Länge:* 9,8—13,5 mm.

4 Exemplare aus *Port. Westafrika:* Garenganze (Holo-, Allo- und 2 Paratypen im British Museum).

Zu Ehren der Kollegin Christine M. F. von Hajek in British Museum (London) benannt.

Epicauta bioculata quadrioculata ssp. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die bedeutend kürzere Gestalt, den breiteren und kürzeren, fast kugeligen Halsschild, den flacheren Kopf und besonders durch die einfärbig dunkle Behaarung der Ober- und Unterseite. Nur die Seiten des Halsschildes, sowie der Seitenrand der Flügeldecken sind sehr schmal, die Vorderhüften und die Ränder der Mittel- und Hinterhüften, Coxen, weiters das Ende der Abdominalsegmente grau. Beine ganz dunkel behaart. — *Länge :* 11,8 mm.

1 Weibchen aus *Angola :* Kalulembe, XII. 1932, leg. Miss. sc. suisse (Monotypus im Museum G. F r e y).

Epicauta bioculata elgonensis ssp. nov.

Von der Stammform unterscheidet sich die neue Unterart durch die fehlende graue Längsmittelbinde der Flügeldecken, die dunkle Naht und die Mitte des Kopfes und Halsschildes. Fühler schlank, die vorletzten Glieder deutlich länger als breit. Im übrigen stimmt sie mit der Stammform überein, nur der Halsschild ist etwas kürzer und breiter. — *Länge :* 11—14 mm.

9 Exemplare aus *Uganda :* Mt. Elgon, 1700 m, leg. L o v é n (Holotypus im Museum Budapest), S. foot & slopes of Mt. Elgon, 5100—5800 ft, 8—13. VI. 1911, leg. S. A. N e a v e (1 Paratypus im British Museum), Nandi Plateau (some Forest), 5700—6200 ft, 30. V.—4. VI. 1911, leg. S. A. N e a v e (Allotypus ♀ im British Museum), Nasisi Hills, 20 miles N. of Mumias, 4800 ft, 14—15. VI. 1911, leg. S. A. N e a v e (2 Paratypen im British Museum), Valley of Upper Nzoia R., N. Kavirondo, 5100—5400 ft, 5—7. VI. 1911, leg. S. A. N e a v e (3 Paratypen im British Museum) und Tiriki, N. Kavirondo, 5200 ft, 20. V. 1911, leg. S. A. N e a v e (1 Paratypus im British Museum).

Epicauta strigida Kochi ssp. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die abweichende Grundfarbe der Flügeldecken, sowie durch die Behaarung der Ober- und Unterseite. Körper braunschwarz, das Ende der Flügeldecken breit erloschen heller braun, Kopf rot mit einem schwarzen Fleck auf der Stirn, Fühlerbasis unten rötlich. Die helle Behaarung der Ober- und Unterseite dunkelbraun, Seiten des Halsschildes spärlich gelb, die Mittellinie schmal und dicht gelb, die Seiten der Flügeldecken, die Naht und das Ende, sowie je eine schmale Längsbinde dicht und länger gelb behaart. Neben dem Seitenrand und am Ende ist die Grundbehaarung breit etwas dunkler gelb und ausserdem ist zwischen der Mittellinie und dem Seitenrand der Flügeldecken die dunkle Grundbehaarung mit einigen feinen gelben Härchen untermischt. Unterseite einfach gelb behaart, Beine dunkel, Oberseite der Vorderbeine, sowie Basis der Schenkel und Schienen aber spärlich gelb behaart. — *Länge :* 14 mm.

2 Exemplare aus *Belgisch Kongo :* Lodja, 14. IX. 1932., 25. IX. 1932, leg. V. Creppe (Holotypus ♂ im Museum Budapest und Allotypus ♀ im Museum G. Frey in München).

Epicauta strigida interna ssp. nov.

Stimmt mit der Stammform im allgemeinen überein, die Behaarung der Oberseite ist aber abweichend. Seiten des Halsschildes und Mittellinie breit grau, die Scheibe beiderseits aber dunkel behaart. Flügeldecken mit gelbgrauer, selten mit gelber Längsmittelbinde, Naht und Seitenrand ebenfalls heller, dichter behaart, die Grundbehaarung schwarz, aber das Ende breit grau behaart, vorne neben den Schultern und die Umgebung der Längsmittelbinde an der Basis ebenfalls grau, zwischen Längsmittelbinde und Seitenrand ist die schwarze Grundbehaarung mit grauen Härchen untermischt, die Grundbehaarung zwischen Naht und Mittellinie bei den meisten Exemplaren jedoch einfärbig dunkel. — *Länge :* 10—19 mm.

135 Exemplare in der Sammlung des Belgischen Congo Museums aus *Belgisch Kongo :* Lulua, Sandoa, 15. X. 1931, leg. G. F. Overlaet (Holo- und Allotypus, sowie 83 Paratypen), Kaniama, 1931, leg. R. Massart (25 Paratypen), Tang. Moero, Niunzu, 1935, leg. H. De Saeger (1 Paratypus), Luluabourg, 3. VIII. 1935, leg. Mme Gillardin (1 Paratypus), Luluabourg, Katoka, 1939, leg. R. P. N. Vankerckhoven (2 Paratypen), Kasai, Ipamu, 1937, leg. R. Soeur Imelda (2 Paratypen), Mitwaba, Manono, 1947, leg. Tazieff, coll. P. Basilewsky (1 Paratypus), Lulua, Tshibalaka, 9. XI. 1933, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus), Maniema, 1936, leg. P. Henrard (1 Paratypus), Elisabethville, 1935, leg. Dr. Richard (10 Paratypen), Lulua, R. Kalami, X. 1933, leg. G. F. Overlaet (3 Paratypen), Lomami, Mwene-Ditu, leg. Doutrelepont (1 Paratypus), Lulua, R. Luisa, X. 1933, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus), Lulua, R. Kapelekese, 14. IX. 1933, leg. G. F. Overlaet (1 Paratypus) und 1 Exemplar im Museum G. Frey aus Ed. Luja, Kondué (Paratypus), sowie 1 Exemplar in der Sammlung M. Pic aus Sankuru Nord, IV. 1925, leg. Lt. J. Ghesquiere (Paratypus).

Es gibt Lokalitäten, an welchen Übergangsformen zwischen *E. strigida* Mars. *forma typica* und ssp. *interna* ssp. nov. vorkommen. Bei diesen Tieren sind die Flügeldecken nur am Ende und neben dem Seitenrand fein grau behaart, im übrigen stimmen sie mit der Stammform überein. Zu dieser Übergangsform gehört eine grössere Serie (116 Exemplare) aus Lulua : Kapanga, X. 1933, leg. G. F. Overlaet (im Belgischen Congo Museum) und (5 Exemplare) aus Kasai, Tshibalaka, 1949, leg. Zusters van Heule (im Belgischen Congo Museum).

Epicauta strigida katangana ssp. nov.

Unterscheidet sich von der Stammform durch die abweichende Behaarung der Ober- und Unterseite, sowie durch den mehr gewölbten und breiteren Kopf. Kopf sehr fein und spärlich, anliegend grau behaart, Halsschild und Flügeldecken ebenfalls mit grauer Grundbehaarung, mit dichter ockergelber, oder graugelber Mittellinie und spärlich gelb behaarten Seiten, Flügeldecken in der Mitte in der Querrichtung erloschen breit dunkel behaart, dazwischen sind aber auch einige graue Härchen vorhanden. Naht, Ende und Seitenrand, sowie je eine Mittellinie sehr dicht ockergelb oder graugelb, Unterseite grau, das Ende der Abdominalsegmente aber breit gelb behaart. — *Länge :* 11,5—18 mm.

2 Exemplare aus *Belgisch Kongo :* Kinda, Katanga (Holotypus ♂ im Museum G. Frey, Allotypus ♀ im Museum Budapest) und 47 Exemplare in der Sammlung des Belgischen Congo Museums aus Katanga, Luashi, XII. 1933, leg. F. Freyne (3 Paratypen), Kafakumba, XI. 1933, XII. 1933, leg. G. F. Overlaet (19 Paratypen), Dilolo, IX—X. 1933, leg. H. De Saeger (7 Paratypen), Luashi, Lucoshi-Luco, XI. 1937, leg. F. Freyne (10 Paratypen), Lulua, Luashi, XI. 1938, leg. F. Freyne (8 Paratypen), weiters 4 Exemplare aus der Sammlung des Inst. Parcs Nat. Congo Belge aus Upemba : Kasvabilenga, 700 m, 16. X. 1947, leg. G. F. de Witte (2 Paratypen), Kankunda, 1300 m, 19—24. XI. 1947, leg. G. F. de Witte (2 Paratypen) und 8 Exemplare aus dem British Museum aus S. E. Katanga, 13. XII. 1907, leg. S. A. Neave (2 Paratypen) und 150—200 miles W. of Kambowe, 3500—4500 ft, 12—25. X. 1907, leg. S. A. Neave (6 Paratypen).

Epicauta lindiana lorata ssp. nov.

Körper schwarz, Kopf rot, aber Epistom und Oberlippe dunkel, Flügeldecken schmutzig gelbbraun, die beiden ersten Fühlerglieder unten rötlich. Ober- und Unterseite dunkel behaart, die Mittellinie des Kopfes hinten am Scheitel, die des Halsschildes und Schildchens, weiters die Seiten des Halsschildes, die Naht, die Seiten und das Ende, sowie je eine schmale Längsmittelbinde der Flügeldecken weiss behaart, ausserdem die Oberseite der Vorderschienen, die Unterseite der Mittel- und Hinterschenkel, sowie eine Längsbinde der Mittelschenkel, die Basis der Mittel- und Hinterschenkel an der Oberseite, die Ränder der Coxen und Hüften, sowie schliesslich das Ende der Abdominalsegmente grauweiss. Unterscheidet sich von der Stammform besonders durch die einfärbig schwarzen Beine und Unterseite. — *Länge :* 13,5—17 mm.

14 Exemplare aus *Angola :* Bimbi, X. 1932, leg. Miss. sc. suisse (Holotypus und 2 Paratypen im Museum G. Frey, 1 Paratypus im Museum Budapest), Bailundo (1 Paratypus im Museum G. Frey, 1 Paratypus im Museum Budapest und 5 Paratypen im Museum München), Caconda (1 Paratypus im

Museum Budapest) und Angola, ohne nähere Angabe des Fundortes (je ein Paratypus im Museum Budapest und im Museum G. Frey).

Systematischer Katalog der aethiopischen Epicauta-Arten

I. Gruppe »*canescens*«

1. *canescens* Klug	Sudan, Senegal, Guinea, Angola
2. *Székessyi* sp. nov.	Belgisch Kongo
3. *hemicrania* Mars.	Angola, Belgisch Kongo
4. *rufifrons* Fåhr.	Ost- und Südafrika
5. *jucunda* Pér.	Südost-Afrika
6. *nigromarginata* Mäkl.	Senegal
7. *albotrivittata* Pic. (= *simillima* Kasz. in litt.)	Goldküste, Dahomey
ab. *obscurepubens* Pic	Zentral-Sahara : Ifan

II. Gruppe »*velata*«

8. *Kovácsi* sp. nov. (= harrarensis Borchm. in litt., abyssinica Borchm. in litt., meloiformis Pic in litt.)	Abessinien, Erythraea
9. *meloidea* Fairm.	Abessinien, Sudan
10. *tomentosa* Mäkl. (= anilis Sturm in litt., ? aethiops Latr.)	Ost- und Südafrika
11. *Bottegoi* Pic	Somaliland
12. *nyassensis* Haag—R. (= dichrocera Gerst.)	Ostafrika
13. *limbatipennis* Pic	Ostafrika
14. *grandiceps* Haag—R. (= Mäklini Gredl.	Abessinien, Sudan, Belgisch Kongo
15. *hydrocephala* Fairm.	Abessinien : Let Maréfia
16. *velata* Gerst.	Ost- und Südafrika
var. *Corintae* var. nov.	Ostafrika
17. *lineata* sp. nov.	Ostafrika
18. *fasciceps* Walk. (= nigronotata Haag—R.)	Oberägypten, Sudan Ostafrika
19. *albovittata* Gestro (= Hildebrandti Haag—R., vittipennis Kolbe)	Senegal, Sudan Goldküste
20. *villosa* F.	
21. *nigrilabris* Pic (= tristis Borchm.)	

III. Gruppe »*oculata*«

22. *brachycera* Wellm. (= mutillata Haag—R.)	Ost- und Südafrika
23. *brevipennis* Haag—R.	Kapland
24. *moesta* Pér. (= lugubris Pér.)	Kapland, Natal, Rhodesien
ssp. *Basilewskyi* ssp. nov.	Belgisch Kongo
ssp. *nyansana* ssp. nov.	Ostafrika
25. *bilineata* Haag—R.	Senegal, Sudan, Uganda
26. *oculata* F.	Sierra Leone : Monrovia
27. *designata* Pér. (= albolineata Pér., ? cinctifrons Mars.)	Ost- und Südafrika, Belgisch Kongo, Angola
ab. *Ertli* ab. nov. (= albolineata Pér. partim)	
ab. *Péringueyi* ab. nov. (= brevipennis Pér., nec Haag—R.)	
ab. *Breyeri* ab. nov.	
28. *subrufocincta* Pic	Belgisch Kongo : Kakompo
29. *rufotrimaculata* sp. nov.	Ostafrika
30. *Kulzeri* sp. nov.	Ostafrika
31. *bioculata* sp. nov.	Kamerun
ssp. *Hajekae* ssp. nov.	Port. Westafrika : Garenganze
ssp. *elgonensis* ssp. nov.	Uganda
ssp. *luluana* ssp. nov.	Belgisch Kongo, Angola
ab. *kapangana* ab. nov.	
ssp. *de Wittei* ssp. nov.	Belgisch Kongo : Upemba
ssp. *intermedia* ssp. nov.	Rhodesien : Solwezi Distr.
ssp. *quadrioculata* ssp. nov.	Angola
32. *strigida* Mars. (= prolifica Wellm.)	Angola, Belgisch Kongo
ab. *unicoloriceps* Kasz.	
ab. *elunda* Wellm.	
ssp. *interna* ssp. nov.	Belgisch Kongo : Sandoa, etc.
ssp. *katangana* ssp. nov.	Belgisch Kongo: Katanga etc.
ssp. *Kochi* ssp. nov.	Belgisch Kongo : Lodja
33. *ovampoa* Pér.	Süd- und Südwestafrika
ab. *damarina* Pér.	
34. *lindiana* Pic	Ostafrika : Lindi
ssp. *Paelii* Pic	Belgisch Kongo, Rhodesien
ssp. *lorata* ssp. nov.	Angola

Species incertae sedis:

35. *aethiops* Latr. (= ? tomentosa Mäkl.)	Sennar
36. *cinctifrons* Mars. (= ? designata Pér.)	Angola: Humpata
37. *Donckieri* Pic	Afrika (?)

ОБЗОР ЭТИОПСКИХ ВИДОВ РОДА EPICAUTA

З. Касаб

Государственный Музей Естествоведения, Будапешт

Резюме

До сих пор об африканских видах рода *Epicauta* в литературе не появилась ни одной охватывающей все виды работы. Определение видов, на основании оригинальных описаний сопряжено с большими затруднениями, так как выяснилось, что большая часть африканских видов, которые были причислены к этому роду, принадлежали к другим родственным родам. Таким образом, из числа африканских видов необходимо отчислить: 24 вида к роду *Cylindrothorax*, 3 вида к роду *Lytta* и 3 вида к роду *Psalydolytta*. В оригинальных описаниях родовые признаки приводятся только в виде исключений, так что без исследования типов в большинстве случаев невозможно установить куда принадлежит описанный вид. При моих исследованиях, мне удалось приобрести в различных музеях типичные экземпляры большинства видов и таким образом выяснить синонимику всех африканских видов *Epicautini* и *Lyttini*. В этой своей работе я сообщаю только результаты моих исследований, относящихся к роду *Psalydolytta* в то время как обзор родов *Cyaneolytta*, *Lytta*, *Cylindrothorax* и *Psalydolytta* будет опубликован на другом месте.

С точки зрения морфологии африканские виды *Epicauta* отличаются большим однообразием, все их можно свести в две большие группы, из которых виды близкие группе »*canescens*« встречаются также на восточной территории расселения видов *Epicauta*. Родственные виды »*canescens*« отличаются среди этого рода самыми примитивными признаками. Характерным для последних являются простые шипы на концах грудных ножек, тогда как среди шипов на концах голени задней пары ножек, внешние шипы выделяются своей толщиной и косым срезом. Такими же признаками, или похожими среди палеарктических и восточных видов, отличаются близкие к виду »*Sharpi*« виды, и, очевидно что восточно-палеарктические виды произошли от африканской группы »*velata-oculata*«.

Среди африканских видов встречаются многие бескрылые виды, так например *E. Kovácsi* Kasz. *E. meloidea* Fairm., *E. brachycera* Wellm. и *E. brevipennis* Haag-R. Вследствие бескрылости, задний сегмент груди сокращен, а покрышки крыльев сзади расширены, метастернум особенно у самок, не совсем покрыт покрышкой крыльев. Эти виды часто бывают настолько похожи друг на друга, на виды Meloe, что их почти что нельзя отличить от последних. Это внешнее сходство послужило причиной того, что, например, североамериканские виды бескрылых *Epicauta* до сих пор причислялись к родственникам рода *Meloë*. Однако, эти бескрылые виды *Henous*, на основании африканского примера не заслуживают того, чтобы их выделить в особый род, их следует причислить к роду *Epicauta*.

A kiadásért felel : Mestyán János

Műszaki felelős : Farkas Sándor

Kézirat beérkezett.: 1953. IV. 27. Terjedelem : 22$^{1}/_{2}$ (A/5) ív + 4 melléklet, 37 ábra

Akadémiai nyomda, V,. Gerlóczy-u. 2. — 23595/53 — Felelős vezető : ifj. Puskás Ferenc

Les *Acta Biologica* paraissent en russe, français, anglais et allemand et publient des travaux du domaine des sciences biologiques.

Les *Acta Biologica* sont publiés sous forme de fascicules qui seront réunis en un volume.

On est prié d'envoyer les manuscrits destinés à la rédaction et écrits à la machine à l'adresse suivante:

Acta Biologica, Budapest, V., Nádor-utca 12.

Toute correspondance doit être envoyée à cette même adresse.

Le prix de l'abonnement annuel est de 110·— forints ($ 6·50) par volume.

On peut s'abonner à l'Entreprise du Commerce Extérieur de Livres et Journaux «*Kultúra*» (Budapest, VI., Sztálin-út 21. Compte-courant No. 45-790-057-50-032) ou à l'étranger chez tous les représentants ou dépositaires.

The *Acta Biologica* publish papers on biological subjects in Russian, French, English and German.

The *Acta Biologica* appear in parts of varying size, making up one volume.

Manuscripts should be typed and addressed to:

Acta Biologica, Budapest, V., Nádor-utca 12.

Correspondence with the editors and publishers should be sent to the same address.

The rate of subscription to the Acta Biologica, is 110·— forints ($ 6·50) a volume. Orders may be placed with »*Kultúra*« Foreign Trade Company for Books and Newspapers (Budapest, VI., Sztálin-út 21. Account No. 45-790-057-50-032) or with representatives abroad.

Die *Acta Biologica* veröffentlichen Abhandlungen aus dem Bereiche der biologischen Wissenschaften in russischer, französischer, englischer und deutscher Sprache.

Die *Acta Biologica* erscheinen in Heften wechselnden Umfanges. Mehrere Hefte bilden einen Band.

Die zur Veröffentlichung bestimmten Manuskripte sind, mit Maschine geschrieben, an folgende Adresse zu senden:

Acta Biologica, Budapest, V., Nádor-utca 12.

An die gleiche Anschrift ist auch jede Korrespondenz, bestimmt für die Redaktion und den Verlag, zu senden.

Abonnementspreis pro Band 110·— Forint ($ 6·50). Bestellbar bei dem Buch- und Zeitungs-Aussenhandels-Unternehmen »*Kultúra*« (Budapest, VI., Sztálin-út 21. Bankkonto Nr. 45-790-057-50-032) oder bei seinen Auslandsvertretungen und Kommissionären.

64,— Ft

INDEX

R. Soó : Die modernen Grundsätze der Phylogenie im neuen System der Blütenpflanzen. — Р. Шоо: Современные принципы филогении в новой системе цветковых растенний. — *R. Soó :* Modern principles of phylogeny in the new system of flowering plants 257

A. Ábrahám : Blood pressure and peripheral nervous system. — А. Абрахам: Давление крови и периферическая нервная система. — *A. Ábrahám :* Blutdruck und peripherisches Nervensystem 307

B. Zólyomi : Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial 367

J. Balogh und *G. Gere :* Über die Ernährungsbiologie und Luftstickstoffbindung der *Hyphantria*-Raupen 431

J. Horváth, J. Szolnoki, and *L. Felföldy :* Experiments to establish relationship between antibiotic properties of species of *Streptomyces* and their soils 453

Gy. Fábián : Spread of black pigment on the denervated skin of guinea pigs 471

Z. Kaszab : Revision der aethiopischen Arten der Meloiden-Gattung *Epicauta* Redtb. — З. Касаб: Обзор этиопских видов рода *Epicauta* 481