

# Zur Kenntnis der Tiefenfauna des Briener und des Thuner Sees.

Von

Dozent Dr. N. VON HOFSTEN.

(Uppsala).

Mit 2 Textfiguren und 1 Tabelle.

Über die Tiefenfauna eines schweizerischen subalpinen Sees (des Genfer Sees) sind schon vor mehr als 30 Jahren eingehende Untersuchungen ausgeführt worden, und FOREL, der begeisterte Urheber dieser Unternehmungen wie einer systematischen Durchforschung der Binnenseen überhaupt, konnte schon im Jahre 1885 in dem bekannten Werke „La faune profonde des lacs suisses“ eine zusammenfassende Darstellung der von ihm und seinen Mitarbeitern besonders im Genfer See gewonnenen Ergebnisse mitteilen.

Seit dieser Zeit sind systematisch durchgeführte Untersuchungen über die abyssale Bodenfauna nur in einem anderen Schweizer See, dem Vierwaldstätter See, von ZSCHOKKE und seinen Schülern gemacht worden;<sup>1)</sup> die Ergebnisse dieser wichtigen Forschungen, die auf die Lösung tiergeographischer Fragen gerichtet sind und mit weit größerer Genauigkeit, als man in den achtziger Jahren für notwendig erachtete, ausgeführt wurden, liegen bisher nur in Form zweier kurz gefaßter vorläufiger Mitteilungen vor (ZSCHOKKE, 1905, 1906). In einem auf französischem Gebiet gelegenen subalpinen See, dem Lac d'Annecy, dessen Gesamtfauna neuerdings untersucht wurde (LE ROUX, 1907), ist die Tiefenfauna ebenfalls berücksichtigt worden, doch wurde dieselbe hier nur nebenbei behandelt. — Sonst sind über die Tiefenfauna schweizerischer wie anderer Süßwasserseen nur ganz zerstreute Beobachtungen — hervorzuheben wären die Untersuchungen ASPERS (1880) im Zürcher und diejenigen HOFERS (1899) im Bodensee — oder höchstens solche über einzelne Tiergruppen veröffentlicht worden. Auch die beiden von mir untersuchten Seen, der Briener und der Thuner See, waren früher in bezug auf ihre

<sup>1)</sup> Wie ich neuerdings erfahre, wird gegenwärtig auch in anderen Schweizer Seen die Tiefenfauna eingehend studiert.

Tiefenfauna nicht vollständig unbekannt. KAUFMANN (1896) fand in denselben drei Ostracoden, PENARD (1899) mehrere Rhizopoden. HEUSCHER hat die beiden Seen zum Gegenstand einer hauptsächlich Fischereizwecken dienenden Untersuchung gemacht (1901) und dabei auch einige Tiefenproben untersucht; er kennt jedoch aus der Tiefenregion (außer den von KAUFMANN erwähnten Ostracoden) nur 10 näher bestimmte Formen (auf den Briener See kommen davon nur 3 Arten).

Bei meinen Untersuchungen über die Turbellarienfauna des Berner Oberlandes, deren Ergebnisse schon vor drei Jahren (1907) veröffentlicht wurden, führte ich auch eine Anzahl von Tiedredungen in den beiden subalpinen Seen des Oberlandes, dem Briener und dem Thuner See, aus (August 1904). Das Hauptziel derselben war das Auffinden von Tiefenturbellarien, doch wurden daneben stets, in Tiefen von 25 m ab, alle anderen erbeuteten Formen aufbewahrt. Die schon 1901 im Vierwaldstätter See ausgeführten Tiefenfänge waren mir damals nicht bekannt, und ich beabsichtigte nur, daß meine Sammlungen das Material für einen Vergleich mit der Tiefenfauna des Genfer Sees abgeben sollten. Besonders jetzt, nachdem eine Liste der mit so viel größerer Genauigkeit bestimmten Tiefenarten des Vierwaldstätter Sees vorliegt, dürfte die Veröffentlichung meiner Beobachtungen ein allgemeineres Interesse beanspruchen können.<sup>1)</sup>

An eine systematische Durchforschung der Seentiefen, mit überall regelmäßig verteilten Fängen, war bei der kurzen Zeit, welche ich diesen Untersuchungen widmen konnte, nicht zu denken. Die Anzahl der Dredgestationen beträgt nur 25, an vielen derselben wurden jedoch mehrere Dredgezüge ausgeführt. Die Stationen sind auf die folgenden kleineren oder größeren Gebiete verteilt:

#### Briener See:

1. Östlicher Teil des Sees, von einer Linie etwas westlich von Brienz bis nahe am Einfluß der Aare. Die meisten Fänge stammen

<sup>1)</sup> Durch verschiedene Umstände wurde ich dazu geführt, mein Interesse der schweizerischen Turbellarienfauna zuzuwenden; die hier veröffentlichten Beobachtungen sind nur als ein Nebenprodukt der Untersuchungen über dieselbe zu betrachten. Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle der Hoffnung Ausdruck zu geben, daß die um die Erforschung ihrer Süßwasserfauna so hochverdienten schweizerischen Zoologen meine Arbeiten nicht als einen unberechtigten Eingriff in ihr eigenes Gebiet betrachten werden.

aus dem nördlichen Teil dieses Gebiets. 9 Stationen in folgenden Tiefen: 25 m, 30 m, 35 m, 35 m (bei Kienholz), 45 m, 60 m, 75 m, 100 m, 200 m. Diese Stationen sind im Folgenden alle als „bei Brienz“ gelegen bezeichnet.

2. Mittlerer Teil des Sees, vor Iseltwald und nahe dem südlichen Ufer. Nur 1 Station in einer Tiefe von 35 m (daneben wie stets einige Dredungen in seichterem Wasser, bei welchen jedoch nur Turbellarien gesammelt wurden).

3. Westlicher Teil des Sees, vor Bönigen. 2 Stationen in Tiefen von 40 und 60 m. Stark sandhaltiger Schlamm.

#### Thuner See:

1. Östlicher Teil des Thuner Sees vor Neuhaus. 2 Stationen in Tiefen von 35 und 60 m.

2. Westliches Viertel des Thuner Sees, zwischen einer Linie ein Stück östlich von Oberhofen einerseits und der seichten Bucht südlich vom Ausfluß der Aare andererseits. 11 Stationen in folgenden Tiefen: 25 m, 30 m, 35 m, 35—45 m, 40 m, 50 m, 60 m, 65 m, 70 m, 85 m, 100 m. Diese Stationen werden im folgenden als „bei Hilterfingen“ (Ort am nördlichen Ufer, etwa im mittleren Teil des Gebiets) gelegen bezeichnet.

Als Fangapparat diente ausschließlich der Schlammschöpfer FORELS. Der heraufgeholtte Schlamm wurde wenigstens zum größten Teil durch ein als Sieb dienendes Planktonnetz getrieben. Das mit dem auch von ZSCHOKKE (in den bisher veröffentlichten Untersuchungen) fast ausschließlich gebrauchten Schlammschöpfer zu Tage geförderte Material ist bekanntlich nie besonders reich an Individuen. Betreffs der häufiger auftretenden Arten dürfte diese etwas primitive Fangmethode jedoch, wie man aus den angeführten Angaben über die Individuenzahl sieht, für den hier vorliegenden Zweck genügen. Eine „drague à rateau“ (FOREL) wurde schon am Anfang der Untersuchungen verloren.

Die meisten Fänge wurden in verhältnismäßig geringer oder mittlerer Tiefe ausgeführt (25—100 m; die meisten 25—60 m) und zwar weil die größeren Tiefen, wie es sich bald herausstellte, eine äußerst spärliche Ausbeute an Turbellarien lieferten. In größerer Tiefe als 100 m wurde nur eine einzige Dredung gemacht; ich finde dies jetzt, da ich mein Interesse auch den übrigen Tiergruppen zuwende, bedauerlich, doch ist der

Unterschied zwischen der Fauna in den verschiedenen Teilen der unteren Tiefenzone nach den Untersuchungen FORELS und ZSCHOKKES unbedeutend und bekundet sich hauptsächlich nur in einem Spärlicherwerden der Fauna.

Bei der Bestimmung mehrerer Gruppen haben mir Spezialisten wertvolle Hilfe geleistet, wofür ich ihnen zu aufrichtigem Dank verpflichtet bin. Dr. L. A. JÄGERSKIÖLD (Göteborg) beschrieb einen neuen Nematoden und kontrollierte die Bestimmungen der übrigen Arten dieser Gruppe. Dr. S. EKMAN (Jönköping) bestimmte die Ostracoden, Dr. C. WALTER (Basel) die Hydracarinen, Dr. A. THIENEMANN (Münster) die Chironomiden, Cand. N. ODHNER (Stockholm) die Mollusken. Die übrigen Gruppen habe ich selbst bearbeitet.

\* \* \*

Zur besseren Übersicht habe ich den Stoff in einen speziellen und einen allgemeinen Teil gegliedert. Der erstere enthält eine Aufzählung der Tiefenformen in systematischer Reihenfolge mit Bemerkungen über die einzelnen Gruppen und Arten. Im zweiten Teile werden allgemeine, besonders tiergeographische Fragen Besprechung finden. Meine Ansichten stehen hier in mehr oder weniger ausgeprägtem Widerspruch zu den von ZSCHOKKE und seiner Schule vertretenen, und meine Darstellung hat zum Teil die Form einer Polemik gegen die letzteren erhalten. Daß durch meine Einwände, wenn man sie berechtigt finden sollte, an der grundlegenden Bedeutung der von dem schweizerischen Tiergeographen aufgestellten Theorien nichts geändert wird, brauche ich natürlich nicht erst zu bemerken; nur glaube ich, daß eine mehr allseitige Beleuchtung dieser Fragen sie ihrer vielleicht noch entfernten Lösung näherbringen kann.

Zuletzt will ich nur den wenig zielbewußten, etwas zufälligen Charakter dieser ursprünglich ganz andere Ziele verfolgenden Untersuchungen hervorheben. Wegen eines gewissen Mißverhältnisses muß ich auch um Nachsicht bitten; ich bin mir sehr wohl bewußt, daß die ausführlichen theoretischen Erörterungen zu den bescheidenen eigenen Untersuchungen und deren direkten Ergebnissen in keinem richtigen Verhältnis stehen.

In wichtigen Teilen war das Manuskript dieser Arbeit schon im Frühling 1909 fertiggestellt, doch habe ich auch die neueste Literatur zu berücksichtigen versucht.

## Spezieller Teil.

### *Rhizopoda.*

Von Rhizopoden (und Protozoen überhaupt) liegt in meinem Material nur eine einzige, besonders große Art vor; die kleineren Arten sind zweifellos durch die Maschen des Siebes gegangen.

Daß hier wie im Genfer und Vierwaldstätter See eine artenreiche Rhizopodenfauna lebt, zeigen die Beobachtungen PENARDS. Im Thuner See fand dieser Forscher (1899, p. 109) in einer Tiefe von 40—100 m nicht weniger als 20 Arten: 9 derselben werden auch aus dem Briener See (40—60 m) erwähnt, wo außerdem eine im andern See nicht gefundene Form hinzukommt. Die von PENARD gefundenen Rhizopoden seien unten, der Vollständigkeit wegen, aufgezählt: *Campascus triquetus*, *Centropyxis aculeata*, *Cyphoderia margaritacea* (und var. *major*), *Diffugia urceolata*, *D. elegans*, *D. mammilaris*, *D. scalpellum*, *D. pyriformis*, *D. hydrostatica*, *D. fallax*, *D. lobostoma*, *D. acuminata*, *Euglyphas aspera*, *E. alveolata*, *E. laevis*, *Gromia brunneri*, *Hyalosphenia punctata*, *Pseudodiffugia archeri* (*amphora*), *Trinema enchelys*, *Nebela flabellulum*. — ZSCHOKKE kennt aus dem Vierwaldstätter See nicht weniger als 36 Rhizopodenformen; von diesen wurden jedoch nur 10 etwas häufiger (mehr als viermal) gefunden.

*Diffugia lebes* PENARD

und

*Diffugia lebes* var. *elongata* PENARD.

Diese beiden von PENARD (1899, 1902) beschriebenen Formen wurden zweimal miteinander zusammen gefunden. In einer späteren Arbeit (1905, p. 33) hat PENARD seine frühere Varietät zum Rang einer besonderen Species erhoben. An meinem Material ist jedoch eine scharfe Grenze zwischen den beiden Formen nicht vorhanden, weshalb mir die Berechtigung dieser neuen Auffassung (*D. lebes* und *D. elongata* sollen zwei selbständige Formen von *D. urceolata* darstellen) etwas fraglich erscheint. Die Länge betrug 300—390  $\mu$ , bisweilen etwas weniger.

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (zahlreiche Ex.), 30 m (mehrere Ex.), 35—45 m (mehrere Ex.).

Früher aus der Tiefe des Genfer Sees (Hauptform und Varietät),

des Neuchâtelers Sees, des Zuger Sees, des Bodensees (PENARD, 1899, 1902) und des Vierwaldstätter Sees (ZSCHOKKE) bekannt.

Unter den oben aufgezählten, von PENARD in der Tiefe des Thuner und des Briener Sees gefundenen Rhizopoden befindet sich, wie man sieht, diese Art nicht.<sup>1)</sup> Vielleicht gehört jedoch hieher die als *D. urceolata* bezeichnete Art, wenigstens die im Thuner See gefundenen Exemplare. PENARD schreibt von derselben „arrondie ou allongée, rappelant la *D. lebes*, mais plus petite“. Die von mir angetroffenen Exemplare waren teilweise kleiner als die typische *D. lebes*, aber auch die kleineren müssen unbedingt zu dieser Art gestellt werden.

### Hydroidea.

*Hydra rubra* LEWES.

(*Hydra vulgaris* Pall. var. *rubra*).

Thuner See bei Neuhaus, 35 m.

Früher aus der Tiefe des Genfer Sees (FOREL)<sup>2)</sup>, des Vierwaldstätter Sees (ZSCHOKKE)<sup>2)</sup>, des Joux Sees (DU PLESSIS, 1885) und des Lac d'Annecy (FOREL, LE ROUX, 1907) bekannt. Im Gebirge ist die rote *Hydra* auf dem Grund (Tiefe ?) der Seen von St. Moritz, Campfer und Cavlocchio beobachtet worden (IMHOF, 1887).

### Turbellaria.

Über die Turbellarien der Tiefenfauna habe ich schon in meiner 1907 erschienenen Arbeit (p. 250—251) berichtet. Hier will ich das Vorkommen der einzelnen Arten zusammenstellen und gleichzeitig die faunistischen und biologischen Ergebnisse etwas näher erörtern.

Die abyssale Turbellarienfauna besteht aus zwei biologisch getrennten Gruppen. Zu einer Gruppe gehören eigentlich litorale, von der Uferfauna herabgewanderte Arten: *Stenostomum leucops*, *St. agile*, *Macrostomum appendiculatum*, *Strongylostoma elongatum*, *Castrada*

<sup>1)</sup> In der Tabelle p. 115 („Répartition des Rhizopodes dans quelques lacs de la Suisse“) und ferner in der Arbeit von 1905 wird *D. lebes* mit Fragezeichen für den Thuner See angegeben.

<sup>2)</sup> Wenn FOREL und ZSCHOKKE ohne Angabe des Druckjahres zitiert werden, bezieht sich das Zitat bez. FOREL auf die zusammenfassende Arbeit von 1885 (gleichzeitig auf die Serie von Abhandlungen 1874—1879), bez. ZSCHOKKE auf die „Übersicht“ (1906) oder zugleich auf den Vortrag von 1905.

*lanceola (cuenoti)*, *Mesostoma lingua*, *Dalyellia cuspidata*, *Castrella truncata*, *Phaenocora clavigera*, *Dendrocoelum lacteum*. Im Briener und im Thuner See scheinen diese litoralen, in der Ufer- und Teichfauna der Gegend teils häufigen, teils selten angetroffenen Arten, nur sehr spärlich und mehr oder weniger zufällig in der Tiefenregion vorzukommen; die meisten wurden in geringer Tiefe gefunden; zwei Arten dagegen (*Stenostomum leucops* und *Macrostomum appendiculatum*) nur in einer Tiefe von 100 m.<sup>1)</sup> Im Genfer See dagegen (FOREL, 1885, DU PLESSIS, 1897), wo etwa dieselbe Anzahl zu dieser Gruppe gehörenden Arten in die Tiefe herabsteigen, wurden mehrere derselben häufig und in großer Individuenzahl gefunden.<sup>2)</sup> Aus dem Vierwaldstätter See (ZSCHOKKE) sind wiederum nur zwei Arten dieser Kategorie bekannt (*Microstomum lineare*, *Dendrocoelum lacteum*); wahrscheinlich lassen sich wohl auch hier, wenn die Tiefenfauna mit besonderer Rücksicht auf die kleineren Turbellarien untersucht wird, mehrere Arten nachweisen.

Die zweite Gruppe umfaßt Arten, die mehr oder weniger eng an die Bodenregion der Seen gebunden sind, in der Ufer- und Tümpelfauna fehlen oder nur ganz zufällig auftreten. Die hieher gehörigen Turbellarien können wiederum in zwei durch Herkunft und Verwandtschaftsverhältnisse, möglicherweise auch durch biologische Eigenschaften getrennte Untergruppen eingeteilt werden.

Zur einen dieser beiden Untergruppen gehören im Thuner und im Briener See nur die beiden Allöocölen *Plagiostomum lemani* und *Otomesostoma auditivum*; im Genfer und Neuchâtelers See sind zwei zu derselben Kategorie gehörende, in ihrer übrigen Verbreitung aber vollständig unbekannte Rhabdocölen gefunden worden; sie werden weiter unten (S. 73) Erwähnung finden. Die Angehörigen dieser Gruppe sind durch ihre in systematischer Hinsicht isolierte Stellung unter den Süßwasserturbellarien bemerkenswert; sie gehören Familien an, die sonst ausschließlich im Meer verbreitet sind. Sie werden meist als „marin-glaciale Relikte“ aufgefaßt. Ich werde im allgemeinen Teil diese Hypothese ausführlich

<sup>1)</sup> Wie überall im Folgenden sei zu näherer Orientierung außer auf die jeder Art beigefügten Angaben auf die am Ende des speziellen Teils befindliche tabellarische Übersicht verwiesen.

<sup>2)</sup> Neuerdings (Sommer 1910) habe ich in der Tiefe des Genfer Sees die litoralen Rhabdocölen ebenso spärlich vertreten wie im Briener und im Thuner See gefunden.

widerlegen und will hier nur meine Ansichten kurz zusammenfassen. Sie sind nicht während der Eiszeit in das Süßwasser eingedrungen, sondern als präglaciale marine „Relikte“ zu bezeichnen. Auch als glaciale Relikte, wie es deren unter den alten Süßwasserbewohnern zahlreiche gibt, können sie nicht aufgefaßt werden, und es ist unsicher, ob es die Temperatur, und nicht vielmehr die Bodenbeschaffenheit ist, welche ihr Fehlen in der eigentlichen Uferfauna bedingt; daß sie sehr hohe Temperaturen meiden, ist jedoch wahrscheinlich. So verhält es sich aber vielleicht auch mit den Arten der folgenden Gruppe; der Unterschied würde dann nur in dem geringeren Alter der oben behandelten Arten als Süßwasserbewohner beruhen.

Zu der zweiten Untergruppe sind vorläufig einige Rhabdocölen zu rechnen, welche bisher nur auf dem Grund größerer Seen gefunden wurden; eine nähere Beziehung zu marinen Gruppen ist hier nicht vorhanden. Hieher rechne ich drei von mir neubeschriebene Arten: *Castrada spinulosa*, *Castr. quadridentata* und *Lutheria minuta*, die letztere zugleich Repräsentant einer neuen Gattung. Die erste und die letztgenannte Art wurden an verschiedenen Orten und in mehreren bis zahlreichen Exemplaren angetroffen. Da sie wie *Castr. quadridentata*, — diese letztere wurde nur in zwei an verschiedenen Orten gefundenen Exemplaren erbeutet —, trotz der großen Zahl der von mir untersuchten Gewässer nie in der Ufer- oder Teichfauna des Berner Oberlandes und auch sonst nie in der Schweiz angetroffen worden sind, ist es sehr wohl möglich, daß sie einer typisch an den Grund größerer stehender Gewässer gebundenen Fauna angehören;<sup>1)</sup> die Tiefe und die Kälte dürften aber dabei weniger entscheidend sein, als die Bodenbeschaffenheit (*Castrada quadridentata* habe ich in Schweden im Bodenschlamm des S. 15 erwähnten, nur etwa 1 m tiefen Wasserbeckens gefunden).

*Stenostomum leucops* (ANT. DUG.).

Thuner See bei Hilterfingen, 100 m (1 Ex.).

Im Berner Oberland wie überall eine häufige Litoralart. Früher aus der Tiefe des Genfer Sees und des Neuchâtelers Sees bekannt (DU PLESSIS, 1897).

<sup>1)</sup> Zusatz: Die beiden *Castrada*-Arten habe ich jetzt (siehe unten) auch in anderen Seen der Schweiz gefunden, wodurch die oben ausgesprochene Vermutung in hohem Grade bestärkt wird.

*Stenostomum agile* SILLIMAN.

Brienzer See bei Iseltwald, 35 m (wenige Ex.).

Seltene Litoralart; 3 andere Fundorte im Berner Oberland. Neu für die Tiefenfauna.

*Macrostomum appendiculatum* (O. FABR.).

(Syn. *Macr. hystrix* ÖRST.)

Brienzer See bei Brienz, 100 m (1 Ex.).

Litoralart; selten im Berner Oberland. Früher aus der Tiefe des Genfer Sees bekannt (FOREL: 1 Fundort 45 m; DU PLESSIS, 1897. fand das Tier „assez souvent“).

*Strongylostoma elongatum* HOFSTEN 1907.

Brienzer See bei Iseltwald, 35 m (wenige Ex.).

Neu für die Tiefenfauna. 4 andere Fundorte im Berner Oberland.

*Castrada lanceola* (BRAUN.)<sup>1)</sup>

(Syn. *C. cuenoti* DÖRLER.)

Thuner See bei Hilterfingen, 15 m<sup>2)</sup> (vereinzelt).

Neu für die Tiefenfauna. 3 andere Fundorte im Berner Oberland.

*Castrada spinulosa* HOFSTEN 1907.

Brienzer See bei Brienz, 10 m, 15 m, 35 m (mehrere Ex.); bei Iseltwald, 35 m (mehrere Ex.). Thuner See bei Neuhaus, 60 m.

Neu für die Tiefenfauna. Bisher nur im Brienzer und Thuner See gefunden.<sup>3)</sup>

*Castrada quadridentata* HOFSTEN 1907.

Brienzer See bei Iseltwald, 25 m (1 Ex.). Thuner See bei Neuhaus, 60 m (1 Ex.).

<sup>1)</sup> Siehe eine bald erscheinende Arbeit über schweizerische Rhabdocölen.

<sup>2)</sup> Einige in etwas geringerer Tiefe gelegene Stationen, an welchen nur Turbellarien gesammelt wurden, werden hier mitgenommen; teils dürfte nämlich in den beiden Seen die obere Grenze der Tiefenregion etwas höher als bei 25 m angesetzt werden, teils hat nach meiner neuerdings bestätigten Erfahrung die Rhabdocölenfauna des Seegrundes schon von 2—3 m ab dieselbe Zusammensetzung wie in ziemlich beträchtlicher Tiefe.

<sup>3)</sup> Neue Fundorte (Sommer 1910) für diese Art sind der Genfer See (5—6 m, 47 m, 57 m), der Joux-See (15—20 m) und der Lago Maggiore (8—10 m, 13 bei 15 m, 17 m, 30—40 m).

Neu für die Tiefenfauna. Keine anderen Fundorte im Berner Oberland; sonst nur in Schweden beobachtet.<sup>1)</sup>

*Lutheria minuta* HOFSTEN 1907.

Brienzer See bei Brienz, 30 m, 60 m. Thuner See bei Neuhaus, 35 m (überall mehrere Ex.).

Neu für die Tiefenfauna und bisher nur als Mitglied derselben bekannt.

*Mesostoma lingua* ABILDG.

Thuner See bei Neuhaus, 35 m (mehrere nicht geschlechtsreife Ex.).

Überall häufige Litoralart. Früher aus der Tiefe des Genfer Sees (30—60 m) bekannt (FOREL).

*Dalyellia* („Vortex“) *cuspidata* (O. SCHM.).

Thuner See bei Neuhaus, 35 m (wenige Ex.).

Neu für die Tiefenfauna. 3 andere Fundorte im Berner Oberland.

*Castrella truncata* (ABILDG.).

(Syn. *Vortex truncatus* aut. und *Castrella agilis* FUHRMANN.)

Thuner See bei Hilterfingen, 20 m (1 Ex.).

Eine in ganz Europa überaus häufige Litoralart. LE ROUX (1907) hat sie in 30 m Tiefe im Lac d'Annecy gefunden.

*Phaenocora* („Derostoma“) *clavigera* HOFSTEN 1907.

Brienzer See bei Brienz (Kienholz, nahe beim Einfluß der Aare), (10—)15 m (2 Ex.).

Neu für die Tiefenfauna. Keine anderen Fundorte.<sup>2)</sup>

*Plagiostomum lemani* (FOREL und DU PLESSIS).

Brienzer See bei Brienz 10 m (2 Ex.), 10—15 m (1 Ex.), 10—15 m (anderer Standort) (2 Ex.), 35 m (1 Ex.), 45 m (1 Ex.), 60 m (1 Ex.); bei Iseltwald, 10—15 m (3 Ex.), 15—20 m (1 Ex.). Thuner See bei Neuhaus, 45 m (1 Ex.), bei Hilterfingen 15—20 m (einige Ex.), 15—20 m (andere Stelle) (3 Ex.), 35—45 m (4 Ex.), 100 m (1 Ex.), 100 m (anderer Ort) (1 Ex.).

<sup>1)</sup> Neuerdings (Sommer 1910) fand ich diese Art im Litoral des Genfer Sees (1—1,5 und 2 m).

<sup>2)</sup> Im Sommer 1910 fand ich diese Art im Litoral des Genfer Sees wieder (1,3, 2, 3 m).

Diese charakteristische Tiefenform wurde, wie aus dem obigen Fundortsverzeichnis hervorgeht, auch im Thuner und Brienzer See häufig angetroffen, doch nur auf 8 Stationen in größerer Tiefe, von 25 m ab. Die Anzahl der gefundenen Exemplare ist ja auch stets verhältnismäßig gering. In Tiefen von 10—25 m ist sie wenigstens ebenso häufig; in der größten Individuenzahl fand ich sie außerhalb der profunden Region, in Charawiesen in einer Tiefe von nur 1—4 m. — Diese Art war schon früher von HEUSCHER (1901) sowohl im Thuner wie im Brienzer See nachgewiesen worden; sie wurde jedoch von ihm nur selten gefunden. Im erstgenannten See fand er sie teils litoral (10—20 m), teils in der Tiefe (30—40 m; einige Ex.). Im Brienzer See wird sie auch als seltener Bewohner der Tiefe aufgeführt; ferner wurden vereinzelte Exemplare „im Grundschlamm der Ufernähe“ beobachtet.

Die früher bekannten Fundorte für *Plagiostomum lemani* stelle ich zum Erleichtern der tiergeographischen Erörterungen (im allgemeinen Teil) unten zusammen.

S c h w e i z und S a v o y e n. Genfer See, bis 300 m (FOREL, DU PLESSIS, FUHRMANN), Neuchâtel See (FOREL, DU PLESSIS), Bieler See, (FOREL), Zuger See, 200 m (ASPER), Zürcher See (ASPER, KELLER), Vierwaldstätter See, 30—118 m (FOREL, ZSCHOKKE), Bodensee (HOFER, 1899), Untersee (LAUTERBORN und WOLF), Lac du Bourget, 30—50, 110—115 m (FOREL), Lac d'Annecy, 55 m (FOREL), 30 m, (LE ROUX). — Die obigen Fundorte beziehen sich, auch wenn genauere Tiefenangaben fehlen, auf die Tiefenregion. Die Angaben über das Vorkommen von *Plagiostomum* in der Litoralregion sind etwas widersprechend;<sup>1)</sup> sie scheinen mir jedoch deutlich zu

<sup>1)</sup> In ihrer ersten Mitteilung geben FOREL und DU PLESSIS (1874) für den Genfer See eine Tiefenverbreitung von 15—300 m an. 1876 rechnet FOREL *Plagiostomum* „parmi les rares espèces appartenant à la fois à la faune littorale et à la faune profonde“ (p. 230) und verzeichnet zwei Fundorte in resp. 2 und 4 m Tiefe (p. 203); 1879 schreibt er sogar, daß er das Tier „plusieurs fois“ in der Litoralfauna konstatiert hat (p. 323). In „la faune profonde“ liest man etwa dasselbe („nous l'avons retrouvé dans la région littorale où il est cependant plus rare“), in der neuen Genfer-See-Monographie (1904) begegnet man aber der nach dem Vorigen etwas überraschenden Äußerung: „nous ne l'avons jamais vu dans la région littorale“. DU PLESSIS fand *Plagiostomum* nach seinen älteren Angaben im Genfer See „partout où nous avons dragué, et cela depuis 2 mètres jusqu'aux plus grands fonds“ (1884, p. 65; 1885 schreibt er 1—300 m); 1897 hat er diese Funde vergessen: „nous avons une seule fois rencontré cet animal dans la faune littorale“ (im Neuchâtel See).

erweisen, daß die Art auch hier ziemlich regelmäßig lebt.<sup>1)</sup> In einem kleineren Gewässer ist sie dagegen in der Schweiz nur ein einziges Mal, von FUHRMANN (1894), angetroffen worden; dieser Forscher fand einige Exemplare in einem mit Characeen bewachsenen Tümpel am Rheine bei Istein. — Unter der schweizerischen Hochgebirgsfauna ist man dieser Art nicht begegnet;<sup>2)</sup> in Anbetracht der gewissenhaften Durchforschung zahlreicher Hochgebirgsseen muß sie dort, wenn sie nicht wirklich ganz fehlt, jedenfalls sehr selten sein.

Starnberger See, auf Wiesen von *Chara hispida*, in einer Tiefe von 15—35 m (v. GRAFF, 1882).

Peipus See in Rußland, in einer Tiefe von 4—6 m. ferner ein Exemplar in den Gräben der Embachniederung unterhalb Dorpats (BRAUN, 1885).

Obersee bei Reval, häufig in seichtem Wasser; Maximaltiefe des Sees 4,5 m (G. SCHNEIDER, 1908).

In der Wolga fand ZYKOFF (1900) mehrere Exemplare „im sandigen Schlamm, welcher den Boden dieses Flusses bedeckt“.

Alle in Ostpreußen (DORNER, 1902)<sup>3)</sup>.

Madüsee in Pommern, häufig im Tiefenschlamm des bis 42 m tiefen Sees (WELTNER, 1905).

Großer Plöner See nach ZACHARIAS, 1893 („*Pl. quadrioculatum*“); nähere Angaben über das Vorkommen fehlen, nach dem (p. 13) über die Tiefenfauna Gesagten zu urteilen, wurde das Tier zweifellos in der Litoralregion gefunden.

Umgebung von Hamburg (KRAEPELIN, nach v. GRAFF in „Bronn“, p. 1878).

Rhein zwischen Worms und Speyer (Diatomeenschlamm) LAUTERBORN, 1905).

<sup>1)</sup> Während des Druckes dieser Arbeit habe ich selbst die Verbreitung im Genfer See untersucht; *Plagiostomum* ist dort, von 1,3 und 2 m ab, überall ungefähr gleich häufig.

<sup>2)</sup> Die entgegengesetzte Angabe FORELS (1904, p. 300) beruht offenbar auf einer Verwechslung mit *Otomesostoma auditivum*; die zitierten Angaben ZSCHOKKES und FUHRMANNs beziehen sich auf diese Art.

<sup>3)</sup> Der Auffinder schreibt: „in der schnellfließenden Alle bei Heilsberg“. Durch diese Worte wird ja die Auffassung hervorgerufen, daß *Plagiostomum lemani*, das in mehreren Exemplaren gefunden wurde, hier in raschfließendem Wasser leben sollte. Nach den übrigen von demselben Fundorte aufgezählten Turbellarien zu urteilen, kann aber an der Fundstelle das Wasser unmöglich „sehr reißend“ (p. 8) sein.

Frankreich. In dem kleinen Fluß Yvette bei Orsay fand BEAUCHAMP (1909, p. 125) neuerdings ein Exemplar in Gesellschaft von *Spongilla* und *Fredericella*, also in ganz seichtem Wasser. (Savoyen siehe oben.)

Schottland. In der Tiefenregion des Loch Ness (WESENBERG-LUND, 1905; „probably *Pl. lemani* was found in Loch Ness“).

Lojo See in Finnland, bis 54 m (größte Tiefe des Sees) (LUTHER, 1902).

Furesee in Dänemark. Hier fand BRINKMANN (1905) auffallenderweise *Plagiostomum lemani* nur in der Litoralregion, bis an der unteren Grenze der Vegetation,<sup>1)</sup> und auf den Bänken des Sees, dagegen nicht in den dazwischenliegenden größeren Tiefen; in demselben See war die Art jedoch, wie es scheint, früher von WESENBERG-LUND (1903, p. 266) angetroffen worden; er gibt keine Angabe über die Tiefe der Fänge, nennt jedoch das Tier „abyssal“.

*Otomesostoma auditivum* (FOREL und DU PLESSIS).

(Syn. *Monotus morgiensis* [DU PLESSIS], *Automolus morgiensis* [DU PLESSIS] BRAUN.)

Brienzer See bei Brienz, 10 m (5 Ex.), 10—15 m (1 Ex.), 10—15 m (anderes Lokal) (3 Ex.), 10—15 m (Kienholz) (5 Ex.), 30 m (1 Ex.), 30 m (3 Ex.), 35 m (bei Kienholz) (2 Ex.), 45 m (1 Ex.), 45 m (anderes Lokal) (2 Ex.), 60 m (1 Ex.); bei Iseltwald, 10—15 m (1 Ex.), 15—20 m (3 Ex.). Thuner See bei Neuhaus, 20 m (2 Ex.), 35 m (4 Ex.), 60 m (2 Ex.); bei Hilterfingen, 10—15 m (1 Ex.), 15—20 m (5 Ex.), 25 m (8 Ex.), 35 m (2 Ex.), 80 m (1 Ex.).

Diese Art wurde, wie man sieht, häufiger als *Plagiostomum lemani* gefunden, an 14 Stationen in Tiefen von 25 m abwärts. Die Anzahl der gefangenen Individuen war auch meist etwas größer. In Tiefen zwischen 10 und 25 m ist sie ebenso häufig wie die vorige Art, in noch geringerer Tiefe wurde sie einmal gefunden (in einer Charawiese des Thuner Sees, 3—4 m, 2 Ex.); meine Dredgzüge in Tiefen von 1—10 m waren jedoch sehr spärlich.

Auch bei dieser Art stelle ich die früher bekannten Fundorte unten zusammen.

Schweiz und Savoyen. Wie *Plagiostomum lemani* so

<sup>1)</sup> DR. BRINKMANN hat mir persönlich mitgeteilt, daß *Plagiostomum* hier schon in sehr geringer Tiefe (1½—2 m) massenhaft zu finden ist.

ist auch *Otomesostoma auditivum* aus der Tiefe der meisten subalpinen Schweizer Seen bekannt: Genfer See, Litoral und Tiefe (FOREL, DU PLESSIS, FUHRMANN), Neuchâtel See, Tiefe (FOREL, DU PLESSIS), Bieler See, Tiefe (FOREL, 1885, p. 205), Zürcher See (FOREL: Tiefe; KELLER; der letztere gibt keine nähere Angabe über das Vorkommen als „im See“), Vierwaldstätter See, 37—100 m (ZSCHOKKE), Untersee (LAUTERBORN u. WOLF), Joux See (du PLESSIS, FOREL), Lac d'Annecy, Tiefe (FOREL, 1885, p. 205)<sup>1)</sup>. — In schweizerischen Hochgebirgsgewässern ist *Otomesostoma* dreimal gefunden worden, von ZSCHOKKE (1900) im Lünensee (litoral bis 100 m) und im Partnunsee (litoral bis 15 m tief, hauptsächlich „in dem seichten mit Algen erfüllten Nordabschnitt“; der See ist nur 20 m tief), von FUHRMANN (1897) in dem 2—3 m tiefen Lago di Punta nera. — Im Genfer See ist auch diese Art in der Litoralregion beobachtet worden, wie häufig sie dort ist, geht jedoch aus den Angaben der Autoren nicht deutlich hervor<sup>2)</sup>. In auffallend seichtem Wasser fand FUHRMANN (1900) die Art bei la Belotte (im Schilf, „à une place où l'eau était très peu profonde“).

Riesengebirge. Kleiner und großer Teich (ZACHARIAS, 1885 u. a.). Keine Tiefenangabe, doch ist der kleine Teich überall sehr seicht (3—7 m) und der große Teich erreicht nur an einer Stelle eine größere Tiefe als 16 m.

Schwarzer See im Böhmerwald, bis 25 m (FRIČ und VAVRA, 1897).

Oberitalien (PAVESI) (nach ZSCHOKKE, 1900, p. 81; die Originalangabe ist mir nicht bekannt).

Starnberger See (PAVESI) (nach ZSCHOKKE, wie oben).

Peipus See in Livland (BRAUN, 1885). Keine Tiefenangabe, die Tiefe des Sees beträgt aber nur 15—16 m.

Bologoje (-See?) in Rußland (PLOTNIKOW, 1905).

Oberteich in Ostpreußen (DORNER, 1902). Keine

<sup>1)</sup> Neue Fundorte (Zusatz während der Korrektur): Lago Maggiore (8 bis 78 m), St. Moritzer See (42 m; selten), Silser See (23 m; selten).

<sup>2)</sup> Die Tiefenverbreitung ist nach FOREL und DU PLESSIS, 1874, 20—100 m; 1885 gibt der erstgenannte Forscher einen Fundort in 110 m Tiefe an (p. 146) und schreibt ferner: „je l'ai retrouvée dans la région littorale“; nach der Genfer-See-Monographie soll das Tier „jusque dans les fonds de 60 m“ leben (1904, p. 127). DU PLESSIS schreibt 1884: 30—300 m (nur in der Tiefe), 1885: einige bis 150 m; 1886: 10—300 m, 1897: „dès quelques mètres de fond.“ — Zusatz: Nach eigenen Beobachtungen (Sommer 1919) ist *Otomesostoma* in den verschiedensten Tiefen, von 1—1,3 und 2 m ab, sehr häufig.

Tiefenangabe, da aber der Oberteich nach DORNER ein „aus einem kleinen Flößchen angestauter See“ darstellt, beträgt die Tiefe sicher nur ein paar Meter.

Schottland. Hier ist *Otomesostoma* nach MARTIN (1907) in der Tiefe aller von ihm untersuchten „Lochs“ eine der häufigsten Turbellarien. In seichtem Wasser wurde das Tier seltener angetroffen, doch z. B. zweimal in einer Tiefe von nur vier Fuß.

Furesee in Dänemark. Hier fand BRINKMANN (1905) das Tier nur in seichtem Wasser, auf den Bänken mitten im See, dagegen nicht in der Tiefe, wo er überhaupt keine Turbellarien auffinden konnte.

Aus Schweden kann ich selbst drei Fundorte aus zwei weit auseinanderliegenden Gegenden, Gottland und dem Lappländischen Hochgebirge, verzeichnen. Auf Gottland wurde das Tier in einem seeähnlichen, aber sehr seichten (bis 1,5 m) Gewässer des Moorgebiets Mästermyr gefunden (August 1905), in Lappland erbeutete ich im Sommer 1907 *Otomesostoma* teils in dem großen Alpensee Torneträsk in Tiefen von 17 und 100 m, teils in einem kleinen Teich nahe bei Abisko. — Der letztere und noch mehr der erstere Fundort sind von großem Interesse, weil *Otomesostoma* früher nicht in solchen seichten stehenden Gewässern, deren Wasser während des Sommers stark erhitzt wird, beobachtet war.

Im Lojo See in Finnland fand LUTHER (1902, p. 54) *Otomesostoma* nicht in der größten Tiefe (54 m), dagegen „auf seichtem Wasser“.

#### *Dendrocoelum lacteum* (MÜLL.)

Brienzer See bei Brienz, 10 m (1 Ex.). Thuner See bei Hilterfingen, 45 m (1 Ex.). Ob die gefundenen Exemplare der Hauptart oder der von STEINMANN (1909) beschriebenen *var. bathycola* angehörten, kann ich leider nicht angeben, da sie nicht aufbewahrt oder näher untersucht wurden.

Häufige Litoralart. Früher aus der Tiefe des Genfer Sees, des Zürcher Sees (? „*Dendrocoelum* sp.“ FOREL), des Bodensees (HOFER, 1899), des Vierwaldstätter Sees (ZSCHOKKE; Hauptform und *var. bathycola* [„*Pl. cavatica*“; siehe STEINMANN, 1909], des Madüseses (WELTNER, vergl. STEINMANN, l. c.) und des Gardasees (GARBINI, 1894) bekannt. Auch in der Tiefe der beiden von mir



untersuchten Seen hatte HEUSCHER (1901) einige Exemplare gefunden (Thuner See, 30—40 m; für den Briener See keine näheren Angaben).

### Nematodea.

Bei dem Versuche, die drei von mir gefundenen Nematodenarten zu bestimmen, konnte ich eine derselben mit keiner identifizieren, von der eine frühere Beschreibung existiert. Dr. L. A. JÄGERSKIÖLD, Göteborg, dem ich mein Material dieser Art zur Untersuchung übergab, konnte meine Vermutung, daß es sich um eine neue Art handeln dürfte, nur bestätigen und hatte die Güte, eine jetzt im Druck vorliegende Beschreibung der neuen Form ausarbeiten. Die Richtigkeit meiner Bestimmung der zwei übrigen Arten hat er freundlichst kontrolliert.

Aus der Tiefe des Genfer Sees werden von FOREL drei Nematodenarten erwähnt, die auch im Briener und Thuner See vorkommende *Mermis aquatilis*, eine *Dorylaimus*-Art, die häufige Litoralart *D. stagnalis* DUJ., und die ebenfalls litorale Art *Trilobus gracilis* BASTIAN. Im Vierwaldstätter See fand ZSCHOKKE nur zwei *Dorylaimus*-Arten, welche sich wie die von mir gefundene als neue Species herausgestellt haben. — HEUSCHER (1901) erwähnt aus der Tiefe der beiden von mir untersuchten Seen einige nicht bestimmte Nematoden.

Ob die drei nur in der Tiefenfauna gefundenen Nematoden, alle der großen Gattung *Dorylaimus* zugehörig, für diese Orte eigentümlich sind, kann erst bei besserer Kenntnis der europäischen Seichtwasser-Nematoden entschieden werden. Vorläufig können sie wohl zu der bathyischen, nicht glacialen Fauna gerechnet werden; auch die *Mermis*-Art gehört wahrscheinlich hieher. Die übrigen tiefenbewohnenden Nematoden sind resistente Ubiquisten.

Der neue *Dorylaimus crassoides* wurde nur im Thuner See, die übrigen auch im Briener See erbeutet. Alle drei Arten scheinen verhältnismäßig häufig zu sein, besonders *Ironus ignavus*, welcher bis in die größten Tiefen herabsteigt.

#### *Ironus ignavus*. BASTIAN.

Vollständig mit der Beschreibung BASTIAN'S (1866) und besonders mit der genauen Beschreibung DE MANS (1884) übereinstimmend. Länge des ♀ etwa 2,6—3 mm.

Briener See bei Brienz, 60 m (1 ♀, 2 ♂), 200 m (2 ♀, 2 ♂). Thuner See bei Neuhaus, 35 m (1 Ex.); bei Hilterfingen, 100 m (etwa 3 Ex.), 85 m (1 ♀), 70 m (3♀, 1 ♂), 65 m (2 Ex.), 60 m (2 ♀), 50 m (1 ♀), 40 m (zahlreiche Ex.), 25 m (1 ♀).

Neu für die Tiefenfauna. Auch BASTIAN fand diese Art im Wasser, sonst ist sie meines Wissens nur in der Erde beobachtet worden (DE MAN). Besonders im Thuner See gehört sie, wie man sieht, zu den häufigeren Arten.

#### *Dorylaimus crassoides* JÄGERSKIÖLD 1908.

Thuner See bei Hilterfingen, 30 m (2 ♀), 35—45 m (3 ♀, 1 ♂), 40 m (2 ♀, 2 ♂), 50 m (2 ♀, 1 ♂), 70 m (1 ♀), 100 m (5 ♀).

Auch diese nach meinem Material beschriebene Art ist natürlich neu für die Tiefenfauna.

#### *Mermis (Paramermis)<sup>1)</sup> aquatilis* DUJARDIN.

Briener See bei Brienz 60 m (1 ♂). Thuner See bei Neuhaus, 35 m (ein paar ♀); bei Hilterfingen, 25 m (3 ♀, 1 ♂), 35 m, 60 m (ein paar ♀), 100 m (ein paar ♀).

Im Genfer See ist diese Art nach FOREL sehr häufig in der abyssalen sowohl wie in der litoralen Region; sonst kennt man sie aus dem Lac d'Annecy (FOREL, LE ROUX), aus dem Neuchâtel See (FOREL), dem Zuger See, dem Zürcher See (ASPER, 1880, FOREL), dem Bodensee (HOFER, 1899) und dem Comer See (ASPER); ZSCHOKKE (1900) fand *Mermis aquatilis* in vier größeren Rhätikonseen in verschiedenen Tiefen (dagegen nicht im Vierwaldstätter See).<sup>2)</sup>

Die einzige zur Identifizierung genügende Beschreibung dieser Art findet man bei v. LINSTOW (1899) (nach Material aus dem Genfer See). Daß die Identifizierung BUGNIONS (FOREL, 1885, p. 123) mit der alten Art DUJARDIN'S berechtigt war, ist wohl trotz der knappen Beschreibung der letzteren sehr wahrscheinlich.

### Oligochaeta.

Sechs Oligochaeten-Arten wurden in der Tiefe der beiden Seen gefunden, außer *Tubifex ferox* und dem früher nur aus der

<sup>1)</sup> *Paramermis* v. LINSTOW 1899 n. g. für *M. crassa* und *M. aquatilis*.

<sup>2)</sup> Nach der Tabelle p. 141 in der zusammenfassenden Arbeit FOREL'S (1885) wäre *Mermis aquatilis* auch im Vierwaldstätter See gefunden worden; da ein solcher Fund im Text nicht erwähnt wird, liegt hier wahrscheinlich ein Schreibfehler vor.

Tiefe des Vierwaldstätter Sees bekannten *Stylodrilus zschokkei* gemeine Litoralarten. Nur zwei wurden etwas häufiger gefunden (*Tubifex tubifex* und *T. ferox*). Das Vorkommen der beiden an je einem Standort erbeuteten häufigen Litoralarten *Lumbriculus variegatus* und *Stylaria lacustris* ist vielleicht nur ganz zufällig.

Im Genfer See werden von FOREL außer *Tubifex tubifex* nur noch zwei Tiefen-Oligochaeten erwähnt, beide neue von GRUBE beschriebene Species. Durch die Untersuchungen PIGUETS (1906) sind wir aber jetzt über die tiefen- (und überhaupt grund-)bewohnenden Oligochaeten dieses Sees und des Neuchâtelers Sees verhältnismäßig gut unterrichtet. In der Tiefenregion des Genfer Sees fand der erwähnte Forscher 10 Arten (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *T. heuscheri*, *T. barbatus*, *T. velutinus*, *T. ferox*, *Rhyacodrilus lemani*, *Bythonomus lemani*, *Stylodrilus vejdoskyi*, *Bichaeta sanguinea*); die meisten wurden auch im Neuchâtelers See beobachtet, wo außerdem eine weitere Art (*Stylodrilus heringianus*) hinzukommt. Die *Limnodrilus*-Art, die *Tubifex*-Arten und *Bythonomus lemani* wurden häufig, einige derselben in beträchtlichen Tiefen (120 m) erbeutet.

Aus der Tiefe des Vierwaldstätter Sees werden von ZSCHOKKE nicht weniger als 14 Oligochaeten-Arten, 3 jedoch nur bis zur Gattung bestimmt, aufgezählt. Die häufigsten sind die drei auch von mir gefundenen Arten *Tubifex tubifex*, *T. ferox* und *Stylodrilus zschokkei*, ferner *Paranais uncinata* OERST., *Haplotaxis gordioides* HRM. und eine nicht näher bestimmte *Tubifex*-Form. Die übrigen sechs bestimmten Formen wurden nur ein einziges Mal gedredgt.

HEUSCHER (1901) kennt aus der Tiefe (des Thuner Sees) nur zwei von mir nicht gefundene Arten, *T. barbatus* und *T. velutinus*. Durch ausgedehntere Untersuchungen wäre gewiß die Zahl der von mir gefundenen Arten noch weiter zu vermehren.

Die Zusammensetzung der in der Tiefe lebenden Oligochaetenfauna scheint also, soweit man sie jetzt kennt, in den untersuchten Schweizer Seen eine ziemlich wechselnde zu sein. Für den Genfer See, den Vierwaldstätter See und den Thuner und Briener See gemeinsam sind nur *Tubifex tubifex* und *T. ferox*. Gemeinsam für die beiden ersteren Seen ist außerdem *T. heuscheri*, für den Genfer See und die von mir untersuchten Seen *T. barbatus* und *T. velutinus* (nach HEUSCHER), für die beiden letzteren und den Vierwaldstätter See *Stylodrilus zschokkei*.

Mehrere der Tiefenoligochaeten leben fast ausschließlich in dem Bodenschlamm größerer Gewässer (*Tubifex ferox*, *T. heuscheri*, *T. velutinus*, *Bythonomus lemani*, *Stylodrilus zschokkei*, vielleicht auch *Tubifex barbatus* und *Stylodrilus heringianus*). Zwei dieser Arten (*T. velutinus* und *B. lemani*) scheinen oft auf die Tiefenregion beschränkt zu sein (vgl. die Tiefenziffern PIGUETS); die übrigen sind ebenso häufig im seichten Wasser der Litoralregion.

*Tubifex tubifex* (MÜLL.).

Briener See bei Brienz, 25 m (zahlreiche Ex.), 35 m, 60 m (zahlreiche Ex.), 100 m, 200 m, 35 m (Kienholz); bei Iseltwald, 35 m; bei Bönigen, 40 m. Thuner See bei Neuhaus, 60 m (zahlreiche Ex.); bei Hilterfingen, 25 m (zahlreiche Ex.), 40 m.

Früher bekannt aus der Tiefe des Genfer Sees (FOREL, PIGUET), des Neuchâtelers Sees (PIGUET), des Vierwaldstätter Sees und des Lüners Sees (ZSCHOKKE, 1900), des Bieler Sees (J. SCHNEIDER, 1905), des Lac d'Annecy (LE ROUX), des Gardasees (GARBINI, 1894) und des Schwarzen Sees in Böhmen (FRIC und VAVRA, 1897).

*Tubifex* (Subg. *Peloscolex*) *ferox* (EISEN).

Meine Exemplare dieser Art weichen in der Form der Borsten nicht unbedeutend von der Beschreibung EISENS (1885, p. 884 bis 886) ab. Die ventralen Borsten sind ausnahmslos zwiegespalten, und zwar ist an den hinteren der untere Haken abwärts gebogen und bedeutend dicker als der obere; so werden sie auch von EISEN gezeichnet (Taf. III, Fig. 20), im Gegensatz zu seinen Figuren ist aber der untere Haken nicht oder nur sehr unbedeutend länger als der obere.<sup>1)</sup> An den vorderen Ventralborsten ist der untere Haken stets einfach, viel kürzer und meist unbedeutend dicker als der dorsale (nach EISEN ist der ventrale meist 2- bis 3gespalten und dünner als der dorsale). Auch die dorsalen Kammborsten haben eine andere Form als auf den Figuren EISENS. In allen diesen Punkten stimmen meine Tiere jedoch gut mit schwedischen Seichtwasserexemplaren dieser Art überein, wie ich aus einer

<sup>1)</sup> Die Form dieser Borsten stimmt also gut mit einer der Figuren (32 a) RANDOLPHS (1892) seiner *Embolocephalus plicatus* überein; daß diese Art mit *T. ferox* identisch ist, hat MICHAELSEN (1903) gezeigt. Auch BRETSCHER (1900) fand bei einer als var. *pectinatus* der RANDOLPHSchen Art beschriebenen, aber zweifellos mit der von mir beobachteten vollständig identischen Form ausschließlich Borsten des in der zitierten Figur dargestellten Typus.

im Manuskript vorliegenden Beschreibung der Art sehe, welche von dem Verfasser, Dr. H. BRUNANDER (Uppsala), bereitwilligst mir zur Verfügung gestellt worden ist.

Brienzer See bei Brienz, 25 m, 30 m; bei Iseltwald, 35 m. Thuner See bei Neuhaus, 35 m, 60 m (überall wenige bis mehrere Exemplare).

Diese Art war früher aus der Tiefe und der Litoralregion zahlreicher Schweizer Seen bekannt: aus dem Vierwaldstätter See (30—207 m: ZSCHOKKE), dem Genfer See (3, 8, 20, 25 m: PIGUET), dem Neuchâtelers See (6, 11, 18, 28, 30, 64 m: PIGUET), dem Zürcher See (10—12 m: RANDOLPH 1892 [„*Embolocephalus plicatus*“]), ferner aus der Litoralregion zahlreicher kleinerer Seen (BRETSCHER, mehrere Aufsätze in Rev. suisse de Zool., in den älteren als *E. velutinus* var. *plicatus* bezeichnet). — *T. ferox* dürfte zu den typischen, jedoch keineswegs auf die Tiefe beschränkten Bodenbewohnern größerer Gewässer zu zählen sein.<sup>1)</sup> Die oben erwähnten Funde sind wahrscheinlich alle im Schlamm gemacht worden (BRETSCHER gibt jedoch selten die Bodenbeschaffenheit, in keinem Falle die Tiefe an). EISEN fand die Art im Motalastrom (Schweden) in seichtem Wasser; von LILLJEBORG ist sie, wie dieser Autor mitteilt, im Ifösee (Skåne) in tiefem Wasser (25 Faden) angetroffen worden.

Bei der Elb-Untersuchung fand man sie hauptsächlich im Bodenschlamm. Von den wenigen übrigen Fundorten wird die Tiefe und die Bodenbeschaffenheit nicht angegeben.

*Stylaria lacustris* (L.).

Thuner See bei Neuhaus, 35 m (1 Ex.).

Nach DU PLESSIS (1885) lebt diese Art (*St.* „*proboscidea*“) in der Tiefe des Genfer Sees (45—140 m) und auf dem Grund des Joux Sees; von FOREL wird sie nicht erwähnt. HOFER (1899) fand die Art im Boden See (160 m), FUHRMANN (nach PIGUET, 1906 a) im Neuchâtelers See (78 m).

*Lumbriculus variegatus* (MÜLL.).

Thuner See bei Neuhaus, 35 m (1 Ex.).

<sup>1)</sup> Bei der Elbe-Untersuchung wurde *T. ferox* jedoch außer im Grundschlamm des Flusses auch in einem Teich „an Wurzeln von Wasserpflanzen in lehmig-kiesigem Boden“ angetroffen (MICHAELSEN, 1903a). BRETSCHER fand die Art einmal (1903) in einem Torfgraben.

Neu für die Tiefenfauna der subalpinen Seen, im hochgelegenen Lünensee aber nach ZSCHOKKE (1900) „bis zur grössten Tiefe“ hinabsteigend.

*Stylodrilus heringianus* CLAP.

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m, 60 m (wenige Ex.).

Früher von PIGUET in der Tiefe (28 und 30 m, außerdem 6 m) des Neuchâtelers Sees gefunden.

*Stylodrilus zschokkei* BRETSCHER.

BRETSCHER (1905) hat aus der Tiefe des Vierwaldstätter Sees eine neue *Stylodrilus*-Art beschrieben, deren Charakterisierung aber zu einer Identifizierung kaum genügen kann. Er sagt nämlich über den Bau des Tieres nur: „An den konservierten Tieren konnte ich für einmal nichts weiter erkennen, als daß die neue Art durch ihre durchaus einfachspitzigen Borsten von den bis jetzt beschriebenen *Stylodrilis* in immerhin charakteristischer Weise sich unterscheidet.“

Eine von mir gefundene Art dürfte trotz der Knappheit dieser Beschreibung als mit der Art BRETSCHERS identisch bezeichnet werden können, da die Borsten dieselbe einfache Gestalt besitzen; für die Identität spricht ja auch die profunde Lebensweise der beiden Formen. Als Nichtspezialist habe ich meine Exemplare nicht näher untersucht, sie scheinen aber außer betreffs der Borsten in allem Wesentlichen mit *Stylodrilus gabretae* VEJDovsky übereinzustimmen.

Brienzer See bei Brienz, 100 m; Thuner See bei Hilterfingen, 60 m (wenige Ex.).

*Hirudinea.*

*Glossosiphonia complanata* (L.).

(Syn. *Clepsine sexoculata* [BERGM.] )

Thuner See bei Neuhaus, 35 m (1 Ex.).

Plattegel sind früher nicht in der Tiefenfauna beobachtet worden.

*Piscicola geometra* LINNÉ.

Brienzer See bei Bönigen, 60 m. Thuner See bei Hilterfingen, 40 m.

Früher aus der Tiefe des Genfer Sees, des Bodensees (FOREL) und des Vierwaldstätter Sees (ZSCHOKKE: 2 Fänge, 40—45 m) bekannt.

### Bryozoa.

*Fredericella duplessisi* FOREL.

(*Fr. sultana* BLUM. var. *duplessisi*.)

Brienzer See bei Brienz, 35 m, 35 m (Kienholz). Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (zahlreich), 35—45 m (massenhaft), 50 m (zahlreich), 60 m (massenhaft), 65 m (zahlreich), 100 m (zahlreich). — HEUSCHER (1901) fand *Fredericella* zahlreich in der Tiefe des Thuner Sees; im Brienzer See erbeutete er nur einige Kolonien.

Diese charakteristische Tiefseeform, welche von früher her aus der Tiefe zahlreicher subalpiner und einiger alpinen Schweizerseen (Genfer See, Neuchâtel See, Zürcher See, Bodensee, Untersee, Silser See, Silvaplanner See, Comer See [FOREL], Lac d'Annecy [FOREL, LE ROUX], Vierwaldstätter See [FOREL, ZSCHOKKE]) alle Oberengadinenseen (IMHOF, 1887) bekannt ist, gehört auch in dem Thuner See zu den häufigsten Tiefenbewohnern; im Brienzer See wurde sie nur zweimal gefunden. Sie ist wie im Vierwaldstätter See nicht überall gleichförmig verbreitet, sondern lebt in Beständen, die über dem Seegrund unregelmäßig zersprengt sind. In ihrer Form stimmen die Kolonien mit den aus dem Genfer See beschriebenen (FOREL, 1885) überein.

### Cladocera.

Nur eine Cladocere, und zwar eine für die Tiefenfauna neue Art (*Scapholebris mucronata*) wurde an mehreren Orten angetroffen (nur im Thuner See). Die übrigen vier Arten fand ich je nur einmal. Bezüglich zweier derselben ist das abyssale Vorkommen jedoch wahrscheinlich nicht nur zufällig: die eine, *Eurycercus lamellatus*, ist sowohl im Genfer wie im Vierwaldstätter See verbreitet, die andere, *Alona quadrangularis*, wurde in vier Exemplaren angetroffen und ist ebenfalls aus der Tiefe des Genfer Sees (und skandinavischer Seen) bekannt. Eine sechste Art, *Peracantha truncata*, wurde nur in einem wahrscheinlich toten Exemplar gefunden und kann daher kaum noch als ein zufälliges Mitglied der Tiefenfauna anerkannt werden.

Die Cladoceren sind jedenfalls in der Tiefenfauna der untersuchten Schweizer Seen verhältnismäßig spärlich vertreten. FOREL erwähnt aus dem Genfer See sechs Arten; wie häufig dieselben angetroffen wurden, geht aus seiner Darstellung nicht hervor. ZSCHOKKE fand im Vierwaldstätter See nur zwei Cladoceren, außer dem schon erwähnten *Eurycercus lamellatus* (3 Fänge) die auch im Genfer See vorkommende *Sida crystallina* (1 Fang); ob die letztgenannte wirklich der Bodenfauna angehört und nicht, wie schon FOREL vermutete, der pelagischen Fauna entstammt, scheint mir sehr zweifelhaft. Die Tiefenverbreitung der Cladoceren scheint auch ziemlich beschränkt zu sein (vgl. die Tabelle). Die im Thuner See neu aufgefundene Tiefenart *Scapholebris mucronata* wurde jedoch bis in die größten hier untersuchten Tiefen hinunter angetroffen. Die Tiefencladoceren sind alle weitverbreitete eurytherme Arten. *Scapholebris mucronata* ist nach STINGELIN (1906) und KLAUSENER (1908) sogar ein stenothermer Warmwasserbewohner; da die Art in der Tiefe zu leben vermag, ist wohl die Vorliebe für warmes Wasser nicht stark ausgeprägt.

*Scapholebris mucronata* (MÜLL.) Var. *bispinosa* DE GEER.

Von dieser Art fand ich in der Tiefe nur die Var. *bispinosa* DE GEER (= *cornuta* SCHOEDLER) und zwar mit ziemlich stark entwickeltem Stirnfortsatz und ebenso ausgebildeten hintern Schalenstacheln, etwa wie auf der Figur STINGELINS (1895).

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m, 40 m, 50 m, 60 m, 100 m.  
Neu für die Tiefenfauna.

*Eurycercus lamellatus* (MÜLL.)

Thuner See bei Neuhaus, 35 m.

Diese Art ist früher aus der Tiefe mehrerer Seen bekannt: Genfer See (FOREL), Starnberger See (siehe FOREL 1885, p. 216) Vierwaldstätter See (ZSCHOKKE), Untersee (LAUTERBORN und WOLF, 1909), Achensee (IMHOF, 1885), Muojärvi (Finnland) (NORDQVIST, 1888) bekannt. IMHOF (1887) fand die Art auf dem Grund (Tiefe ?) des Silser und des Campferer Sees.

*Simocephalus vetulus* (MÜLL.).

Thuner See bei Neuhaus, 35 m.

Auch diese Art ist schon früher in der Tiefe beobachtet worden. IMHOF (1883) fand sie nämlich in der Tiefe (80 m) des

Lac d'Annecy und (1887) auf dem Grund (Tiefe?) des 34 m tiefen Campfèrer Sees.

*Alona quadrangularis* (MÜLL.).

Brienzer See bei Iseltwald, 35 m (5 Ex.).

Früher aus der Tiefe des Genfer Sees (FOREL) erwähnt; ob dieselbe Art vorgelegen hat, ist jedoch ganz unsicher, da VERNET (1878 a), der das Material FORELS bestimmte, *A. quadrangularis* und *A. affinis* als eine einzige Art betrachtete. Zu welcher der beiden eng verwandten, aber, wie es scheint, deutlich verschiedenen Arten (siehe z. B. STINGELIN, 1906) die in der Tiefe des Neuchâtelers Sees (THIÉBAUD, 1908) und des Lac d'Annecy (LE ROUX, 1907) gefundene *A. affinis* gehört, ist ebenfalls ungewiss.

In der Tiefe skandinavischer Seen scheint *A. quadrangularis* nicht selten zu sein. Schon vor bald einem halben Jahrhundert fand P. E. MÜLLER (1867) in Dänemark eine nach LILLJEBORG (1900) mit dieser Art identische Form (*A. sanguinea*) in einer Tiefe von etwa 16 m. LILLJEBORG selbst hat dieselbe Farbenvarietät sowohl in einem dänischen wie in zwei schwedischen Seen „mitunter in 15—20 Faden Tiefe“ gefunden. Wahrscheinlich gehört zu dieser Art auch die von NORDQVIST (1887) in der Tiefe des Ladogasees (124 m) gefundene *Alona oblonga (affinis)* (vgl. die Bemerkung über die Form des Postabdomens, p. 137).

*Chydorus sphaericus* (MÜLL.).

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (2 Ex.).

Früher aus der Tiefe des Lüner Sees (ZSCHOKKE, 1900) und des Neuchâtelers Sees (THIÉBAUD, 1908) bekannt.

[*Peracantha truncata* (MÜLL.).

Brienzer See bei Brienz, 45 m. Ein wahrscheinlich totes Exemplar.]

**Copepoda.**

Meine Ausbeute an Copepoden war eine unerwartet reiche. Von den 8 Arten wurde höchstens eine (*C. fuscus*) nur zufällig in der Tiefe gefunden, die übrigen wurden in mehreren Exemplaren an verschiedenen Standorten angetroffen (zwei Arten an je 2, die übrigen an resp. 4, 5, 8, 9, 18 Stellen). FOREL erwähnt aus dem

Genfer See nur 4 Arten (2 *Cyclops*- und 2 *Canthocamptus*-Arten); von diesen ist, wenn die Bestimmungen (von VERNET) zuverlässig sind, nur eine Art (*Cycl. viridis*) dem Genfer See und den von mir untersuchten Seen gemeinsam. Aus dem Vierwaldstätter See kennt ZSCHOKKE nur drei Arten, *Cyclops albidus*, *C. strenuus* und *C. viridis*, von welchen die erste nur ein einziges Mal in geringer Tiefe angetroffen wurde; ich habe alle drei wiedergefunden. LE ROUX (1907) kennt aus der Tiefe des Lac d'Annecy keine *Cyclops*- und nur eine *Canthocamptus*-Art. Bei THIÉBAUD findet man dagegen eine stattliche Liste von 13 Arten aus dem Grund des Neuchâtelers Sees; der eigentlichen Tiefenregion (mehr als 20 m) gehören jedoch nur 1 *Cyclops*-Art<sup>1)</sup> und 6 *Canthocamptus*-Arten an.

Die meisten der in der Tiefe der beiden Seen (und der übrigen Schweizer Seen) lebenden Copepoden sind weitverbreitete, eurytherme, in den warmen Flachgewässern der Ebene wie in den hochalpinen Gegenden häufige Arten (*Cyclops viridis*, *C. albidus*, *C. fuscus*, *C. serrulatus*, *C. fimbriatus*). Einige dieser Arten werden von anderen Autoren nicht zu den eurythermen Arten, sondern zu den stenotherm-glacialen Relikten gerechnet; diese Ansicht kann ich nicht teilen (siehe näher S. 90—95). Eine Art, *C. strenuus*, ist jedoch zweifellos ein stenothermer Kaltwasserbewohner. Eine andere, *Canthocamptus crassus*, ist in alpinen oder arktischen Gegenden nicht gefunden worden (ZSCHOKKE, 1900, EKMAN, 1904) und scheint daher einer biologischen Gruppe anzugehören, deren Vorkommen in der Tiefenfauna kaum zu erwarten wäre, nämlich den stenothermen Warmwasserbewohnern; doch ist sie schon früher aus der Tiefe (LILLJEBORG, 1902; THIÉBAUD, 1908) bekannt, weshalb die Zugehörigkeit zu den letzteren sehr unsicher scheint.

<sup>1)</sup> GRAETER verzeichnet in seiner Tabelle (1903, p. 440) 4 *Cyclops*-Arten für die „Tiefenregion“ des Neuchâtelers Sees: *C. serrulatus*, *C. fimbriatus*, *C. viridis*, *C. bicuspidatus*; nach einer Äußerung p. 425 zu urteilen, scheint er dieselben selbst gefunden zu haben. Da diese Funde außer in der Tabelle nirgends erwähnt werden, und die Tiefe nicht angegeben wird, kann ich sie hier nicht berücksichtigen. — LAROCHE (1906, Tabelle 2 und 3) führt dieselben Arten auf und verweist dabei auf GRAETER (p. 32), als dessen Quelle aber FUHRMANN bezeichnet wird. Prof. FUHRMANN schreibt mir jedoch, daß die von ihm gefundenen Arten alle von THIÉBAUD erwähnt werden; dieser Autor verzeichnet aus größerer Tiefe (40 m) nur *C. phaleratus*, aus Tiefen von 20 m oder weniger *C. albidus*, *C. varius* var. *speratus* und *C. fimbriatus*; *C. serrulatus*, *viridis* und *bicuspidatus* werden nicht erwähnt.

Unter den eurythermen Kosmopoliten beansprucht das Vorkommen von *C. fimbriatus* ein gewisses Interesse. Diese Art ist von früher her nicht aus der Tiefe der Schweizer Seen bekannt. (THIÉBAUD fand sie im Neuchâtel See in Tiefen von 6 und 20 m.) Im Thuner und Briener See dagegen gehört sie zu den am häufigsten und in den verschiedensten Tiefen angetroffenen Tieren; deshalb erscheint das Fehlen in den übrigen Seen sehr auffallend, um so mehr, als sie schon früher als ein außerordentlich anpassungsfähiger Ubiquist bekannt war; der sehr charakteristische Bau dürfte auch eine Verwechslung mit jeder andern Art ausschließen. Nach LILLJEBORG (1901) ist die Art in Schweden, wo sie im ganzen Lande verbreitet ist (im Hochgebirge fand sie EKMAN jedoch auffallenderweise nicht), besonders in größeren Gewässern vorhanden; in zwei Seen wurde sie von ihm auch in bedeutender Tiefe (Mälaren 40 m, Fryken 60 m) angetroffen. In der Tat ist *C. fimbriatus* durch seinen ganzen, von den übrigen *Cyclops*-Arten abweichenden äußeren Bau sehr gut dem Bodenleben angepaßt; ich erinnere nur an den gedrungenen, abgeflachten Körper, die kurzen Antennen und Extremitäten, den großen Reichtum an Borsten. Daß diese Art in ebenso hohem Grade wie *C. phaleratus* die Fähigkeit besitzt, auf fester Unterlage zu kriechen, ist auch mehrfach hervorgehoben worden (siehe SCHMEIL, 1892, GRAETER, 1903). Wahrscheinlich wird sie sich bei näherer Nachforschung als ein häufiger Tiefenbewohner erweisen. Zweifellos ist *C. fimbriatus* viel strenger an den Schlamm Boden als die übrigen tiefenbewohnenden *Cyclops*-Arten gebunden: die letzteren schwimmen sicher, wie man wohl aus ihren Gewohnheiten an anderen Standorten schließen kann, frei in der untersten Wasserschicht umher, um dann und wann auf dem Boden zu ruhen.

Aus der Uferfauna der beiden Seen waren früher (HEUSCHER, 1901, LAROCHE, 1906) von den von mir in der Tiefe erbeuteten Copepoden die folgenden bekannt: *C. viridis*, *C. fuscus*, *C. albidus*, *C. fimbriatus* und *C. strenuus*; der letztere lebt auch im Plankton (BURCKHARDT, 1899).

*Cyclops strenuus* FISCHER.

Thuner See bei Hilterfingen, 35 m (mehrere Ex.), 50 m (1 ♀), 60 m (4 ♀), 70 m (zahlreiche Ex.), 100 m (1 ♀).

Diese Art fasse ich in dieselbe Umgrenzung wie LILLJEBORG

(1901, p. 28—33), also mit Ausschluß der wahrscheinlich selbständige Arten oder jedenfalls scharf umschriebene Varietäten repräsentierenden *C. scutifer* G. O. SARS und *C. vicinus* ULIANIN.

Die auch mit dieser Einschränkung sehr variable Art ist im Thuner und Briener See durch eine schlanke Seeform vertreten, welche mit der von SARS (1862, p. 29) als selbständige Art betrachteten, von LILLJEBORG mit Recht als eine Lokalf orm von *C. strenuus* aufgefaßten f. *abyssorum* gut übereinstimmt. Von der typischen Form, d. h. der frühen Frühlingsform der kleinen Gewässer, unterscheiden sich meine Exemplare durch folgende Merkmale: die Borsten auf den Antennen und die Borsten und Stacheln an den Füßen sind länger; von den zwei Stacheln an der Spitze des inneren Zweiges des vierten Fußpaares ist der äußere kürzer als der halbe innere; die Schwanzborsten sind länger; das fünfte Fußpaar ist kräftiger, der Form nach gut mit der Figur LILLJEBORGS (1901, Taf. II, Fig. 22) übereinstimmend. Die Furcalzweige (nach SARS „satis divergentes“) finde ich weniger divergierend als an der Hauptform (nach LILLJEBORG, Taf. II, Fig. 20 und nach eigenen Beobachtungen). Die Länge (des Weibchens) betrug 1,4—1,6 mm; die Tiere waren fast farblos bis hell gelblich gefärbt.

*C. strenuus* ist bekanntlich eine sehr variable Art, deren verschiedene Formen eine teilweise ganz verschiedene Lebensweise führen. Als die typische Form wird von LILLJEBORG die Frühlingsform der kleineren Gewässer betrachtet. In den schwedischen Seen tritt die Art nach diesem Forscher in Form zweier besonderer Formen auf, die beide in der Tiefe leben; die eine, hauptsächlich im westlichen Schweden verbreitet (f. *lacustris*), lebt in geringerer Tiefe und wird nicht selten an der Oberfläche erhalten, die andere (f. *abyssorum*) lebt in der Regel dicht am Boden und in beträchtlicher Tiefe (25—100 m). EKMAN (1907, p. 50) fand in den Planktonproben des Ekoln (Mälaren) nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl erwachsener Tiere dieser letzteren Form und glaubt, daß „die alten Tiere dicht am Boden ihr Leben verbringen und deshalb vom Netz nur gelegentlich aufgefangen wurden, während die Jungen eine planktonische Lebensweise führen“. Ein anderer schwedischer Forscher, F. TRYBOM (1895, p. 17, 1899, p. 18) fand schon früher bei den Untersuchungen zweier Seen, die für Fischereizwecke angestellt wurden, *C. strenuus* f. *abyssorum* nur nahe oder dicht am Boden (in etwa 20 m Tiefe),

dagegen nicht im Plankton. Auch in mehreren finnischen Seen erhielt NORDQVIST (1886) diese Form zahlreich in Dredgefängen aus der Tiefenregion; mit dem Oberflächennetz wurde sie nie erhalten.

Von anderen, namentlich schweizerischen Forschern, wird *C. strenuus* dagegen als eine eigentlich pelagische Art bezeichnet; da sie aber nach dem Vorgang SCHMEILS den planktonischen *C. scutifer* mit der ersteren Art vereinen, ist man nicht sicher, ob ihnen stets der echte *C. strenuus* vorgelegen hat. Nach BURCKHARDT (1900, p. 215—220) leben die Männchen während des ganzen Jahres in den Wasserschichten oberhalb 75 m Tiefe, die untere Verteilungsgrenze der Weibchen liegt im Sommer zwischen 60 und 75 m („einzelne Funde aus größeren Tiefen sind den zahlreichen negativen Fangresultaten gegenüber nicht sicher genug“), im Frühling „in der Nähe des Grundes“. Auch nach ZSCHOKKE (1905) ist die Art pelagisch, sie bequemt sich aber auch an das Leben auf dem Grunde.

Die von mir gefundene f. *abyssorum* dürfte jedoch nach den oben zitierten Beobachtungen schwedischer Forscher eine echte Tiefenform sein, welche als erwachsen ihr Leben mehr oder weniger dicht am Boden zubringt<sup>1)</sup>; hiefür sprechen auch meine eigenen Befunde, indem ich mit dem Schlamm schöpfer, der nur ganz dicht am Grunde befindliche Tiere sammeln kann, verhältnismäßig zahlreiche Exemplare erbeutete. Daß es sich in der Tat um eine besondere, von der planktonischen auch morphologisch abweichende Form handelt, wird durch einen Vergleich der Körperdimensionen mit den von BURCKHARDT (1899, p. 640) mitgeteilten Maßen (vgl. auch GRAETER, 1903, p. 517) erwiesen. Eine Verkürzung des Abdomens, wie sie für die pelagische Form charakteristisch ist, gibt es an meinen Exemplaren nicht, sondern die Körperdimensionen stimmen, mit den S. 27 erwähnten Ausnahmen, mit denjenigen der litoralen Exemplare überein (siehe SCHMEIL, Taf. II, Fig. 12 und GRAETER, l. c.). Etwas Sicheres über das Verhältnis der beiden Formen läßt sich jedoch ohne einen genauen Vergleich in demselben See lebender Exemplare nicht sagen.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Le Roux (1907) hat jedoch im Lac d'Annecy einen mit der in Rede stehenden Form identifizierten *Cyclops* pelagisch gefunden.

<sup>2)</sup> Daher habe ich auch keine genauen Messungen vorgenommen. Zur Orientierung seien nur einige an einem aufs geratewohl gewählten (konservierten) Exemplar genommene Maße mitgeteilt. Wenn die Länge des Cephalothorax

Wie die Befunde ZSCHOKKES zu deuten sind, kann erst durch eine nähere Untersuchung des *C. strenuus* des Vierwaldstätter Sees entschieden werden; entweder ist wohl das Vorkommen am Boden wirklich hier nur zufällig oder — was wahrscheinlicher ist — die pelagischen und die in der Tiefe lebenden Tiere gehören verschiedenen Formen an. — Auch im Briener und Thuner See lebt ein pelagischer *C. strenuus* (BURCKHARDT, 1899, p. 392—393).

Früher in der Tiefe des Vierwaldstätter Sees (4 Fänge, 25—110 m) von ZSCHOKKE gefunden. Nach FOREL (1904) lebt *C. strenuus* in der Tiefe des Genfer Sees; in der Publikation von 1885 wird er jedoch nicht erwähnt. Über das abyssale Vorkommen in Schweden siehe oben.

#### *Cyclops viridis* (JURINE).

Meine Exemplare dieser Art stimmen mit der Beschreibung LILLJEBORGS (1901) überein und gehören also dem typischen *Cyclops viridis*, nicht dem von SCHMEIL nur als eine Varietät, von LILLJEBORG als eine selbständige Art betrachteten *C. gigas*, an.

Briener See bei Brienz, 30 m (1 nicht geschlechtsreifes ♀), 35 m (Kienholz) (2 kaum geschlechtsreife ♀), 45 m (2 nicht geschlechtsreife ♀), 60 m (4 ♀); bei Iseltwald, 35 m (1 kaum geschlechtsreifes ♀). Thuner See bei Neuhaus, 60 m (1 kaum geschlechtsreifes ♀); bei Hilterfingen, 35—45 m (1 ♀), 40 m (1 ♀).

Früher aus der Tiefe des Genfer Sees (als *C. „brevicornis“* CLAUS, FOREL<sup>1)</sup>), des Vierwaldstätter Sees (20 Fänge, 30—206 m, ZSCHOKKE) und des schottischen Loch Ness (SCOURFIELD, 1908) angeführt. HOFER (1899) fand im Bodensee eine blinde Varietät. ZSCHOKKE und wohl auch die übrigen Autoren fassen jedoch die Art in demselben weiten Sinne wie SCHMEIL auf, weshalb es nicht ganz sichergestellt ist, daß der typische *C. viridis* und nicht der jedenfalls biologisch von diesem scharf getrennte *C. gigas* vorgelegen hat. In Schweden fand LILLJEBORG (1901) *C. viridis* ausnahmsweise „in der Tiefe der Seen“.

gleich der von BURCKHARDT angegebenen Ziffer 640 gesetzt wird, so beträgt die Länge der Abdominalsegmente 300 (nach B. 230), der Furca 137 (nach B. 110 [— 130]), der längsten Furcalborsten 380 (nach B. 340).

<sup>1)</sup> In der neuen Genfer-See-Monographie wird *C. viridis* jedoch nicht erwähnt.

*Cyclops albidus* (JURINE).

Brienzer See bei Brienz, 60 m (2 ♀, Länge 2—2,2 mm, 1 ♂).  
Thuner See bei Neuhaus, 35 m (1 ♀, Länge 2 mm, 1 nicht geschlechtsreifes ♀, 1 ♂).

Früher in der Tiefe des Vierwaldstätter Sees (nur 1 Fang, 32 m) gefunden (ZSCHOKKE). THIEBAUD (1908) fand die Art im Neuchâtel See nahe an der oberen Grenze der Tiefenregion (20 m).

*Cyclops fuscus* (JURINE).

Thuner See bei Hilterfingen, 35—45 m (1 ♀, Länge 1,7 mm).  
Neu für die Tiefenfauna.

*Cyclops serrulatus* FISCHER.

Brienzer See bei Brienz, 35 m (Kienholz) (2 ♀, Länge 1,4 bis 1,5 mm), 45 m (2 ♀), 60 m (4 ♀), 75 m (1 ♀, Länge 1,6 mm); bei Iseltwald 35 m (1 ♀). Thuner See bei Neuhaus, 35 m (2 ♀, 1 ♂), bei Hilterfingen 35—45 m (1 ♀), 40 m (1 ♀), 70 m (1 ♂).

Neu für die Tiefenfauna. Von mir wurde diese Art, wie man sieht, an einer auffallend großen Zahl von Dredgestationen erbeutet.

*Cyclops vernalis* FISCHER.

Thuner See bei Hilterfingen, 40 m (2 ♀; Länge 1,3 bzw. 1,5 mm).

Neu für die Tiefenfauna.

*Cyclops bisetosus* REHBERG.

Diese Art scheint sehr selten zu sein; vielleicht hat man sie jedoch häufig mit andern Arten verwechselt. Meines Wissens ist sie früher nur in Skandinavien (SARS, LILLJEBORG, 1901), an fünf Stellen Deutschlands (siehe SCHMEIL, 1892, HARTWIG, 1901), an zwei Orten der Umgebung Basels (GRAETER, 1903), in Essex, England (SCOURFIELD, 1897), im nördlichen Asien (SARS, 1898), bei Tiflis (RICHARD, 1895) und auf Spitzbergen (RICHARD, siehe LILLJEBORG, 1901) gefunden worden. Sie wurde meist nur in kleinen, während des Sommers austrocknenden Gewässern angetroffen (SARS, SCHMEIL). LILLJEBORG fand sie auch meist in solchen, einigemal aber in konstanten kleineren Gewässern oder sogar an den Ufern größerer Seen; der eine der zwei Fundorte GRAETERS ist ebenfalls ein nicht austrocknender Teich; er fand *C. bisetosus* in der „Tiefe“ des kleinen Säckingersees ö. von Basel.

Das Auftreten in der Tiefenfauna, das auch nicht als nur zufällig zu bezeichnen ist (4 Fänge, im ganzen 11 Ex.), war daher vielleicht etwas überraschend, doch ist *C. bisetosus*, wie GRAETER (1903, p. 478) bemerkt, eine kriechende Form.

Meine Exemplare stimmen jedenfalls vollständig mit den Beschreibungen SCHMEILS und LILLJEBORGS überein, weshalb ich eine Verwechslung mit dem sehr ähnlichen *C. vernalis* als ausgeschlossen bezeichnen kann. Das Receptaculum seminis, auf dessen Bau SCHMEIL das größte Gewicht legt, ist dem von ihm und von LILLJEBORG abgebildeten ähnlich, das vierte Fußglied, dem der letztgenannte Forscher die größte systematische Bedeutung zumißt, stimmt mit seiner Beschreibung und seinen Figuren überein (der Längenunterschied zwischen den beiden Stacheln ist jedoch bisweilen etwas geringer). Die Furcalzweige sind denjenigen von *C. bisetosus* vollkommen ähnlich und zwar nicht nur in ihrer Länge, sondern auch im Vorkommen einiger kleinen Borsten am vordersten Drittel. Auch die Furcalborsten sind wie bei *C. bisetosus* gebaut (von den beiden kürzeren Borsten ist die äußere länger und borstenähnlich; bei *C. vernalis* ist sie, wie ich auch an eigenen Präparaten beobachtet habe, kürzer als die innere und mehr stachelähnlich). Länge etwa 1,2—1,5 mm.

Brienzer See bei Brienz, 45 m (1 nicht geschlechtsreifes ♀), 60 m (2 ♀), 100 m (7 ♀, Länge etwa 1,5 mm). Thuner See bei Hilterfingen, 35—45 m (1 ♀).

Neu für die Tiefenfauna.

*Cyclops fimbriatus* FISCHER.

Brienzer See bei Brienz, 30 m (2 ♀, 1 ♂), 35 m (1 ♀), 35 m (Kienholz) (15—20 Ex.), 45 m (1 ♀), 60 m (1 ♀), 75 m (1 ♀), 100 m (1 ♀), 200 m (1 ♀); bei Iseltwald, 35 m (mehrere ♀). Thuner See bei Neuhaus, 35 m (2 ♂), 60 m (16 ♀); bei Hilterfingen, 25 m (mehrere ♀), 30 m (1 ♀), 50 m (1 ♀), 60 m (3 ♀, 1 ♂), 65 m (2 ♀), 100 m (4 ♀, 1 ♂), 100 m (anderes Lokal, zahlreiche Ex.).

Neu für die schweizerische Tiefenfauna, im Thuner und im Brienzer See aber eines der häufigsten Tiefentiere. Über das abyssale Vorkommen in Schweden siehe oben.

*Canthocamptus crassus* G. O. SARS.

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (wenige Ex.), 40 m (2 ♀, 1 ♂).



Früher in der Tiefe des Neuchâtelers Sees (40 m) gefunden (THIÉBAUD, 1908). LILLJEBORG erwähnt schon 1902 *C. crassus* aus der Tiefe des Ekoln (Mälaren) in Schweden.

### Ostracoda.

Die Bestimmung der Ostracoden verdanke ich der freundlichen Hilfe von Dr. S. EKMAN, der mir auch die unten als Zitate angeführten Bemerkungen über den Bau einiger Arten sowie die Figuren zur Veröffentlichung überlassen hat.

Die in der Tiefe der beiden Seen gefundenen Ostracodenarten sind verhältnismäßig zahlreich (11 Species). Vielleicht nur zufällig in die Tiefe herabgewanderte Arten sind die drei je nur einmal in geringer Tiefe (25—35 m) und in wenigen Exemplaren gefundenen Arten *Cypria exsculpta*, *Cyclocypris serena* und *Cypridopsella villosa*; diese Litoralarten wurden auch nicht in der Tiefe des Vierwaldstätter Sees angetroffen.

Ein Vergleich mit der Tiefenostracodenfauna anderer Seen ist eigentlich nur bezüglich derjenigen des Vierwaldstätter Sees möglich. ZSCHOKKE hat im Vierwaldstätter See 6 Ostracoden-Arten gefunden, und von diesen wurden zwei außerordentlich häufig erbeutet (*Cypria ophthalmica*, 28 Fänge; *Candona neglecta*, 49 Fänge). Diese beiden Arten und, mit Ausnahme von *Candona candida* MÜLL., auch die übrigen von ZSCHOKKE erwähnten Ostracoden sind von mir wiedergefunden worden. Die im Vierwaldstätter See nicht gefundene Cytheride *Leucocythere mirabilis* wurde von mir in besonders großer Individuenzahl erbeutet.

Aus zahlreichen andern Schweizer Seen sind zwar viele Ostracoden bekannt, und mehrere derselben wurden auch in der Tiefe gefunden (KAUFMANN, 1896, 1900), doch sind die Angaben über das Vorkommen sehr mangelhaft. Einige Arten, die Cytheriden, leben sicher in der Tiefenregion zahlreicher Seen, wenngleich sie zweifellos nicht auf dieselbe beschränkt sind (vgl. näher den allgemeinen Teil). Auch mehrere Cypriden wurden, wie es scheint, von KAUFMANN (1900) in der Tiefe gefunden, doch äußert er sich nur sehr unbestimmt (p. 243: „*Candona*-Arten,<sup>1)</sup> *Iliocypris gibba*,

<sup>1)</sup> HEUSCHER (1901, p. 96) nimmt unter die Tiefenbewohner des Brienzer Sees *Candona candida* auf und verweist dabei auf KAUFMANN; dieser erwähnt nun zwar die Art aus dem genannten See (p. 385); daß sie in der Tiefe gefunden wurde, wird jedoch nirgends gesagt.

*Cypridopsis vidua* und *Cyclocypris* kommen in der Tiefenfauna häufig vor; ich fand sie in Tiefen bis zu 30 m ziemlich überall“).

Die Tiefenostracoden gehören wie in andern Schweizer Seen zwei verschiedenen Familien, *Cypridae* und *Cytheridae*, an. Die Arten der ersteren Familie sind alle kosmopolitische, eurytherme Litoralarten. Die Cytheriden dagegen sind bekanntlich eine hauptsächlich marine Gruppe; die in der Tiefenfauna auftretenden Süßwasserarten werden von ZSCHOKKE und andern für „marin-glaciale Relikte“ erklärt, die am Ende der letzten Vergletscherung das Meer verlassen haben sollen. Ich kann diese Ansicht nicht teilen, sondern betrachte die Cytheriden wie die S. 7 erwähnten Turbellarien als einer älteren Süßwasserfauna angehörig; die Ansicht, daß sie stenotherme Kaltwassertiere und glaciale Relikte sind, finde ich ebenfalls nicht hinreichend begründet. Eine ausführliche Erörterung dieser Frage findet man im allgemeinen Teil, S. 74 ff.

Außer den unten erwähnten Formen fand Dr. EKMAN in meinem Material mehrere leere Schalen und Junge nicht näher bestimmbarer *Candona*-Arten (Thuner See, 30, 50, 60, 100 m; Brienzer See, 35, 60 m).

### Familie *Cypridae*.

#### *Cypria ophthalmica* (JURINE).

Thuner See bei Neuhaus, 60 m (2 Ex.); bei Hilterfingen, 65 m (1 ♀, Länge 0,63 mm; nach KAUFMANN 0,61 mm), 70 m (2 Ex.).

Früher bekannt aus der Tiefe des Lünensees (70—100 m), des Vierwaldstätter Sees (ZSCHOKKE; im letzteren sehr häufig: 28 Fänge in Tiefen von 30—214 m), des Neuchâtelers Sees (THIÉBAUD, 1908) des Schwarzen Sees im Böhmerwald (FRIČ u. VAVRA, 1897) und des schottischen Loch Ness (SCOURFIELD, 1908). KAUFMANN erwähnt die Art aus dem Thuner See (1900, p. 341), ob sie auch in der Tiefe gefunden wurde, geht jedoch aus seinen Worten nicht hervor (über das Vorkommen im allgemeinen schreibt er: „in den Seen dürfte sie ausschließlich litoral sein, doch geht sie am Grunde auch ziemlich weit in die Tiefe“).

#### *Cypria exsculpta* (FISCHER).

Thuner See bei Neuhaus, 35 m (Länge 0,83, Höhe 0,57 mm).  
Neu für die Tiefenfauna.

*Cyclocypris laevis* (MÜLL.).

Brienzer See bei Brienz, 45 m.

Früher aus der Tiefe des Lünensees (70—100 m) und des Vierwaldstätter Sees (3 Fänge, 33—65 m) [ZSCHOKKE] bekannt. Auch KAUFMANN scheint diese Art in der Tiefenregion gefunden zu haben. Außerhalb der Schweiz ist *C. laevis* in der Tiefe (bis 35 m) des Teufelsees in Böhmen gefunden worden (FRÍČ und VAVRA, 1897).

*Cyclocypris serena* KOCH.

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (1 Ex., Länge 0,61 mm).

Neu für die Tiefenfauna. KAUFMANN (1900, p. 327) fand diese Art im Thuner See, wahrscheinlich, da nichts Näheres ausgesagt wird, in der Litoralregion.

*Cypridopsella villosa* JURINE.

Brienzer See bei Iseltwald, 35 m (einige Ex., Länge 0,69 bis 0,72 mm, nach KAUFMANN 0,68 mm).

Neu für die Tiefenfauna. Nach KAUFMANN (1900, p. 313) lebt diese Art vorzugsweise in Gräben mit wenig Wasser, „in größern Gewässern nur vereinzelt“.

*Candona neglecta* G. O. SARS.

Brienzer See bei Brienz, 200 m (1 ♂, Länge 1,33 mm). Thuner See bei Hilterfingen, 35 m (? eine leere Schale), 65 m (? leere Schalen).

Früher aus der Tiefe des Vierwaldstätter Sees (sehr häufig: 49 Fänge in Tiefen von 27—214 m) bekannt (ZSCHOKKE).

*Candona studeri* KAUFMANN.

Thuner See bei Hilterfingen, 70 m (3 Ex., Länge des ♀ 1,05, des ♂ 1,25 mm).

Früher bekannt aus der Tiefe des Neuchâtelers Sees (20—60 m) (THIÉBAUD, 1908) und aus dem Grund des Bieler Sees (J. SCHNEIDER, 1905; keine Tiefenangabe, wahrscheinlich aber in der Tiefe gefunden).

*Candona devexa* KAUFMANN.

Brienzer See bei Brienz 60 m (5 ♀, 1 ♂). Thuner See bei Hilterfingen, 35—45 m (?) (einige Ex.).

Neu für die Tiefenfauna.

Familie *Cytheridae*.

*Cytheridea lacustris* (G. O. SARS) var.

„Stimmt bezüglich der Extremitäten und der äußeren weiblichen Organe mit der Beschreibung KAUFMANN'S (1896) überein. Kiemenblatt der Maxille mit nur 15 Borsten. Die abweichende Form der Schale ist aus Fig. 1 ersichtlich. Länge 0,85, Höhe 0,5 mm.“ (EKMAN).

Thuner See bei Hilterfingen, 35 m (4 Ex.).

Früher ist diese Art aus der Tiefe aller größeren und mehrerer mittelgroßen Schweizer Seen bekannt; siehe Näheres bei KAUFMANN [1896], der sie auch aus den beiden von mir untersuchten Seen erwähnt. SARS (1863, 1890) fand *C. lacustris* in Norwegen in der

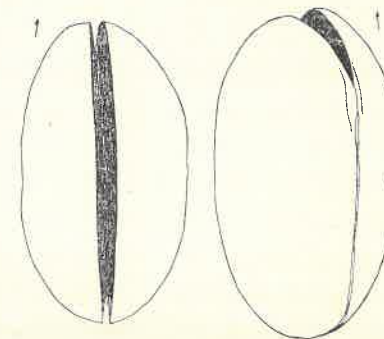


Fig. 1. *Cytheridea lacustris* var. (S. EKMAN gez.).

Tiefe mehrerer größerer Seen und außerdem in einigen hoch gelegenen Gebirgsseen. LILLJEBORG hat *C. lacustris* in mehreren schwedischen Seen gefunden, seine Ostracodenforschungen wurden aber größtenteils nie publiziert (eine Liste von 30 Arten hat er 1883 in einem Fischereiausstellungskataloge veröffentlicht<sup>1)</sup>). In Dänemark fand JENSEN (1904) die Art „nur in großen Seen auf ziemlich tiefem Wasser“. BRADY (1866) und BRADY u. NORMAN (1889) erwähnen *C. lacustris* aus zahlreichen Seen und anderen Gewässern in England, Schottland und Irland, geben aber keine einzige Tiefenangabe, sagen nicht einmal, ob sie die Art in der Tiefe oder in der Uferregion gesammelt haben. In Deutschland ist *C. lacustris* nur von HARTWIG (1897, 1898) und SCOURFIELD (1897a) (dagegen nicht von MÜLLER) gefunden worden; der erstgenannte Forscher begegnete der Art in einigen Seen in Brandenburg (Zenssee, 25 m

<sup>1)</sup> Ich habe die Cytheriden der reichhaltigen, von LILLJEBORG zusammengebrachten und von ihm bestimmten Ostracodsammlung durchgegangen und bin daher in der Lage, das folgende Fundortsverzeichnis zu veröffentlichen; ich nehme dabei sowohl die Tiefenlokale wie die übrigen mit: Die Bucht Ekoln im Mälaren, 7 m, 25 m, 25—35 m, 35 m; Mälaren, 42 m; Ifösjön (Skåne), 45 m; die Bucht Dettern im Vänern (höchste Tiefe 7 m); Storsjön (Jämtland), 23 m; Geautasjön (Ume Lappmark); Sumpf bei Uppsala (Läby träsk).

Tiefe; Kremmener See, 2 m Tiefe; Mohriner See, 30 m Tiefe, eine leere Schale). SCOURFIELD erwähnt *C. lacustris* aus dem kl. Plöner-See (keine Tiefenangabe).

Hierzu kommen einige Funde in spätglacialen Süßwassertonen in Dänemark (HARTZ, 1902). Über das fossile Vorkommen in Storbritanien siehe unten.

Die oben erwähnten Fundorte gehören alle Mittel- und Nordeuropa an, es liegen aber einzelne Beobachtungen vor, welche auf eine viel ausgedehntere Verbreitung der Art hindeuten; MASI (1905) fand *C. lacustris* in zwei Seen der Umgebung von Rom; schon früher war sie von SÄRS (1903) im Material aus einem See im Altai (Tooshin-kol) nachgewiesen worden.

*Limnocythere sancti-patricii* BRADY u. ROBERTSON var.

„Bezüglich des Baues der Extremitäten und der weiblichen und männlichen äußeren Genitalorgane vollständig mit der Beschreibung KAUFMANNS übereinstimmend. Nur die Schale hat eine abweichende Gestalt.

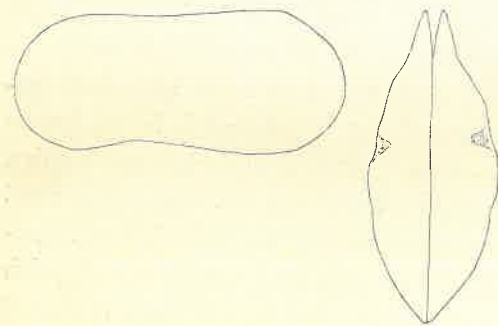


Fig. 2. *Limnocythere sancti-patricii* var. (S. EKMAN gez.).

Das Männchen: Die Form der Schale siehe Fig. 2. Das Verhältnis zwischen Länge und Höhe ist etwas variabel (0,84 — 0,41 und 0,85 — 0,38 mm).

Das Weibchen: Von der Seite gesehen hat die Schale dieselbe Form wie auf der Figur KAUFMANN'S. Von oben gesehen ist sie der Schale des Männchens sehr ähnlich, die Höckerchen nicht stärker als bei dem letzteren hervortretend; vor allem unterscheidet sich die Schale in dieser Beobachtungslage von derjenigen der typischen Form durch das Fehlen flügelähnlicher Ausbuchtungen am hinteren Teile“ (EKMAN).

Brienzer See bei Brienz, 60 m (1 Ex.); bei Iseltwald, 35 m (5 ausgewachsene, 1 junges Ex.). Thuner See bei Neuhaus, 35 m (1 ♀, 1 ♂); bei Brienz, 35 — 45 m (leere Schalen von 3 Ex.).

Diese Art ist wie die vorige in der Tiefe fast aller großen

und mittelgroßen Seen der Schweiz gefunden worden (siehe KAUFMANN, 1896)<sup>1)</sup>. Andere, etwas verschiedenartige schweizerische Fundorte sind der Lac des Brenets, wo ZSCHOKKE (1894) eine nach KAUFMANN mit *L. sancti-patricii* identische Form fand (in der Litoralregion). THIÉBAUD (1908) fand die Art an derselben Stelle, im Doubs und außerdem in dem Vieille Thielle, einem alten Flußlauf mit schwach fließendem, im Sommer sehr warmem Wasser („l'eau, toujours trouble, à courant très faible, se réchauffe beaucoup en été“). Von SÄRS (1890) wurde sie in Norwegen (Mjösen), von LILLJEBORG<sup>2)</sup> in Schweden beobachtet. BRADY (1866) und BRADY u. NORMAN (1889) erwähnen auch diese Art aus zahlreichen Gewässern in England, Schottland und Irland; Tiefenangaben fehlen jedoch vollständig. DADAY (1903) fand *L. sancti-patricii* in drei Seen und einem Fischteich in der Umgebung vom Balaton; nach den in einer früheren, ungarisch geschriebenen Arbeit (1900) veröffentlichten Untersuchungen scheint die Anzahl der übrigen ungarischen Fundorte ziemlich bedeutend zu sein. In Deutschland hat nur HARTWIG (1897, 1898) diese Art gefunden: Schwielowsee in Brandenburg, 8 m Tiefe; Müggelsee, „durchschnittlich 6—7 m tief, die größte Tiefe beträgt 8 m und noch etwas darüber“; ferner leere Schalen im Zenssee (wie es scheint in 25 m Tiefe) und im Mohriner See (in 30 m Tiefe?).

FRIČ und VAVRA (1901) fanden *L. sancti-patricii* im sandigen Bodenschlamm der Elbe in Böhmen.

Auch diese Art ist in Nordeuropa fossil gefunden worden; man kennt sie in Dänemark aus spätglacialen Süßwassertonen (HARTZ, 1902), in Schweden aus Schichten der Ancycluszeit, während welcher sie u. a. im Ancyclus-See lebte (MUNTHER, 1910).

*Leucocythere mirabilis* KAUFMANN.

Brienzer See bei Brienz, 55 m (1 Ex.), 60 m (47 Ex.).

<sup>1)</sup> LE ROUX (1907) erwähnt aus dem Lac d'Annecy eine Cytheride, für welche er noch den alten Namen *Acanthopus elongatus* VERNET gebraucht; die grundlegende Arbeit KAUFMANN'S ist ihm offenbar unbekannt gewesen, da er die fast 20 Jahre früher sichergestellte Identität dieser Form, welche nach ihm „n'a encore été signalé qu'en peu de points“, mit *L. sancti-patricii* übersehen hat.

<sup>2)</sup> In den Sammlungen LILLJEBORG'S finden sich Exemplare dieser Art von folgenden drei Orten: die Bucht Ekoln im Mälaren, Vättern (im Hafen bei Hästhölm) und Wärfjärden nahe Neder Kalix (Bottnischer Busen).

Diese Art ist früher nur von KAUFMANN (1896) gefunden worden. Er beobachtete sie im Briener See und im Thuner See, außerdem nur im Genfer See.

### *Isopoda.*

*Asellus foreli* BLANC.

(*Asellus cavaticus* SCHIÖDTE var. *foreli*.)

Briener See bei Iseltwald, 35 m.

Im Vierwaldstätter See (ZSCHÖKKE) gehört diese Art zu den häufigsten Tiefenformen (87 Fänge, 25—170 m), im Genfer See ist sie nach FOREL (1904, p. 92, vgl. auch BLANC 1879) häufig nur in den größeren Tiefen; sonst ist sie bloß aus dem Lac du Bourget (IMHOF, 1883), dem Lac d'Annecy (FOREL, LE ROUX) und dem Bodensee (HOFER, 1899) bekannt. Ich fand nur einmal und in geringer Tiefe einige Exemplare. Der Gedanke liegt nahe, daß das spärliche Vorkommen in den von mir untersuchten Seen nur scheinbar und auf Rechnung der Fangmethode zu setzen ist. Dies kann jedoch kaum der Fall sein; auch ZSCHÖKKE wandte bei seinen (bisher veröffentlichten) Untersuchungen fast ausschließlich dasselbe Gerät, den FORELSCHEN Schlammshöpfer, an. Daß *A. foreli* im Vierwaldstätter See besonders häufig ist, wird übrigens schon von FOREL (1885, p. 135) hervorgehoben („cette espèce, rare dans le Léman, est très fréquente dans ce lac“).

Über die tiergeographische Stellung dieser Art siehe S. 96.

### *Hydracarinae.*

Die Bestimmung der Hydracarinen hat Dr. C. WALTER, Basel, übernommen. Über eine neue und einige wenig bekannte Arten hat er in einer schon im Druck vorliegenden Mitteilung (1908) berichtet. An anderer Stelle hat er gleichzeitig auch einige biologische Bemerkungen über die von mir und anderen in der Tiefe von Seen gefundenen Formen geliefert (1908 a).

WALTER teilt mit Recht die seebewohnenden Hydracarinen in zwei Gruppen, in die Uferfauna und in „eine aus spezifischen Arten zusammengesetzte Tiefenfauna, die teilweise nordischen Charakter hat“. Nur die Arten der letzteren Gruppe will er, wie es scheint, zur eigentlichen Tiefenfauna rechnen; die von FOREL angegebene obere Grenze derselben wäre daher wenigstens für die Wasser-

milben zu verdoppeln. Es ist dabei zu bemerken, daß FOREL (1885, p. 67, 163) diese Grenze nicht, wie WALTER schreibt, bei 15, sondern bei 25 (oder 30) m ansetzt; eine Differenz ist also in dieser Frage nicht vorhanden. Ferner dürfte die Tiefenfauna auch bei dieser Gruppe nicht nur spezifische Tiefenarten, sondern auch herabgewanderte Litoralarten einschließen. Ganz richtig ist daher, daß die von FOREL angeführten Tiefenhydracarinen „in großer Mehrheit viel eher litorale Formen“ sind; im Genfer See wurden aber mehrere dieser Arten bis in beträchtliche Tiefen hinab häufig angetroffen (so z. B. *Hygrobates longipalpis* Herm., nach FOREL „très abondant dans toute la région profonde, aussi bien dans la zone supérieure . . . que dans les plus grands fonds“). In anderen Seen scheinen dagegen die Litoralformen keine regelmäßigen Bewohner der Tiefenregion zu sein, so im Vierwaldstätter See, wo ZSCHÖKKE keine einzige Litoralart fand, und im Thuner und Briener See, wo ich nur an einer Stelle eine sicher hierher gehörige Hydracarine (*Limnesia maculata*) konstatieren konnte.

Zu der Gruppe der speziellen Tiefenhydracarinen gehören zwei oder drei Arten, welche von ZSCHÖKKE und andern als glaciale Relikte betrachtet werden; bezüglich einer derselben, der auch von mir gefundenen Art *Hygrobates albinus*, dürfte diese Annahme berechtigt sein (siehe hierüber S. 97). Bei den übrigen Angehörigen dieser Gruppe sind meiner Ansicht nach keine deutlichen Anzeichen einer glacialen Herkunft zu finden; es gilt dies sowohl von *Lebertia tauinsignita*, die von andern als Relikt in Anspruch genommen wurde, wie von zwei bisher nur in der Tiefe und dort nur ganz vereinzelt gefundenen, von WALTER beschriebenen Arten: *Tiphys zschokkei* aus dem Vierwaldstätter und *Xystonotus bidentatus* aus dem Thuner See; der nächste Verwandte dieser letzteren Art, eine amerikanische Species derselben Gattung, ist ebenfalls eine Seeform (siehe WALTER). Daß diese Arten ausschließlich auf die Tiefenregion beschränkt sein sollten, erscheint mir höchst unsicher; wahrscheinlicher kommt es mir vor, daß sie einer dem Leben auf dem Grund größerer Seen angepaßten, nicht aber von der Tiefe abhängigen Fauna angehören.

*Hygrobates albinus* S. THOR.

Einige Bemerkungen über den Bau der von mir gesammelten Exemplare dieser Art findet man bei WALTER (1908, p. 15—16).

Brienzer See bei Brienz, 30 m, 35 m (Kienholz), 45 m, 60 m.  
Thuner See bei Hilterfingen, 25 m, 35—45 m, 60 m, 65 m, 70 m.

In der Tiefe des Brienzer und des Thuner Sees ist diese Art, wie man sieht, verhältnismäßig sehr häufig. Im Vierwaldstätter See fand sie ZSCHOKKE neunmal in Tiefen von 35—63 m (vgl. jedoch unten S. 97). Im Genfer See ist sie dagegen noch nicht sicher nachgewiesen worden.

*Limnesia maculata* (MÜLL.).

Brienzer See bei Iseltwald, 35 m.

Früher bekannt aus der Tiefe des Genfer Sees (50 m) (WALTER, 1907, p. 436) und aus dem Grund des Untersees (10—22 m) und des Hallwylersees (15 m) (WALTER, 1908 a).

*Xystonotus bidentatus* WALTER.

Diese von WALTER (1908, p. 2—15, Fig. 9, 10, 11) nach meinem Material beschriebene Art fand ich in der Tiefe des Thuner Sees bei Hilterfingen, 100 m (1 Ex.).

*Lebertia* sp.

Ich nehme diese Hydracarine mit, trotzdem sie nicht zur Art bestimmt werden konnte, da die gefundene Nymphe von WALTER (1908, p. 12, Fig. 8) beschrieben und abgebildet (Palpus) worden ist.

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (1 Nymphe).

Eine *Lebertia*-Art, *Lebertia (Neolebertia) tauinsignita* (LEBERT) ist schon früher in der Tiefe zweier Schweizer Seen gefunden worden (Genfer See: FOREL; Vierwaldstätter See: ZSCHOKKE). Die von mir erbeutete Nymphe stimmt indessen nach WALTER (1908 a, p. 355) nicht mit derjenigen dieser Art überein.

**Diptera.**

(Chironomiden-Larven.)

Die Chironomiden-Larven bilden bekanntlich überall einen wichtigen Teil der Tiefenfauna, doch sind sie bisher entweder überhaupt nicht bestimmt worden, oder die Bestimmungen sind ganz unzuverlässig. Auch aus dem Brienzer und dem Thuner See werden von HEUSCHER (1901) „*Chironomus*“- und „*Tanypus*-Larven“ erwähnt; eine Form wird sogar unter einem Speciesnamen („*Chironomus plumosus*“) angeführt.

Mein Material von Chironomiden-Larven hat Dr. A. THIENEMANN, Münster, in sehr dankenswerter Weise durchgegangen und es, soweit es beim heutigen unvollkommenen Stande der Kenntnisse über den Zusammenhang mit erhaltenen Insekten möglich ist, bestimmt. Was unten als Zitat angeführt wird, stammt aus der Feder Dr. THIENEMANNS und ist mir von ihm zur Verfügung gestellt worden. Über die bei der Bestimmung von Chironomiden-Larven zu verfolgenden Prinzipien hat er, nachdem ich das Folgende schon erhalten hatte, eine besondere Mitteilung publiziert (1908 a); die Gruppen, in welche die Larven und Puppen eingeteilt werden können, mögen nach derselben „jede etwa einer Subfamilie entsprechen“.

„Die vorliegenden Chironomiden lassen sich wie folgt bestimmen“:

„*Orthocladius*-Gruppe.

Zu dieser Gruppe (Gattungen *Cricotopus*, *Orthocladius*, *Trichocladius*, *Trissocladius*, *Psectrocladius*, *Dactylocadius*, *Camptocadius* etc.) gehören eine große Zahl von Larven, die sich auf verschiedene Arten verteilen; genauere Art- oder auch nur Gattungsbestimmung ist zurzeit unmöglich.“

Brienzer See bei Brienz, 25 m, 30 m, 35 m, 55 m, 75 m, 100 m, 200 m; bei Iseltwald, 35 m; bei Bönigen, 40 m. Thuner See bei Neuhaus, 35 m; bei Hilterfingen, 25 m, 35—45 m, 40 m, 60 m, 65 m, 70 m, 85 m.

„*Tanytarsus*-Gruppe.

Diese Gruppe wird zurzeit nur durch die Gattung *Tanytarsus* WULP. gebildet; doch wird diese Gattung in Zukunft sicher in mehrere aufgeteilt werden müssen. Charakterisiert sind die zu dieser Gruppe zu zählenden Larven vor allem durch den Besitz langgestielter „LAUTERBORNSCHER Organe“. Die hier vorliegenden Larven der *Tanytarsus*-Gruppe gehören zu verschiedenen, nicht näher bestimmbareren Arten. — Am Kopfe und Hinterende der *Tanytarsus*-Larven unserer flachen Wiesengräben usw. findet man sehr häufig Vorticellidenkolonien (*Opercularia* oder *Epistylis* sp.). Am Kopfe der Larven aus dem Thuner See bei Hilterfingen, 65 m, fanden sich ebensolche Kolonien.“

Brienzer See bei Brienz, 60 m. Thuner See bei Neuhaus, 60 m; bei Hilterfingen, 35 m, 50 m (auch Puppen), 65 m, 70 m, 85 m.

„*Tanypus*-Gruppe (*Tanypinæ*).

Auch die zu dieser Subfamilie gehörenden Larven sind nicht der Art oder Gattung nach zu bestimmen.“

Brienzer See bei Brienz, 30 m, 35 m (Kienholz) (sehr häufig); bei Bönigen, 60 m. Thuner See bei Neuhaus, 60 m; bei Hilterfingen, 30 m, 35—45 m, 100 m, 100 m (anderes Lokal).

*Ceratopogon* sp.

Brienzer See bei Brienz, 25; bei Iseltwald, 35 m. Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (stets wenige Ex.).

*Ceratopogon*-Larven sind von früher her nicht als Mitglieder der Tiefenfauna bekannt.

„Auffallend erscheint mir das völlige Fehlen von Larven aus der Gattung *Chironomus* (im engeren Sinne). Einige Puppen (Brienzer See bei Brienz, 60 m, bei Iseltwald, 35 m) können eventuell zu *Chironomus* gehören, doch ist die Bestimmung ganz unsicher. Dieses Fehlen kann bei der großen Zahl der Fänge kaum ein zufälliges sein.“

„Zur Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees gehören nach ZSCHOKKE (1906) folgende *Chironomiden*:<sup>1)</sup>

*Ablabesmya* JOHANNSEN (?) (14 Fänge, 30—155 m).

*Chironomus* MEIG. sp. (8 Fänge, 32—115 m).

„ *flavus* JOHANNSEN (?) (45 Fänge, 25—198 m).

*Tanytarsus gmundensis* EGGER (?) (46 Fänge, 25—214 m).

*Tanypus choreus* MEIG. (53 Fänge, 25—206 m).

Hierzu ist zu bemerken, daß die hier angegebenen genauen Namen natürlich durchaus keinen Anspruch auf Richtigkeit machen können. *Ablabesmya* + *Tanypus choreus* = die von mir als *Tanypinæ* bestimmten Formen. *Chironomus* MEIG. sp. kann alles Mögliche sein. *Chironomus flavus* = die von mir als Angehörige der *Orthocladus*-Gruppe bezeichneten Tiere. *Tanytarsus gmundensis* EGGER (VON STEINMANN, Tierwelt der Gebirgsbäche, p. 80, als *Tanytarsus dives* JOHANNSEN bezeichnet) = *Tanytarsus*-Gruppe.

Genauere Bestimmungen kann zurzeit auch der beste Chironomidenkenner nicht geben.“

<sup>1)</sup> Von P. STEINMANN bestimmt.

*Mollusca.*

Die 10 (11?) von mir in der Tiefe gefundenen Mollusken-Arten sind von Herrn Cand. phil. N. ODHNER, Stockholm, bestimmt worden. Aus dem Brienzer See waren früher 7, aus dem Thuner See 16 zur Species bestimmte Mollusken bekannt (siehe HEUSCHER, 1901). In der Tiefe des Brienzer Sees fand HEUSCHER nur leere Schalen und nicht näher bestimmte Pisidien, aus dem Thuner See dagegen kennt er 5 Tiefenarten (in einer Probe aus 30—40 m Tiefe beobachtet); drei von diesen (*Valvata piscinalis*, *Pisidium urinator*, *P. nitidum*) wurden auch von mir (das letztere jedoch nur im Brienzer See) gefunden, zwei andere Arten (*Bythinia tentaculata* und *Pisidium fossarinum*) finden sich in meinem Material nicht.

Von der Tiefenmolluskenfauna der übrigen subalpinen Seen unterscheidet sich diejenige des Brienzer und des Thuner Sees durch das Vorkommen mehrerer nicht umgestalteter Litoralarten (die drei *Valvata*-Arten und zwei der *Pisidium*-Arten, außerdem die beiden letzterwähnten der von HEUSCHER gefundenen Formen), alle jedoch nur in verhältnismäßig geringer Tiefe (25 bis 45 m) und an höchstens zwei Stellen gefunden.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die *Pisidium*-Arten.

Die Tiefenfauna der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete beherbergt bekanntlich eine große Zahl von Tiefenformen, die CLESSIN als neue Arten beschrieben, aber von gemeinen Litoralarten hergeleitet hat. Die Verbreitung derselben ist, wie man sie bisher kennen gelernt hat, sehr beschränkt: die meisten sollen nach CLESSIN und FOREL sogar nur in je einem einzigen See vorkommen. Einige Arten (von den von mir gefundenen *P. foreli*, *urinator* und *asperi*) werden jedoch schon von den erwähnten Autoren aus je zwei (eine andere Art, *P. prolungatum*, sogar aus vier) Seen erwähnt; *P. foreli* ist später in mehreren hochalpinen Gewässern wiedergefunden worden (siehe unten). Andererseits scheint in der Regel jeder See nur eine einzige spezielle Tiefenart zu beherbergen; nur in dem Material aus dem Genfer See, dem Neuchâtel See, dem Untersee und dem Starnberger See fand CLESSIN je 2 Formen (siehe FOREL, 1885, p. 199). Besonders bemerkenswert ist, daß auch in dem so außerordentlich genau durchforschten Vierwaldstätter See nach

CLESSIN und SURBECK nur eine einzige (neue) Art gefunden wurde.

In der Tiefe des Briener und des Thuner Sees habe ich nicht weniger als 7 verschiedene *Pisidium*-Arten gesammelt; dazu kommt die von HEUSCHER gefundene Art *P. fossarinum*. Drei von diesen, *P. nitidum*, *P. henslowianum* und *P. fossarinum* sind häufige, früher nicht aus der Tiefe bekannte Litoralarten; jede wurde nur einmal und in geringer Tiefe gefunden. Die übrigen zeigen speziellen Tiefencharakter und werden von ODHNER zu fünf verschiedenen CLESSINSchen Species gestellt, eine, wie aus dem Obigen hervorgeht, auffallend hohe, früher in keinem See erreichte Zahl. Wie solche, gegen die frühere Annahme, daß jeder See in der Regel nur eine besondere, ausschließlich dort lebende *Pisidium*-Form beherbergen sollte, streitenden Tatsachen zu erklären sind — ob die in mehreren Seen vorkommenden Formen genetisch zusammenhängen oder ob sie Konvergenzformen sind, läßt sich heute nicht entscheiden. Wie ich im allgemeinen Teil (S. 102) zeigen werde, ist der Unterschied zwischen diesen beiden Möglichkeiten in Wirklichkeit sehr geringfügig. — Von ZSCHOKKE werden die Tiefsee-Pisidien als glaciale Relikte betrachtet; diese Hypothese werde ich an derselben Stelle zu widerlegen suchen.

An meinem Material von Tiefsee-Pisidien hat Herr Cand. ODHNER die unten angeführten interessanten Tatsachen entdeckt:

„Hinsichtlich der weichen Anatomie der *Pisidium*-Arten besteht eine große Verschiedenheit in ihren Kiemen, je nachdem zwei oder nur eine Kieme jederseits ausgebildet sind. Bei *P. henslowianum* und *nitidum* (wahrscheinlich auch *P. foreli*) sind beide Kiemen vorhanden, die äußere ist jedoch rückwärts verschoben und in Größe (mit *Sphaerium* verglichen) sehr reduziert. Bei *P. urinator* (und wahrscheinlich auch *P. asperi*, *studer* und *demissum*) ist die äußere (resp. hintere) Kieme ganz verschwunden. Das Unterdrücken der hinteren Kieme ist eine Eigentümlichkeit, die nicht nur abyssalen Pisidienformen zukommt. Die Gestalt der Kiemen der einzelnen Arten dürfte in systematischer Hinsicht von großer Bedeutung sein.

Vgl. auch NILS ODHNER: „Die Mollusken der Lappländischen Hochgebirge.“ (Naturw. Unters. d. Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland, geleitet von Dr. AXEL HAMBERG, Bd. IV, Lief. 2, Stockholm 1908).“

[*Limnaea lagotis* (SCHRANK).

Thuner See bei Neuhaus, 35 m. Nur leere Schale; ob dieselbe von einem an der Fundstelle oder am Ufer lebenden Tier herrührt, kann ich natürlich nicht entscheiden; echt abyssale *Limnaea*-Arten sind ja von früher aus der Tiefe des Genfer Sees bekannt (FOREL).]

*Valvata piscinalis* (MÜLL.).

Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (3 Ex.), 35—45 m (3 Ex.).

Schon früher aus der Tiefe dieses Sees bekannt (HEUSCHER, 1901: 30—40 m; im Briener See nur Schalen), sonst nicht in der Tiefenfauna gefunden.

*Valvata alpestris* BLAUNER.

Thuner See bei Hilterfingen, 35—45 m (2 Ex.).

Früher nur in der Tiefe (64 m) des Achensees in Tirol gefunden (IMHOF, 1885).

*Valvata antiqua* SOWERBY.

Briener See bei Iseltwald, 35 m (4 Ex.). Thuner See bei Neuhaus, 35 m (2 Ex.).

*V. antiqua* wird von ASPER (1880) als Bewohner der Tiefe des Züricher Sees (30—40 m) erwähnt.

Eine zuerst von FOREL in der Tiefe des Genfer Sees gefundene, von CLESSIN als neu beschriebene *Valvata*-Art, *V. lacustris* wird von dem letztgenannten Forscher auf diese Art zurückgeführt, obgleich sie der Form nach mehr mit *V. alpestris* übereinstimmt.

*Pisidium nitidum* JENYNS.

Briener See bei Brienz, 45 m (1 Ex.).

Früher von HEUSCHER in der Litoralregion und der Tiefe (30—40 m) des Thuner Sees gefunden. Sonst ist diese Art nur im Lünensee (ZSCHOKKE, 1900) in der Tiefe beobachtet worden; hier nimmt sie übrigens in die Tiefe steigend „mehr und mehr den Charakter von *P. foreli*“ an.

*Pisidium foreli* CLESSIN ?.

Briener See bei Bönigen, 40 m (2 Ex.).

*P. foreli*, nach CLESSIN eine Tiefenform von *P. nitidum*, ist eine in allen Tiefen des Genfer Sees (25—300 m) sehr häufige Art; sonst ist sie aus dem Untersee bekannt. Nach ZSCHOKKE (1900,

p. 251), der sie, wie schon früher IMHOF (Leg Sgrischus, siehe ZSCHOKKE), in ein paar hochalpinen Gewässern (Lünersee, Seen von Garschina und Partnun) fand, ist im Lünersee *P. nitidum* schon am Ufer durch zahllose Übergänge mit der Tiefenform *P. foreli* verbunden, so daß er oft nicht entscheiden konnte, ob ein *Pisidium* der einen oder anderen Form zugerechnet werden müßte. Könnten ähnliche Verhältnisse im Briener See, wo ich ja auch *P. nitidum* fand, daran Schuld sein, daß ODHNER keine ganz unzweifelhafte Bestimmung der obigen Form vornehmen konnte?

*Pisidium henslowianum* (SHEPPARD).

Briener See bei Brienz, 35 m (9 Ex.).

Neu für die Tiefenfauna.

*Pisidium urinator* CLESSIN.

Briener See bei Brienz, 45 m (3 Ex.), 60 m (8 Ex.), 100 m (1 Ex.). Thuner See bei Hilterfingen, 25 m (3 Ex.), 35 m (3 Ex.), 35—45 m (7 Ex.), 50 m (1 Ex.), 60 m (4 Ex.), 70 m (3 Ex.), 85 m (1 Ex.), 100 m (1 Ex.).

Frühere abyssale Fundorte für diese Art sind der Zürcher See (28—130 m; SUTER-NAEF, 1880, FOREL) und der Silser See (40 m, siehe ZSCHOKKE, 1900, p. 247). In der Tiefe des Briener Sees und des Thuner Sees ist die Art einer der häufigsten Tiefenbewohner; im letzteren fand sie schon HEUSCHER teils litoral, teils in einer Tiefe von 30—40 m.

*Pisidium asperi* CLESSIN.

Briener See bei Brienz, 30 m. Thuner See bei Hilterfingen, 35—45 m (1 Ex.).

Früher aus der Tiefe des Zuger Sees, des Klönsees (SUTER-NAEF) und des Comer Sees (CLESSIN, 1887) bekannt.

*Pisidium studeri* CLESSIN.

Briener See bei Brienz, 35 m (3 Ex.). Thuner See bei Hilterfingen, 100 m (1 Ex.).

Früher aus der Tiefe des Zuger Sees bekannt (SUTER-NAEF, 1880: *Pisidium* sp., später von CLESSIN als *P. studeri* beschrieben).

*Pisidium demissum* CLESSIN.

Briener See bei Brienz, 200 m (1 Ex.).

Früher aus der Tiefe des Untersees (20 m) bekannt (FOREL).

noter dans ce lac parativement synonymes  
wird etwa dasselbe gesagt. — Genauere Angaben findet man bei HEUSCHER (1901).



# Tabellarische Übersicht über die Tiefenfauna des Briener und Thuner Sees.

Zu Seite 46. 47.

In der nachstehenden Tabelle habe ich die Verteilung der Tiefenarten auf jeden der beiden Seen, ihre Tiefenverbreitung und ihre größere oder geringere Häufigkeit übersichtlich darzustellen versucht. Für diejenigen Arten, welche auch im Genfer oder im Vierwaldstätter See gefunden worden sind, habe ich zum Vergleich die Zahl der Fänge und die Tiefenverbreitung in diesen Seen angegeben. In der Kolonne „Bekannte Tiefenverbreitung“ ist auch auf Funde in anderen Schweizer Seen Rücksicht genommen worden, dagegen nicht auf solche in Seen außerhalb der Schweiz. Die Verbreitung oberhalb der oberen Grenze der Tiefenregion (25 m) habe ich nicht berücksichtigt (über einzelne Ausnahmen siehe unten S. 49). Im zweiten Teil der Tabelle habe ich die Tiefenarten nach ihrem Vorkommen in den verschiedenen Zonen der Tiefenregion eingeteilt. Der letzte Teil der Übersicht bildet eine tabellarische Wiedergabe der im allgemeinen Teil vorgeschlagenen Einteilung der Tiefenfauna. Für die Tiefenfauna neue Arten sind mit einem \* bezeichnet. Abkürzungen: z = zahlreiche; m = mehrere; w = wenige.

	Briener und Thuner See					Genfer See		Vierwaldstätter See		Bekannte Tiefenverbreitung	Nur in der oberen Zone	In beiden Zonen	Ufer- und Teicharten				Ausschließlich die Tiefe oder den Grund bewohnend			Bemerkungen:
	Zahl d. Fänge		Tiefenverbreitung in m		Anzahl der erbeuteten Exemplare	Zahl der Fänge	Tiefenverbreitung	Zahl der Fänge	Tiefenverbreitung				Den litoralen Vorkommen vollkommen ähnlich.			Spezielle Tiefenformen	Glaciale Relikte	Präglaciale marine „Relikte“	Alte Süßwasserbew. nichtglacialer Herkunft	
	Briener See	Thuner See	Briener See	Thuner See									Nur zufällig in der Tiefe gefunden	Etwas häufiger in der Tiefe lebend	Charakteristische Tiefenbewohner					
<b>Rhizopoda</b>																				
<i>Diffugia lebes</i> PENARD (Hauptform u. Var. <i>elongata</i> PENARD)	3		25-45		z m	(25)-?	9	35-140	25-140		+									
<b>Hydroidea</b>																				
<i>Hydra rubra</i> LEWES	1		35		1 m	(25)-200 <sup>1)</sup>	2	35-45	35-200		+									
<b>Turbellaria</b>																				
<i>Stenostomum leucops</i> ANT. DUG.	1		100		1 m	45-150 <sup>2)</sup>			45-150		+	+								
„ <i>agile</i> SILLIMAN *	1		35		w				35		+	+								
<i>Macrostomum appendiculatum</i> O. FABR.	1		100		1 ?	30-150 <sup>2)</sup>			30-150		+	+								
<i>Strongylostoma elongatum</i> HOFSTEN *	1		35		w				35		+	+								
<i>Castrada lanceola</i> M. BRAUN *	1		15		w				15		+	+								
„ <i>spinulosa</i> HOFSTEN *	3	1	(15)-35	60	m	2	47-57 <sup>3)</sup>		(15)-60		+	+								
„ <i>quadridentata</i> HOFSTEN *	1	1	25	60	2				25-60		+	+								
<i>Lutheria minuta</i> HOFSTEN *	2	1	30-60	35	m				30-60		+	+								
<i>Mesostoma lingua</i> ABILDG.	1		35		m m	30-70 <sup>3)</sup>			30-70		+	+								
<i>Dalyellia cuspidata</i> O. SCHM. *	1		35		w				35		+	+								
<i>Castrella truncata</i> ABILDG.	1		20		1				20-30 <sup>4)</sup>		+	+								
<i>Phaenocora clavigera</i> HOFSTEN *	1		15		2				15		+	+								
<i>Plagiostomum lemani</i> FOREL u. DU PL.	7	6	(15)-60	(15)-100	28	z	(25)-300	19	30-118	(15)-300		+								
<i>Otomesostoma auditivum</i> FOR. u. DU PL.	11	8	(15)-60	(15)-80	48	z	(25)-300	7	77-100	(15)-300		+								
<i>Dendrocoelum lacteum</i> MÜLL.	1	1	(10)	45	2	z	30-200 <sup>5)</sup>	z	22-200 <sup>6)</sup>	(15)-200		+		7)	8)					
<b>Nematodea</b>																				
<i>Ironus ignavus</i> BASTIAN *	2	9	60-200	25-100	z				25-200		+	+								
<i>Dorylaimus crassoides</i> JÄGERSKIÖLD *		6		30-100	19				30-100		+	+								
<i>Mermis aquatilis</i> DUJARDIN	1	5	60	25-100	m	z	25-80		25-200 <sup>9)</sup>		+	+								
<b>Oligochaeta</b>																				
<i>Tubifex tubifex</i> MÜLL.	8	3	25-200	25-60	z m	30-80	23	30-214	25-214		+	+								
„ <i>ferox</i> EISEN	3	2	25-35	35-60	m	2	20-25 <sup>10)</sup>	13	30-207	25-207		+	+							
<i>Lumbriculus variegatus</i> MÜLL.	1		35						35-70 <sup>11)</sup>		+	+								
<i>Stylaria lacustris</i> L.	1		35				45-150 <sup>12)</sup>		35-150		+	+								
<i>Stylodrilus heringianus</i> CLAP.	2		25-60		w				25-60		+	+								

<sup>1)</sup> Nach DU PLESSIS (1885) in Tiefen von 200-300 m gefunden; FOREL verzeichnet Funde aus Tiefen von 45 und 110 m (1885, p. 146).  
<sup>2)</sup> Nach DU PLESSIS (1885), dessen Angaben jedoch oft wenig zuverlässig sind.

<sup>3)</sup> Nach eigenen Beobachtungen im Sommer 1910.

<sup>4)</sup> Lac d'Anney (LE ROUX, 1907).

<sup>5)</sup> Nach Du PLESSIS, 1885 („50-150-200 m et plus“).

<sup>6)</sup> Siehe STEINMANN, 1909.

<sup>7)</sup> Die Hauptart.

<sup>8)</sup> Var. *bathycola* STEINMANN.

<sup>9)</sup> Bis 200 m im Zuger See (ASPER, 1880).

<sup>10)</sup> FIGUET (1906).

<sup>11)</sup> Im Lünensee in einer Tiefe von „70 bis 100 m“ gefunden (ZSCHOKKE, 1900).

<sup>12)</sup> Nach Du PLESSIS (1885); von FOREL nicht erwähnt.

r IMHOF (Leg Sgrischus, siehe in Gewässern (Lünensee, Seen von Lünensee *P. nitidum* schon am Lünensee *P. foreli* verbunden konnte, ob ein *Pisidium* der hnet werden müßte. Könnten ee, wo ich ja auch *P. nitidum* ER keine ganz unzweifelhafte nehmen konnte?)

m (SHEPPARD).  
(9 Ex.).

CLESSIN.  
3 Ex.), 60 m (8 Ex.), 100 m  
, 25 m (3 Ex.), 35 m (3 Ex.),  
t (4 Ex.), 70 m (3 Ex.), 85 m

diese Art sind der Zürcher  
0, FOREL) und der Silser  
7). In der Tiefe des Briener  
einer der häufigsten Tiefen-  
HEUSCHER teils litoral, teils

CLESSIN.  
thuner See bei Hilterfingen,  
ees, des Klönsees (SUTER-  
887) bekannt.

CLESSIN.  
3 Ex.). Thuner See bei

es bekannt (SUTER-NAEF,  
ls *P. studeri* beschrieben).

CLESSIN.  
Ex.).  
(20 m) bekannt (FOREL).

Fredericella duplessisi FOREL

Cladocera

- Scapholebris mucronata MÜLL. \*
Eurycercus lamellatus MÜLL.
Simoccephalus vetulus MÜLL. \*
Chydorus sphaericus MÜLL.
Alona quadrangularis MÜLL.

Copepoda

- Cyclops strenuus FISCHER
viridis JURINE
albidus JURINE
fuscus JURINE \*
serrulatus FISCHER \*
vernalis FISCHER \*
bisetosus REHBERG \*
fimbriatus FISCHER 18)

Ostracoda

- Cypria ophthalmica MÜLL.
exsculpta FISCHER \*
Cyclocypris laevis MÜLL.
serena KOCH \*
Cypridopsella villosa JURINE \*
Candona neglecta G. O. SARS
studerii KAUFMANN
deveza KAUFMANN \*
Cytheridea lacustris G. O. SARS
Limnicythere sancti-patricii BR. u. R.
Leucocythere mirabilis KAUFMANN

Isopoda

Asellus foreli BLANC

Hydracarinae

- Lebertia sp. \*
Limnesia maculata MÜLL.
Xystonotus bidentatus WALTER \*
Hygrobatas albinus S. THOR

Diptera

- Orthocladius-Gruppe THIENEMANN
Tanytarsus-Gruppe THIENEMANN
Tanypus-Gruppe THIENEMANN
Ceratopogon sp. \*

Mollusca

- Valvata piscinalis MÜLL. \*
alpestris BLAUNER
antiqua SOWERBY \*
Pisidium nitidum JENYNS
foreli CLESSIN
henslovianum SHEPHARD \*
urinator CLESSIN
asperii CLESSIN
studerii CLESSIN
demissum CLESSIN

Table with columns for species, counts, and depth ranges. Includes rows for Cladocera, Copepoda, Ostracoda, Isopoda, Hydracarinae, Diptera, and Mollusca.

13) Nach DU PLESSIS (1885); nach FOREL 30-100 m.
14) Im Lünsee in einer Tiefe von „70 bis 100 m“ gefunden (ZSCHOKKE, 1900).
15) Siehe S. 24.
16) Wenigstens ausserhalb der Schweiz in sehr beträchtlicher Tiefe; siehe S. 24.

17) Nach DU PLESSIS (1885).

18) Neu für die schweizerische Tiefenfauna

19) Im Lünsee in einer Tiefe von „70 bis 100 m“ gefunden (ZSCHOKKE, 1900).

20) 20 m im Neuchateler See (THIEBAUD, 1908).

21) Bisher nur in der unteren Zone gefunden.

22) 30 m nach HEUSCHER (1901).

23) Züricher See (SUTER-NAEF, 1880).

24) 200 m im Zuger See (SUTER-NAEF, 1880).

25) 30 m im Zuger See (SUTER-NAEF, 1880: Pisidium sp.)

26) 20 m im Untersee.

## Allgemeiner Teil.

(Biologische und tiergeographische Erörterungen.)

### Allgemeine Charakterisierung der Tiefenfauna des Briener und des Thuner Sees.

Physikalische Verhältnisse der beiden Seen.

Eine ausführliche Schilderung der physikalischen Verhältnisse der untersuchten Seen liegt außer dem Rahmen dieser Arbeit, und auch in bezug auf die Tiefenregion muß ich mich mit einigen Andeutungen begnügen und verweise für das Weitere auf die Darstellung HEUSCHERS (1901).

Der Briener und der Thuner See sind beide außerordentlich regelmäßig gebaut mit steil abfallendem Talus (Schaarberg, „Halde“) und horizontalem Boden.<sup>1)</sup> Die größte Tiefe beträgt in dem ersteren 261 m, in dem letzteren 217 m; sie gehören somit zu den fünf tiefsten subalpinen Gewässern nördlich der Alpen (die übrigen drei sind der Genfer See, der Vierwaldstätter See und der Bodensee). Hydrographisch bilden sie mit dem Genfer See, dem oberen Vierwaldstätter See und dem Walensee zusammen einen besonderen Typus; siehe näher hierüber BURCKHARDT, 1899, p. 447, 684 („ganz tiefe, kalte Seen“).

Die Entfernung der beiden durch die Aare verbundenen Seen voneinander ist kaum 5 km. Trotz dieses geringen Abstandes voneinander und trotz der Ähnlichkeit in Form und Tiefe zeigen sie in physikalischer Beziehung nicht unbedeutende Unterschiede. Der Thuner See ist ziemlich klar und durchsichtig, von blaugrüner Farbe (wie HEUSCHER durch Anwendung der FORELSCHEN Farbenskala gezeigt hat, gehört er sogar „mit seiner Nuance V zu den blauesten Seen der Schweiz“). Im Briener See ist das Wasser zwar nach HEUSCHER wenigstens ebenso blau, aber meist „mit weiß gemischt“ und entschieden weniger durchsichtig. Nach BURCKHARDT (1899, p. 392) sinkt im Sommer die Durchsichtigkeit sogar „auf einige

<sup>1)</sup> FOREL schreibt 1885 über den Briener See: „C'est le type d'un lac absolument régulier. . . . Il n'y a aucune irrégularité, aucun accident à noter dans ce lac parfaitement symétriquement bâti.“ Von dem Thuner See wird etwa dasselbe gesagt. — Genauere Angaben findet man bei HEUSCHER (1901).

Briener See bei Brienz, 200 m (1 Ex.).

Früher aus der Tiefe des Untersees (20 m) bekannt (FOREL).

Dezimeter“; dies dürfte jedoch gewiß nur ausnahmsweise vorkommen; nach den von HEUSCHER mitgeteilten Ziffern<sup>1)</sup> sollte im Gegenteil der Unterschied gegenüber dem Thuner See ziemlich unbedeutend sein. In Wirklichkeit dürften die Verhältnisse so liegen, daß die Durchsichtigkeit im Briener See stets geringer (mehr als die Ziffern HEUSCHERS ausweisen?) ist und daß ferner der letztere oft vorübergehend noch mehr getrübt wird.

Die trübe Beschaffenheit des Briener See-Wassers beruht, wie BURCKHARDT bemerkt, auf den großen Schlamm-Mengen, welche durch die an beiden Enden einmündenden Gletscherflüsse dem Wasser beigemischt werden; die Sedimentierung geschieht langsam aber unausgesetzt, und wenn das Wasser den See verläßt, ist es schon verhältnismäßig klar. Das Plankton des Briener Sees ist, was wohl nur aus den oben erwähnten Verhältnissen erklärt werden kann, ganz einzigartig: nach BURCKHARDT (p. 392) fehlen die im Thuner See sowie im Genfer See und Vierwaldstätter See (außer im Alpnacher Becken) vorhandenen *Daphnia hyalina* und *Bosmina longispina* vollständig (die erstere wurde jedoch einmal von HEUSCHER gefunden), während wiederum die in den genannten Seen fehlende Art *Diaphanosoma brachyurum* eine äußerst kräftige Entwicklung zeigt.

Sowohl in der Beschaffenheit des Wassers wie in der eigentümlichen Zusammensetzung des Planktons, nicht aber in den Tiefenverhältnissen, zeigt der Briener See, wie BURCKHARDT bemerkt, eine große Ähnlichkeit mit dem seichten Alpnacher Becken im Vierwaldstätter See.

Der Grund der Tiefenregion ist, wie HEUSCHER bemerkt, ganz wie in andern Seen mit feinem grauem Schlamm bedeckt.

#### Die Tiefenregion.

Als obere Grenze der Tiefenregion wird von FOREL das Aufhören der Phanerogamenvegetation betrachtet, was im Genfer See bei etwa 25 m geschieht; daß keine scharfe Grenze gegen die Litoralregion existiert, hebt er jedoch nachdrücklich hervor. Im Thuner und noch mehr im Briener See, wo das Wasser weniger

<sup>1)</sup> Durchsichtigkeit des Thuner Sees in der Seemitte vor Hilterfingen Ende Juli und anfangs August 1,82 m, an einer andern Stelle 2 m, nirgends höher. Durchsichtigkeit des Briener Sees in der Seemitte anfangs August bzw. 1,25, 1,28 und 1,52 m.

durchsichtig als im Genfer See ist, dürfte die Grenze etwas höher angesetzt werden können. Als zur Tiefenfauna gehörig habe ich daher auch einige Turbellarien angeführt, welche in Tiefen zwischen 15 und 25 m angetroffen wurden (die übrigen Organismen wurden erst von 25 m an aufbewahrt).

In der Tiefenregion werden von FOREL zwei Zonen unterschieden, eine obere von 25—60 m und eine untere, welche die größeren Tiefen umfaßt; erst in der unteren Zone herrscht so gut wie absolute Ruhe, Dunkel und eine während aller Jahreszeiten gleichmäßig niedrige Temperatur. In faunistischer Hinsicht kann keine scharfe Grenze zwischen einer oberen und unteren Tiefenregion gezogen werden. Mit zunehmender Tiefe werden nur, wie schon die seit langem bekannten Tatsachen deutlich zeigen, die Anzahl der Arten (und Individuen) immer spärlicher; besonders von den litoralen Arten steigen zahlreiche nur bis zu einer gewissen Tiefe hinunter. Obgleich dieselbe für die verschiedenen Arten eine sehr verschiedene ist, scheint es mir dennoch einen gewissen Vorteil zu bieten, auch in faunistischer Hinsicht die Tiefenregion in zwei Zonen zu zerlegen. In einer Tiefe von 60—70 m, also im oberen Teil der unteren Zone FORELS, kommen noch sehr zahlreiche, hauptsächlich in der Uferregion lebende Arten vor; die obere Grenze der tieferen Zone dürfte daher vielleicht am besten bei etwa 75 m anzusetzen sein; daß jede bestimmte Ziffer ziemlich willkürlich ist, muß jedoch ausdrücklich betont werden. Als eine Übergangszone zur Litoralregion kann vielleicht der obere Teil der oberen Zone, von etwa 35 m ab, betrachtet werden; die Anzahl nur zufällig gefundener Ufertiere ist hier besonders groß. — In der am Ende des speziellen Teiles befindlichen tabellarischen Übersicht habe ich diese Einteilung durchzuführen versucht.

Vergleich zwischen der Tiefenfauna des Briener und derjenigen des Thuner Sees.

Wie besonders aus der Tabelle ersichtlich ist, wurde eine bedeutend größere Anzahl von Arten im Thuner als im Briener See gefunden; auf den Thuner See kommen 59, auf den Briener See 44 Formen (darunter in beiden Fällen 3 je mehrere Arten einschließende Larvengruppen). Im ersteren wurden nun zwar zwei Stationen mehr als im Briener See untersucht, doch kann dieses Verhältnis allein den angeführten Unterschied nicht

erklären. Die Ursache ist vielleicht zum Teil, wie ich schon, ehe die entsprechenden Verhältnisse im Vierwaldstätter See mir bekannt waren, vermutete, in den oben erwähnten physikalischen Verschiedenheiten zu suchen; die kontinuierliche und reichliche Sedimentierung dürfte den Boden des Briener Sees zu einem für viele Organismen (beispielsweise *Fredericella*) wenig günstigen Aufenthaltsort machen. Für wenigstens ebenso wichtig, besonders in bezug auf mehr oder weniger zufällig in die Tiefe herabsteigende Arten, halte ich jedoch einen anderen Umstand: die im Briener See viel spärlichere Entwicklung der Uferfauna (siehe HEUSCHER, 1901).

Im Verhältnis zu dem von ZSCHOKKE im Vierwaldstätter See konstatierten faunistischen Unterschied zwischen dem Alpnacher Becken und dem übrigen See ist der Gegensatz zwischen den beiden von mir untersuchten Seen sehr gering. Im Alpnacher See kann sogar „von einer typischen, profunden Tierwelt nicht die Rede sein“. Es fehlen dort die Fredericellen, die blinden Asseln und Flohkrebse, die Cytheriden, die allöocölen Turbellarien, ferner mehrere häufige litorale Zuwanderer. Von einer solchen faunistischen Armut ist im Briener See nichts zu bemerken. Die fehlenden Arten sind zum weitaus größten Teil nur mehr oder weniger zufällig in die Tiefe hinabsteigende Litoralarten; für die häufigeren Tiefenbewohner liegen sogar in mehreren Fällen, was wohl jedoch nur vom Zufall abhängig ist, mehrere Fundorte aus dem Briener wie aus dem Thuner See vor. Doch fehlen anscheinend auch einige der mehr charakteristischen Tiefentiere des letzteren Sees (*Difflugia lebes*, *Dorylaimus crassoides*, *Scapholebris mucronata*, *Cypria ophthalmica*, *Cyclops strenuus*). Eine im Thuner See häufigere und in größerer Individuenzahl vorhandene Art ist die in Rasen wachsende *Fredericella*. — Sonst hat die Fauna in beiden Seen dasselbe Gepräge; besonders zu bemerken ist, daß die im Vierwaldstätter See auf einen gewissen Teil des Sees beschränkten Arten, die beiden Tiefenallöocölen und die Cytheriden, in beiden Seen vorkommen. Faunistische Grenzlinien ließen sich auch innerhalb eines jeden der Seen nicht nachweisen.

#### Vergleich mit der Tiefenfauna anderer Seen.

Systematisch durchgeführte Untersuchungen über die Tiefenfauna eines Süßwassersees sind bisher nur in zwei anderen sub-

alpinen Seen, dem Genfer See und dem Vierwaldstätter See, vorgenommen worden; weniger gründlich untersucht wurde neuerdings dieser Teil der Fauna im Lac d'Annecy (s. oben S. 1). Ein detaillierter Vergleich ist jedoch nur in einem einzigen Falle, bezüglich der Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees, möglich. Die Genfer See-Formen sind teilweise nicht ganz zuverlässig bestimmt; dasselbe gilt, wie es scheint, von den aus der Tiefe des Lac d'Annecy erwähnten Arten, und hier sind außerdem die wohl nicht zahlreichen Dredgungen in einer einzigen Tiefenhöhle und in nur zwei verschiedenen Tiefen ausgeführt worden.

Die Anzahl der von mir im Thuner und im Briener See gefundenen, zur Art bestimmten Tiefenformen beträgt 68; dazu kommen zwei nur nach der Gattung bestimmte Formen (eine *Lebertia*-Nymphe und eine *Ceratopogon*-Larve), ferner drei Gruppen von Chironomiden-Larven, von denen jede mehrere nicht näher bestimmte Arten einschließt. Auf den Briener See kommen hiervon 40 bestimmte Arten, 1 „sp.“, 3 Larvengruppen, auf den Thuner See 54 Arten, 2 „sp.“, 3 Larvengruppen. ZSCHOKKE zählt aus dem Vierwaldstätter See 97 Tiefenformen auf;<sup>1)</sup> darunter finden sich jedoch 5 nur zur Gattung bestimmte Formen und 6 Dipteren-Larven, deren Bestimmung nach THIENEMANN (siehe oben S. 42) unzuverlässig ist und welche statt dessen zu den Gruppen zu rechnen sind, die in den von mir untersuchten Seen vorkommen. Von den Arten ZSCHOKKES gehören nicht weniger als 44 den Protozoen an, während ich von solchen nur eine einzige Art angeführt habe. Wenn wir von diesen und den Dipteren-Larven absehen, so finden wir daher, daß ich von den übrigen Gruppen eine weit größere Artanzahl als die durch die viel zahlreicheren (170) Fänge ZSCHOKKES aus der Tiefe des Vierwaldstätter Sees bekannten gefunden habe: in beiden Seen zusammen 67, im Briener See 40, im Thuner See 53 Arten; aus dem Vierwaldstätter See kennt man von diesen Gruppen nur 39 zur Species bestimmte Formen (wenn ich das Erscheinen der definitiven Publikation über die Tiefenfauna dieses Sees abwarten könnte, würden die Verhältnisse gewiß anders liegen). Wenn die

<sup>1)</sup> Ich kann hier nur die in der „Übersicht“ veröffentlichten Ergebnisse berücksichtigen. Mit der neuen, von STEINMANN (1909a) beschriebenen Netzdredge wurden nach ZSCHOKKE (Zusatz zu der zitierten Mitteilung STEINMANN'S) „etwas mehr als 20“ für die Tiefenfauna des Sees neue Arten, zum größten Teil Hydrachniden, gesammelt; mit einer Ausnahme (*Lebertia rufipes*, vgl. ZSCHOKKE, 1908b) sind jedoch die Namen dieser Arten noch nicht publiziert.

von ZSCHOKKE im Vierwaldstätter See, und die von PENARD im Thuner und Briener See gefundenen Protozoen mitgerechnet werden, so beträgt die Anzahl der zur Art bestimmten Formen für den ersten See 83, für den Briener See 50, für den Thuner See 72, für die beiden letzteren Seen zusammen 88.

Eine genaue Schätzung der aus dem Genfer See bekannten Tiefenorganismen ist nach dem Gesagten kaum möglich. In der neuen Monographie werden von FOREL (mit Ausschluß der Fische und der Parasiten) nur 64 sichere Tiefenarten („espèces établies ou erratiques dans la région profonde“) aufgezählt. Um eine mit den obigen Ziffern vergleichbare Zahl zu erhalten, müssen einerseits die Dipterenlarven, die Rhizopoden und einige ganz zweifelhafte Arten ausgeschlossen, andererseits einige in der Arbeit von 1885 mitgeteilte, nur in wenigen Exemplaren gefundenen Formen hinzugefügt werden; die Anzahl beträgt dann höchstens 56, mit Einschluß einiger erst von PIGUET (1906) und WALTER (1907) gefundenen Oligochaeten und Hydracarin 64. — Aus dem Lac d'Annecy erwähnt LE ROUX 43 Tiefenformen; mit Ausschluß der 14 Protozoen, der Dipterenlarven und einer Fischparasite kommen auf diesen See nur 25 Arten.

Trotz vieler Unterschiede hinsichtlich der vorhandenen Arten und trotz einzelner bemerkenswerter Ausnahmen scheint die Tiefenfauna der großen Schweizer Seen überall den gleichen Charakter zu haben. Ich brauche denselben hier nicht zu schildern, sondern kann auf die Arbeiten FORELS und ZSCHOKKES, sowie auf die am Ende dieser Arbeit versuchte Einteilung verweisen. Was die Verbreitung der einzelnen Arten betrifft, so kann ich hier nur das Wichtigste hervorheben.<sup>1)</sup> Zwischen der Tiefenfauna des Vierwaldstätter und derjenigen des Genfer Sees ist, wie ZSCHOKKE bemerkt, in einem Falle ein auffälliger Unterschied vorhanden, indem die eigentümlichen Tiefenschnecken des Genfer Sees im Vierwaldstätter See vermißt werden; Cladoceren sind im letzteren sehr selten, ferner fehlt, wenigstens scheinbar, die „relikte“ Rhabdocöle *Macrorhynchus lemani*. Von dem Lac d'Annecy läßt sich in dieser Beziehung soviel sagen, daß dieser See im Vorkommen der Tiefenschnecken mit dem Genfer See übereinstimmt. Der Thuner und

<sup>1)</sup> Eine von Prof. ZSCHOKKE verfaßte erschöpfende Darstellung dieser und anderer Verhältnisse ist, wie ich kurz vor dem Fertigstellen des Manuskripts (Mai 1910) erfahre, bald zu erwarten.

der Briener See wiederum schließen sich durch das Fehlen derselben dem Vierwaldstätter See an, Cladoceren wurden dagegen von mir mehrmals gefunden, nicht aber die erwähnte Rhabdocöle; daß die von mir nicht beobachteten Tiere wirklich fehlen, wird man jedoch natürlich erst nach genauerer Durchforschung der beiden Seen mit Gewißheit behaupten können. Andere im Briener und im Thuner See fehlende oder nicht gefundene, im Vierwaldstätter See vorhandene interessantere Arten sind die Oligochaete *Haplotaxis gordioides*, die Amphipoden *Gammarus pulex* und *Niphargus putaneus*, die Hydracarine *Lebertia tauinsignita*; mit Ausnahme der erstgenannten Art sind diese Tiere auch im Genfer See nachgewiesen worden.

Von den zahlreichen im Briener und Thuner See gefundenen, aus den übrigen erwähnten Seen dagegen nicht bekannten Tiefenarten hebe ich hier nur die folgenden hervor: die neuen Rhabdocölen *Castrada spinulosa*<sup>1)</sup>, *C. quadridentata* und *Lutheria minuta*, die Nematoden *Ironus ignavus* und *Dorylaimus crassoides* (neue Art), die Cladocere *Scapholebris mucronata*, die Copepoden *Cyclops serrulatus*, *C. bisetosus*, *C. vernalis* und *C. fimbriatus*, die neue Hydracarine *Xystonotus bidentatus*. Mit Ausnahme des in der Tiefe schwedischer Seen gefundenen *Cyclops fimbriatus* sind diese in der Tiefe der von mir untersuchten Seen größtenteils gemeine Arten neu für die Tiefenfauna. Die Gesamtzahl der zum erstenmal in der Tiefe des Briener und des Thuner Sees gefundenen Arten beträgt (mit Einschluß der S. 9, Anm. 2 erwähnten Turbellarien, der *Lebertia* sp. und der *Ceratopogon* sp.) 27. Mit Ausnahme der oben aufgezählten Arten können dieselben jedoch nur als mehr oder weniger zufällige Mitglieder der Tiefenfauna anerkannt werden.

HEUSCHER (1901) glaubte die Tiefenfauna des Thuner sowohl wie die des Briener Sees (im ersteren „mit Ausnahme des oberen Endes und einiger im Verhältnis zur Ausdehnung des Sees kleiner Ufergebiete“) als sehr arm bezeichnen zu müssen. Die Anzahl der von ihm gefundenen Arten ist auch, wie S. 2 bemerkt wurde, sehr gering. An zahlreichen Stellen fand er sogar nur sehr wenig oder fast gar nichts. (Vom Thuner See sagt er: „Am unteren Seeende fischte ich aus denselben Tiefen [30—50 m] nur *Fredericella sultana* und spärliche Mückenlarven.“ — „In den

<sup>1)</sup> Diese Art habe ich jetzt u. a. auch in der Tiefe des Genfer Sees wiedergefunden; siehe oben S. 9 (Zusatz während der Korrektur).

großen Tiefen fand ich nichts Lebendes als vereinzelte Mückenlarven, trotzdem ich denselben zahlreiche Proben entnommen habe.“) Diese „Armut an Grundbewohnern“ im Thuner See wird (für den andern See gilt natürlich dasselbe) zwei Faktoren zugeschrieben: „erstens dem Mangel sanft abfallender, pflanzenbewachsener Ufer und zweitens der alles überschwemmenden, von der Kander in den See geführten Gletschermilch“. Nach meinen Untersuchungen ist aber, wie aus dem Obigen hervorgeht, die Tiefenfauna der beiden Seen im Vergleich mit derjenigen früher untersuchter Gewässer keineswegs als arm zu bezeichnen, wenigstens nicht in bezug auf die Anzahl der in der Tiefe lebenden Arten. Möglich ist, daß in anderen Seen, und dann wohl in erster Linie im Genfer See, gewisse Arten regelmäßiger oder in größerer Individuenzahl auftreten; eine Entscheidung dieser Frage ist aber jetzt nicht möglich; auch wenn es sich so verhalten sollte, scheinen ja andererseits andere Arten speziell in den beiden Berner Oberlandseen häufig und weit verbreitet zu sein. Auch an Fischnahrung (vgl. HEUSCHER, l. c., p. 34, 36, 67, 95) dürfte die Tiefenregion der beiden Seen kaum ungünstigere Verhältnisse als die übrigen Schweizer Seen darbieten; die für den wichtigsten grundbewohnenden Fisch, die Trischa, als Nahrung in Frage kommenden Tiere, Chironomiden-Larven, Oligochaeten, Pisidien, wurden von mir häufig und in großer Individuenzahl gefunden. — Die Behauptung HEUSCHERS (siehe oben), daß einzelne Bezirke durch eine reicher entwickelte Tiefenfauna eine Sonderstellung einnehmen sollten, kann ich auch nicht bestätigen; große Gebiete habe ich zwar gar nicht untersucht, doch ist z. B. am unteren Ende des Thuner Sees, wo HEUSCHER außer *Fredericella* und einigen Mückenlarven nichts fand, eine wenigstens ebenso reich entwickelte Tiefenfauna wie am oberen Ende vorhanden. — Richtig ist dagegen, wie wir oben gesehen haben, die auch von HEUSCHER gemachte Beobachtung, daß der Briener See eine spärlichere Tiefenfauna als der Thuner See beherbergt; doch ist der Unterschied nicht sehr bedeutend.

\* \* \*

Außerhalb der Schweiz sind Tiefenuntersuchungen, welche alle Tiergruppen umfassen, nur in Schottland von dem „Lake Survey“, daneben auch von WESENBERG-LUND (1905) ausgeführt worden. Die wohl noch nicht in endgültiger Form veröffentlichten Ergebnisse dieser Forschungen geben uns das Bild einer

äußerst spärlich entwickelten Tiefenfauna. Auf dem Boden des am besten untersuchten Sees, des Loch Ness, leben nach dem Referat SCOURFIELDS (1908) in einer Tiefe von 300—754 Fuß außer Rhizopoden nur die folgenden „constantly occurring“ Tiere: *Pisidium pusillum*, *Cyclops viridis*, *Candona candida*, *Cypria ophthalmica*, *Stylodrilus gabretae*, *Otomesostoma auditivum*, Chironomidenlarven; außerdem wurden „very rarely“ einige wenige andere, nur ganz zufällig in der Tiefe lebende Arten gefunden. Es fehlen also, wie WESENBERG-LUND hervorhebt, sowohl relikte Crustaceen wie einige für die Tiefenregion der schweizerischen Seen besonders charakteristische Arten; der dänische Forscher nennt *Niphargus*, *Asellus* und die *Limnaea*-Formen; andere fehlende Arten sind die Cytheriden und die Tiefenhydracarinien.<sup>1)</sup> — Der wichtigste Unterschied gegenüber den Schweizer Seen scheint mir in der äußerst spärlichen Entwicklung der Tiefenfauna zu liegen. *Niphargus*, *Asellus* und die abyssalen *Limnaea* sind ja auch in der Schweiz nicht überall vorhanden; andererseits leben in den Schottischen Lochs *Otomesostoma*, wahrscheinlich auch (siehe S. 13) *Plagiostomum*, und einige charakteristische Rhizopoden und Cytheriden waren ja schon früher aus mehreren dieser Gewässer bekannt. Der Loch Ness ist, wie PENARD (1905) bemerkt, für eine Untersuchung der Tiefenfauna nicht glücklich gewählt, und andere Seen werden vielleicht eine größere Übereinstimmung mit den in der Schweiz konstatierten Verhältnissen aufweisen.

Ein großes Interesse würde ein Vergleich zwischen der Tiefenfauna der schweizerischen und derjenigen der skandinavischen Seen darbieten, doch ist ein solcher leider gegenwärtig nicht möglich. So viel ist jedoch seit langem bekannt, daß die Tiefenregion dieser Seen einige relikte Crustaceen beherbergt, deren Einwanderung in das Süßwasser im Anschluß an die Eiszeit geschehen ist und welche daher als echte marin-glaciale Relikte aufzufassen sind; dieselben Crustaceen sind bekanntlich jetzt in einem großen Teil von Nord-Europa und Nord-Amerika konstatiert. Hierin liegt ein sehr bemerkenswerter, durch die geographischen Verhältnisse erklärlicher Unterschied gegenüber der schweizerischen Tiefenfauna.

<sup>1)</sup> In einem andern schottischen See wurde nach WILLIAMSON (1907) in einer Tiefe von 100 Fuß eine als *Lebertia tauinsignita* (?) bezeichnete Art gefunden.

## Die Herkunft der Tiefenfauna.

Die Tiefenfauna der Süßwasserseen bietet manche Probleme allgemeiner Natur dar. Eine Frage von außerordentlich weitgehender Bedeutung, die sich jeder Untersucher der abyssalen Tierwelt stellen muß, ist diejenige von der Entstehung und der Natur der Veränderungen, welche die Versetzung in die dunkle, nahrungsarme Tiefe an einigen Organismen hervorgerufen hat. Dieses Problem haben die bisherigen Forschungen nur gestreift, und eine Antwort kann durch die angewandten Methoden nicht erwartet werden; experimentelle Untersuchungen müssen hier eingreifen.

Mit dieser und andern biologischen Fragen eng verknüpft sind solche tiergeographischer Natur, und hier sind dank der Forschungen schweizerischer Zoologen, besonders ZSCHOKKE, die Probleme ihrer Lösung näher gebracht worden. Der erwähnte Forscher hat diese Fragen scharf formuliert, z. B. in den nachstehenden Worten (1905, p. 1): „Woher stammen die Bewohner der tiefen Gründe unserer Seen, seit wann haben sie ihre heutige Heimat bezogen und in welcher genetischen Beziehung stehen sie zur Bevölkerung anderer Gebiete des Süßwassers und anderer geographischer Zonen.“

Der Begründer der wissenschaftlichen Seenforschung, F. A. FOREL, hat schon vor 25 Jahren die Ansicht ausgesprochen — und auch in der neuen Monographie des Genfer Sees hält er an derselben fest — daß die abyssale Fauna fast ausschließlich den litoralen Tiergesellschaften entstammt; einige Arten sollen jedoch nicht direkt vom Ufer, sondern aus unterirdischen Gewässern in die Seentiefen gewandert sein.

ZSCHOKKE, dem das Verdienst der Wiederaufnahme und beispiellos gewissenhaften Weiterführung der von FOREL begonnenen Untersuchungen gebührt, nimmt für einen großen Teil der Tiefenfauna denselben Ursprung an. Daneben unterscheidet er aber auch eine andere, in tiergeographischer Hinsicht außerordentlich wichtige Gruppe von abyssalen Tieren, nämlich solche, die ebenfalls der Uferfauna, aber derjenigen einer weit zurückliegenden Zeit, der Eiszeit, entstammen und welche sich nach der Abschmelzung der Eisdecke als „glaciale Relikte“ in die Tiefe der Seen, mehrere gleichzeitig an andere, ihrer kälteliebenden Natur zusagende Orte zurückgezogen haben. In den beiden Aufsätzen über die Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees werden als solche steno-

therme Kaltwassertiere die folgenden bezeichnet: eine Reihe von Rhizopoden, die Turbellarien *Otomesostoma auditivum* und *Plagiostomum lemani* (und zwei im Vierwaldstätter See nicht gefundene Rhabdocölen), die Oligochaete *Haplotaxis gordioides*, die Copepode *Cyclops strenuus*, die Cytheriden, die blinden Crustaceen *Asellus foreli* und *Niphargus putaneus*, die Hydracarin *Hygrobatas albinus* und *Lebertia tauinsignita* (zu diesen ist später [1908b] *L. rufipes* hinzugefügt worden), die Muschel *Pisidium clessini*. Im Referat von 1908 zählt er zur profunden Fauna auch die Cladocere *Ilyocryptus acutifrons*, „mehrere nordische und hochalpine Harpacticiden des Neuenburger Sees“, die Hydracarine *Tiphys zschokkei*, alle Tiefseepisidien. In einer früheren Arbeit (1900, z. B. p. 364—366) stellt er von den in der Tiefenfauna auftretenden Tieren zu derselben Gruppe noch *Hydra ruba*, die Oligochaeten *Tubifex velutinus* und *Bythonomus lemani*, die Copepoden *Cyclops vernalis* und *C. fuscus*, die Ostracoden *Candona candida* und *Cypria exsculpta*.

Wie man sieht, eine stattliche Liste; wenn man noch einige andere Autoren berücksichtigt, könnte man zu den obigen noch einige weitere Arten hinzufügen. — Mehrere der oben aufgezählten Tiere (die Turbellarien und Cytheriden) nehmen nach ZSCHOKKE eine Sonderstellung ein, indem sie nicht nur glaciale, sondern „marin-glaciale“ Relikte sind, welche sich erst in der Eiszeit dem Süßwasserleben angepaßt haben.

In bezug auf die große Mehrzahl dieser sogenannten glacialen und marin-glacialen Relikte kann ich diese von ZSCHOKKE und anderen, besonders schweizerischen Zoologen eifrig verfochtenen Ansichten nicht teilen, oder ich finde wenigstens die bis jetzt vorgebrachten Beweise ganz unzureichend. Ich will unten die tiergeographische Stellung der verschiedenen hierher gerechneten Tiere unter besonderen Rubriken erörtern und beginne dabei mit den „marin-glacialen Relikten“.

Zuerst erlaube ich mir aber eine Bemerkung über eine Frage nomenklatorischer Natur. Das Wort „Eiszeitrelikt“ oder „glaciale Relikt“ hat bekanntlich in der zoologischen Literatur eine etwas schwankende Bedeutung, und die Grenzen dieses Begriffes werden von verschiedenen Autoren ganz verschieden gezogen. Die Schuld an dieser Uneinigkeit liegt wohl hauptsächlich darin, daß bald mehr das zeitliche, bald mehr das örtliche Moment



des Reliktentums betont wird. Ich kann mich hier auf den Versuch einer Auseinandersetzung dieser Frage, wozu Exkurse auf fernliegende Gebiete nötig wären, nicht einlassen<sup>1)</sup> und will nur meine Stellung zu den Ansichten ZSCHOKKES, der größten Autorität auf diesem Gebiete, präzisieren. In seinem sehr interessanten Vortrag auf der Stuttgarter Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (1908) hat dieser Forscher seine schon aus früheren Arbeiten (besonders derjenigen von 1900) bekannten Ansichten über die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit ausführlich behandelt. Der Begriff der „Eiszeitrelikte“ wird hier folgendermaßen definiert (p. 34): „Den Überresten der einst auf dem nicht vergletscherten Gebiet zusammengedrängten Organismenwelt lege ich den Namen ‚Glacialrelikte‘ bei, unbekümmert darum, ob diese Lebewesen ursprünglich im Norden, im Hochgebirge oder in der Ebene Zentraleuropas zu Hause waren und ob sie heute ihr Leben nur in tieftemperierten, arktischen Medien weiterfristen, oder sich sekundär an höhere Wärmegrade von Festland und Wasser angepaßt haben. Glacialrelikte sind diejenigen Tiere, bei denen geographische und oft auch morphologische Erwägungen es wahrscheinlich machen, daß ihre Vorfahren der eiszeitlichen Mischfauna angehörten.“ Und eine Seite weiterhin heißt es: „Relikte sind alle heute noch lebenden Nachkommen der glacialen, durch die Eismassen zusammengedrängten Mischfauna.“ Diese weite Fassung gestattet nach ZSCHOKKE zugleich „eine bestimmte Begrenzung“. Dieser Ansicht kann ich kaum beipflichten. Zu der Mischfauna werden wohl hier, was jedoch aus den angeführten Worten kaum ganz unzweideutig hervorgeht, nur die arktischen und die alpinen, aus den vergletscherten Gebieten im Norden und Süden geflüchteten Tiere gerechnet; denn die eurythermen, resistenten Kosmopoliten, welche gewiß einen quantitativ sehr großen Teil der auf der eisfreien Zone lebenden Fauna bildeten, können wohl auf keinen Fall, darin müssen doch alle einig sein, als Glacialrelikte aufgefaßt werden. Welchen Grad von Stenothermie ZSCHOKKE von seinen Relikten

<sup>1)</sup> Auch auf die Ansichten WESENBERG-LUNDS (1903, 1908 und besonders 1910, p. 29—32) und auf die durch dieselben hervorgebrachte Diskussion gehe ich daher an dieser Stelle nicht ein, bemerke nur, daß es mir nicht glücklich erscheint, dem Begriff des Reliktes eine so weite Fassung zu geben, daß, wie W.-L. selbst zugibt, „beinahe die ganze Süßwasserfauna aus Relikten bestehen würde“.

fordert, in wie großer Ausdehnung also die Nachkommen der glacialen Fauna einen Anspruch auf den Namen Eiszeitrelikte machen könnten, scheint mir jedoch nicht ganz klar. Daß ein typisches Glacialrelikt sich sekundär an höhere Wärmegrade angepaßt haben kann, finde ich wohl möglich; in einigen Fällen dürfte ein solcher Prozeß äußerst wahrscheinlich sein. Doch ist bei der Deutung ähnlicher Verhältnisse ganz besondere Vorsicht geboten, und es müssen sehr starke geographische, morphologische und biologische Erwägungen vorliegen, um die Bezeichnung eines solchen, nicht streng stenothermen Tieres als Glacialrelikt berechtigt erscheinen zu lassen.

Jedenfalls ist der Begriff Glacialrelikt bei ZSCHOKKE ein fast rein zeitlicher; alle an niedrige Temperaturen gebundenen Überreste der Eiszeitfauna sind somit solche Relikte, gleichgültig ob sie heute nur arktische oder daneben auch temperierte Gegenden bewohnen und ob sie in den letzteren häufig vorkommen oder nur auf isolierten Stellen zurückgelassen worden sind. Ich habe früher (1907b) in Anlehnung an EKMAN eine andere Auffassung angedeutet, nach welcher nur die in früher arktischen, jetzt temperierten Gegenden überdauernden Eiszeittiere als glaciäre Relikte zu bezeichnen sind; der Begriff ist also hier ein zeitlicher und örtlicher. Gegen diese Einschränkung des Begriffes hat ZSCHOKKE in seinem Vortrag mehrere Einwände vorgebracht: Eine scharfe Grenze zwischen relikten und nicht relikten Geschöpfen könne oft kaum gezogen werden, manche Tiere würden „im flachen Teich zu den Relikten zählen, nicht aber im tiefen See“ usw. Was diese und andere, verwandte Einwände betrifft, so war meine damals nur im Vorübergehen erwähnte Meinung nicht, wie ZSCHOKKE glaubt, daß in kaltem Wasser lebende Organismen überhaupt nicht Relikte sein könnten; dagegen müßten die Tiere, um als solche gelten zu können, in einer jetzt nicht mehr arktischen Gegend leben. Kalte Quellen, Bäche, Höhlen und Moore, die Tiefenschichten der Seen sind also auch nach der angedeuteten Auffassung typische Reliktenlokale. Der Kern dieser Auffassung ist, daß ein Relikt — und dies gilt nicht nur für glaciäre, sondern für alle Arten Relikte — außerhalb des eigentlichen Verbreitungsbezirkes der Art leben muß; das Auftreten muß sozusagen etwas Anormales, etwas beim ersten Anblick Unerwartetes tragen. Ferner müssen die isolierten

Kolonien Überbleibsel einer früher weiter ausgedehnten Fauna sein; sie müssen also in den vom eigentlichen Verbreitungsgebiet abliegenden Gegenden (nicht notwendig an jedem einzelnen Wohnplatz) wirklich zurückgelassen sein.<sup>1)</sup> Daß bei dieser Fassung des Ausdrucks eine scharfe Grenze zwischen relikten und nicht relikten Tieren bisweilen schwer zu ziehen ist, gebe ich gern zu, doch dürfte diese Unzutraglichkeit bei jedweder Fassung schwer zu vermeiden sein. ZSCHOKKE rechnet offenbar zu den Glacialrelikten nicht nur die in den mitteleuropäischen und skandinavischen Hochgebirgen, sondern auch die hocharktischen, am Rande des grönländischen Inlandseises usw. lebenden Tiere. Wenn wir in diesem Zusammenhange an die marine Tierwelt denken, so wären z. B. die hocharktischen, an die unmittelbare Nähe der Gletscher gebundenen Mollusken und Crustaceen glaciäre Relikte. Es wird wohl jedermann zugeben müssen, daß die Gruppe der Glacialrelikte dann gar sehr verschiedenartige Elemente zu umfassen bekommt; ist doch ein ganz gewaltiger Unterschied vorhanden zwischen einem Tier, welches noch unter genau denselben äußeren Bedingungen wie seine eiszeitlichen Vorfahren lebt, und einer in einer vereinzelt kalten Quelle der Ebene zwischen der temperierten Fauna vorkommenden Kaltwasserform.

Meiner Ansicht nach sind für die verschiedenen Kategorien, welche von ZSCHOKKE und welche von EKMAN und mir als Glacialrelikte definiert werden, verschiedene Benennungen erforderlich; für welche man den erwähnten Ausdruck reserviert, ist eine hauptsächlich formelle Frage. Ich will mich hier über dieselbe nicht näher aussprechen, ich bemerke nur, daß in der Nomenklatur ZSCHOKKES das Wort „Relikt“ eine abweichende Bedeutung von der sonst in der Zoologie und Botanik üblichen erhält.

In dieser Arbeit gebrauche ich mit Vorbehalt für künftige Modifikationen das Wort „Relikt“ in den folgenden Bedeutungen.

Marine Relikte = Angehörige einer jüngeren Süßwasserfauna, deren nächste Verwandte im Meer zu finden sind. Über

<sup>1)</sup> Auch bei dieser Einschränkung des Reliktenbegriffes kann man natürlich diejenigen stenothermen Hochgebirgsarten Mitteleuropas, welche auch in der nördlich-arktischen Zone vorkommen, als glaciäre Relikte auffassen, wenn man nämlich die mitteleuropäischen Gebirge nicht als einen Teil der arktischen Subregion, sondern als ein Reliktgebiet von gewaltiger Ausdehnung betrachtet.

die Zeit der Einwanderung ist hierdurch nichts gesagt; wenn es sich um Tiere handelt, die in verhältnismäßig weit zurückliegenden Epochen eingewandert sind, ist die Abgrenzung gegenüber der alten Süßwasserfauna oft sehr schwer. Ebensowenig muß ein Tier, um als ein marines Relikt zu gelten, sich in loco dem Süßwasserleben angepaßt haben. Eine solche Einschränkung des Begriffes ist bekanntlich wegen der Verbreitungsmöglichkeiten der Tiere nicht durchführbar; für die große Mehrzahl der früher als echte Reliktenseen betrachteten Gewässer hat sich ja diese Auffassung als irrig erwiesen (vgl. besonders CREDNER, 1887). Typische Beispiele (ich beginne mit den wahrscheinlich jüngeren Relikten): die marin-glaciären Relikte (siehe unten; sie gehören sowohl dieser wie der folgenden Gruppe an), die Garneelen und marinen Fische der norditalienischen Seen, der Seehund des Baikalsees, *Cytheridea lacustris*, *Plagiostomum lemani*, *Otomesostoma auditivum*, möglicherweise die *Bithynia*- und *Valvata*-Arten.

Zahlreiche der hiehergehörigen Tiere sind nicht nur, wie (in gewissen Gegenden) die marin-glaciären Relikte, in die nächste Umgebung des ursprünglichen Reliktengebiets vorgedrungen, sondern (natürlich innerhalb gewisser Grenzen) überall verbreitet; sie sind ferner nicht mehr mit marinen Arten identisch oder näher verwandt, sondern gehören nur Gattungen oder sogar nur Familien der marinen Fauna an. Von einem isolierten Auftreten „außerhalb des eigentlichen Verbreitungsbezirkes“ ist also hier keine Rede. Für alle diese Tiere möchte ich deshalb (im Gegensatz zu WESENBERG-LUND) eigentlich das Wort „Relikt“ durch einen ganz anderen Ausdruck ersetzen (z. B. einfach jüngere Süßwasserfauna, marine Elemente oder dergl.); als marine Relikte wären dann nur solche Tiere zu bezeichnen, welche erwiesenermaßen im Süßwasser zurückgelassen sind und welche sich seit dem Übergang zum Süßwasserleben nicht weiter verbreitet haben, als daß ihre Natur von „Überresten“ noch deutlich zutage tritt.

Glaciäre Relikte = Überreste der stenotherm-glaciären, während der Eiszeit das mitteleuropäische Flachland bewohnenden Fauna. In den arktischen Gegenden lebt diese Fauna noch ziemlich unverändert fort; von ZSCHOKKE werden auch diese arktischen und alpinen Tiere als Relikte bezeichnet; nach der oben diskutierten Auffassung sollte man die Mitglieder dieser Fauna nur dann glaciäre Relikte nennen, wenn sie außerhalb

ihres eigentlichen (arktischen) Verbreitungsbezirktes leben. Ein sehr typisches Beispiel dieser Gruppe ist *Planaria alpina*.

Marin-glaciale Relikte oder arktische marine Relikte = stenotherm-arktische Tiere, welche sich erst während der Eiszeit dem Süßwasserleben angepaßt haben. Typische Beispiele: *Mysis relicta*, *Idothea entomon*, *Gammarecanthus loricatus*, *Pontoporeia affinis*.

### Die vermeintlichen marin-glacialen Relikte der schweizerischen Tiefenfauna.

Die Sonderstellung der allöocölen Turbellarien und der Cytheriden war schon lange vor dem Erscheinen der Arbeiten ZSCHOKKES von mehreren Forschern erkannt. Ich werde weiter unten die älteren zur Erklärung aufgestellten Hypothesen kurz erwähnen, hier will ich nur bei den Ansichten des hervorragenden schweizerischen Tiergeographen verweilen.

In seinem 1905 gehaltenen Vortrag hat ZSCHOKKE in klarer und prägnanter Form (auch in andern Arbeiten, 1900, 1906, 1908, 1908b) seine Ansichten dargelegt. Um die folgende Diskussion zu erleichtern, werde ich seine eigenen Worte anführen.

„Die gemeinschaftliche Quelle aber zur ersten Besiedelung der Seetiefen nach dem Rückgang der großen Eismassen möchte ich zunächst in der Fauna suchen, die zur Zeit der letzten weiten Vergletscherung die flachen kalten Gewässer der vom Eis freigebliebenen Teile des mitteleuropäischen Flachlandes belebte.“ Nach dieser gewiß berechtigten Einleitung äußert er sich über die hier in Rede stehenden Tiere folgendermaßen: „Zu diesen Glacialtieren gesellten sich gegen den Schluß der Eiszeit, als gewaltige Ströme von Schmelzwasser die Meere weithin aussüßten, marine nordische Zuwanderer. Das reiche System von Lagunen, Kanälen, Seen, Wasserstraßen mag ihnen stufenweises Vordringen vom Salzwasser in das süße Element gestattet und gleichzeitig die Bahn zu allmählichem Vormarsch in das Herz des Binnenlandes geöffnet haben. Damals traten wohl die heute in die Seetiefen verbannten Strudelwürmer und Muschelkrebse ihre Reise aus der Meeresheimat an, begleitet von den wandernden Salmoniden, den nun stabil ge-

wordenen Felchen, Forellen und Saiblingen und dem kräftigen, wanderlustig gebliebenen Lachs.“

Diese Hypothese hat gewiß viel Bestechendes und dürfte auch in weiten Kreisen angenommen sein. Ganz ohne Widerspruch ist sie jedoch auch nicht geblieben. Schon BRAUN (1886, p. 335) hat sich betreffs *Otomesostoma* gegen die Auffassung ZACHARIAS' geäußert; er weist mit Recht auf die dürftige Kenntnis der Verbreitung der Turbellarien, welche zur Vorsicht mahnen muß, hin; seine übrigen Gründe haben nunmehr ein bloß historisches Interesse.<sup>1)</sup> Von neueren Autoren haben LUTHER (1902) und besonders WESENBERG-LUND (1903), doch ohne Motivierung, abweichende Ansichten geäußert. Der erstgenannte Forscher sagt in einem Bericht über seine Studien über die Fauna des Lojosees, daß die dort gefundenen allöocölen Turbellarien *Otomesostoma* und *Plagiostomum* „gewiß mit Unrecht“ als Relikte gedeutet worden sind. WESENBERG-LUND hat sich ebenfalls nur ganz beiläufig über diese Frage geäußert; er rechnet, wie weiter unten (S. 84) erwähnt werden soll, sowohl *Plagiostomum lemani* als auch die Cytheriden zu derselben älteren Süßwasserfauna wie die Schnecken *Bithynia* und *Valvata* und andere an marine Verwandte anklingende Süßwassertiere; was die Cytheriden betrifft, werden zwar keine besonderen Arten erwähnt; da aber das Gegenteil nicht gesagt wird, werden wohl unter denselben auch die hier in Rede stehenden Formen inbegriffen sein.

Ich werde weiter unten meinerseits die Relikthenhypothese einer möglichst allseitigen Prüfung unterwerfen; der Übersichtlichkeit halber will ich dabei die Turbellarien und die Ostracoden gesondert betrachten.

### Die tiergeographische Stellung der beiden allöocölen Turbellarien *Otomesostoma auditivum* und *Plagiostomum lemani*.

Die beiden oben erwähnten Turbellarien wurden von FOREL und DU PLESSIS in der Tiefe des Genfer Sees entdeckt und von ihnen zum erstenmal im Jahre 1874 unter den Namen *Mesostomum auditivum* und *Vortex lemani* erwähnt. Die richtige systematische

<sup>1)</sup> Eine Äußerung BRAUNS kann ein spezielles Interesse beanspruchen, da sie die zu dieser Zeit herrschende Auffassung über die systematische Stellung von *Otomesostoma* scharf beleuchtet. Einer seiner Gründe gegen die Relikthenhypothese ist der, „daß man nur schwer dem Monotus ein so hohes Alter zuschreiben wird“.

Stellung der letzteren Art wurde schon 1882 von v. GRAFF erkannt. Die erstere Art dagegen wurde nicht von diesem Forscher selbst untersucht und daher auch von ihm als eine allerdings abweichende Mesostomide betrachtet. Sie erhielt den neuen Genusnamen *Otomesostoma*; der Speciesname blieb langezeit „*morgiense*“; unter diesem Namen hatte DU PLESSIS das Tier ausführlicher beschrieben.

v. GRAFF, der zuerst die systematische Stellung eines dieser Tiere entdeckte, hat auch zuerst eine Hypothese zur Erklärung seines Vorkommens in den Süßwasserseen aufgestellt: „Für *Plag. lemani* scheint mir nach allem, was wir heute über die Verwandtschaften dieser Form wissen, nur einer einzigen Antwort Richtigkeit wahrscheinlich zu sein: es ist ein Relikt der marinen Fauna, welche ehemals unsere großen Alpenseen erfüllte und aus welcher sich allmählich die heutige Süßwasserfauna entwickelte.“ Die Seen werden also, wie es in ähnlichen Fällen in jener Zeit gebräuchlich war, als echte Reliktenseen, *Plagiostomum lemani* als ein marines Relikt im ursprünglichen Sinne des Wortes betrachtet.

Wenige Jahre nachher wurde von ZACHARIAS (1884, 1885, 1885a), welcher das *Otomesostoma* im Kleinen Teich des Riesengebirges wieder fand, auch diese Art als Angehörige einer marinen Familie anerkannt und dem Genus *Monotus* zugeteilt; die angeblich neue Art wurde *M. relictus* genannt. Zur Erklärung des Vorkommens im Riesengebirge, 1200 m ü. d. M., wurde die Hypothese v. GRAFFS weiter ausgebaut und die Art und Weise, wie jener *Monotus* ein Relikt wurde, näher präzisiert. Die Anpassung des Riesengebirgs-*Monotus* sollte in einem großen, das Hirschberger Tal erfüllenden, von dem Diluvialmeer abgesperrten Reliktensee stattgefunden haben; von hier wäre das Tier in die Gebirgsseen des Riesengebirges passiv verschleppt worden. Diese Annahme könnte ja indessen nur das Vorkommen im Riesengebirge erklären. In einer späteren Arbeit (1891, p. 305) hat ZACHARIAS seiner Theorie eine allgemeinere Fassung gegeben und erklärt nun das Vorkommen des einstweilen auch in anderen Schweizer Seen und in Livland gefundenen Tieres im süßen Wasser durch die Annahme, „daß wir es in dem eigentümlichen kälteliebenden Tiere mit einem überlebenden Bewohner jener zahlreichen Schmelzwasserseen zu tun haben, die sich am Ausgange der Eiszeit bildeten, und die sowohl unter sich als auch mit dem nördlichen Meere

durch natürliche Zwischenkanäle in Verbindung standen. In ein derartig zusammenhängendes System von größeren und kleineren Wasseransammlungen konnte eine anpassungsfähige Turbellarienform des Meeres leicht einwandern und eine große Verbreitung erlangen. Sie vermochte aber andernteils, wenn die einzelnen Seen aus Mangel an Wasserzufuhr verdunsteten, nur an solchen Örtlichkeiten auszudauern, welche annähernd die nämlichen Lebensbedingungen darboten, wie die von den Schmelzwässern der nordischen Eisströme gebildeten Gletscherseen.“

Hier haben wir schon, wie man sieht, die Reliktenhypothese, der seitdem wohl von den meisten gehuldigt wurde, in ihren Grundzügen deutlich formuliert, mit dem Unterschied, daß die modernen Verfechter derselben, wie ZSCHOKKE, natürlich nicht (wie ZACHARIAS, 1885) geologisch unannehmbare Reliktenseen postulieren.

Meine Einwände gegen die Reliktenhypothese zerfallen in solche, welche gegen die Annahme einer postglacialen Einwanderung der beiden Turbellarien in das Süßwasser und in solche, welche gegen die Hypothese, daß sie stenotherm-glaciale Elemente darstellen, gerichtet sind.

#### Warum sind die beiden Allöocölen keine marin-glacialen Relikte?

Beide Arten weichen in ihrem Bau sehr beträchtlich von den marinen Arten der Familien ab, und die Verwandtschaft ist in der Tat eine viel weniger enge, als früher angenommen wurde.<sup>1)</sup> Die eine Art wurde, wie oben erwähnt, bis vor kurzem zu der marinen Gattung *Automolus* oder *Monotus (Monocelis)* gezählt; nach meinen Untersuchungen (1907) bildet sie aber den Typus einer eigenen, sehr isolierten Gattung, für welche ich den alten Namen *Otomesostoma* GRAFF wieder adoptiert habe; kurz nach dem Erscheinen meiner Arbeit konnte ADA MIDELBURG (1908) durch Untersuchung der früher sehr oberflächlich bekannten marinen Monocelididen die Berechtigung dieser Ausscheidung bestätigen und gelangte sogar zu der Auffassung, daß *Otomesostoma* am besten als Typus einer eigenen Unterfamilie aufzufassen

<sup>1)</sup> ZACHARIAS behauptete sogar (1885a), daß der Riesengebirgs-*Monotus* „sich zu seinen meeresbewohnenden Speciesverwandten fast genau so verhält, wie *Mysis relicta* zur *Mysis oculata*“.

sei; von v. GRAFF (1908) wurde die letztere zum Rang einer Familie erhoben.<sup>1)</sup>

*Plagiostomum lemani* habe ich ebenfalls (1907a) zum Gegenstand einer ausführlichen anatomischen Untersuchung gemacht: ich fand dabei, daß auch diese Art im Kreise der zahlreichen marinen *Plagiostomum*-Arten eine viel isoliertere Stellung einnimmt als früher angenommen wurde, und nur wegen der ungenügenden Kenntnisse der letzteren wurde für die Süßwasserart eine neue Gattung nicht aufgestellt.

Diese systematischen Ergebnisse haben für die vorliegende Frage eine weitgehende Bedeutung. Wenn die beiden Arten erst am Ende der letzten großen Vergletscherung in das Süßwasser eingedrungen sind, so liegen nämlich offenbar nur die folgenden Möglichkeiten vor: 1. Die beiden Arten haben nach dem Beginn der Einwanderung eine außerordentlich durchgreifende Veränderung des Baues erlitten. 2. Sie haben sich schon lange vor dem Übergang zum Süßwasserleben von ihren Verwandten abgetrennt.

Um die Wahrscheinlichkeit der ersten dieser beiden Möglichkeiten beurteilen zu können, müssen wir einen Vergleich mit denjenigen Süßwasserbewohnern anstellen, deren Natur von glacialen Einwanderern sichergestellt ist. Die klassischen Beispiele solcher Tiere sind die Crustaceen *Idothea entomon*, *Gammaracanthus loricatus*, *Pontoporeia affinis* und *Mysis relicta*. Hier sind bekanntlich entweder die Süßwasserrelikte mit den marinen Stammformen vollständig identisch, oder die an den ersteren nachgewiesenen Veränderungen sind so unbedeutend, daß die Ableitung der Süßwasserform aus einer bestimmten Meeresart keine Schwierigkeit darbietet. Noch einige Arten können wohl als sichere marin-glaciale Relikte gelten (von Crustaceen *Limnocalanus macrurus* G. O. SARS; vgl. EKMAN, 1907); auch sie sind mit marinen Arten mehr oder weniger nahe verwandt.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Zu dieser Familie (*Otoplanidae*) stellt v. GRAFF auch die marine Gattung *Otoplana*; dieselbe ist jedoch anatomisch so gut wie unbekannt, und die Vereinigung mit *Otomesostoma* daher nur als eine ganz provisorische (nach meiner Ansicht auch als solche nicht berechnete) anzusehen.

<sup>2)</sup> Als ein Beispiel einer relikten Crustacé-Art, welche im Gegensatz zu den oben besprochenen keine nahen Verwandten in den arktischen Meeren aufweist, wird man mir vielleicht *Pallasea quadrispinosa* G. O. SARS entgegenhalten. (*Pallasea* BATE [nicht *Pallasia*] hat nach den Nomenklaturregeln die Priorität vor dem gewöhnlichen Namen *Pallasiella* G. O. SARS.) Es ist jedoch eine stark umstrittene Frage, ob diese Art wirklich die Natur eines glacialen

Die sicheren marin-glacialen Relikte haben also nach ihrer Gewöhnung an das Leben im süßen Wasser nur sehr unbedeutende oder sogar fast keine Veränderungen im Körperbau erfahren, und auch wo die Unterschiede ihre Abtrennung als selbständige Species rechtfertigen, liegt ihre Natur von Anpassungsformen bekannter mariner Arten ganz offen zu Tage. *Otomesostoma auditivum* und *Plagiostomum lemani* dagegen zeigen in ihrer ganzen Organisation sehr durchgreifende Unterschiede gegenüber den marinen Verwandten: die erste Art repräsentiert ja sogar eine eigene Familie, und die zweitgenannte bildet den Typus einer selbständigen, nur wegen der unzureichenden Kenntnis der marinen Verwandten noch nicht benannten Gattung.

Die Verteidiger der Relikthypothese werden vielleicht gegen meine Darstellung einwenden, daß die genannten Beispiele nur für die besprochenen Fälle Gültigkeit haben und daß bei anderen Tieren ein Übergang zum Süßwasserleben notwendig größere Veränderungen im Bau herbeiführen müßte. Die für die beiden Süßwasserallöocölen charakteristischen Eigentümlichkeiten sind jedoch zum großen Teil ganz anderer Natur und nur unter Annahme einer weit entfernteren Verwandtschaft mit den marinen Arten erklärlich. Für *Otomesostoma*, das eine eigene Familie repräsentiert, ist ja dieses hohe Alter der wichtigeren Merkmale ganz selbstverständlich, aber auch „*Plagiostomum*“ *lemanii* zeigt mehrere Unterschiede gegenüber den marinen *Plagiostomum*-Arten, welche unmöglich durch die Anpassung an eine so wenig komplizierte Veränderung der Lebensweise hervorgerufen sein können: die Lage der Hoden, das Vorkommen eines langen, einstülpbaren Penis s. str. usw. (siehe meine oben zitierte Arbeit über *Pl. lemani*).

Reliktes besitze. SAMTER und WELTNER (1904) — siehe auch SAMTER, 1905 — stellen sie in gleiche Linie mit *Mysis* und *Pontoporeia*, WESENBERG-LUND betrachtet sie dagegen (wenigstens 1903) mit SARS als einer älteren Süßwasserfauna angehörig. Für unsere Frage ist jedoch die Lösung dieser Kontroverse ganz belanglos. Die übrigen 13 Arten der Gattung *Pallasea* sind nur im Baikalsee (oder daneben im Angara-Fluß) heimisch (siehe STEBBING, 1905). Wenn daher *P. quadrispinosa* ein arktisches marines Relikt ist, so muß die marine Stammform, wie auch SAMTER und WELTNER annehmen, seit der Eiszeit ausgestorben sein, da die Gattung, mit ihren 13 augenscheinlich im Baikalsee endemischen Arten, natürlich eine wesentlich ältere ist. — Die geographische Verbreitung der Gattung scheint mir übrigens der Auffassung SAMTERS und WELTNERs einige nicht ganz leicht zu überwindende Schwierigkeiten in den Weg zu legen.

Die Möglichkeit, daß die Sondermerkmale der beiden Süßwasserallöocölen nach der Eiszeit hätten entstehen können, muß also als vollständig ausgeschlossen bezeichnet werden. Manchem wird sie gewiß schon von vornherein als unmöglich erscheinen, da aber in den früheren Darstellungen die Voraussetzungen der Reliktenhypothese überhaupt nicht berührt werden, dürfte eine Prüfung jeder nur denkbaren Möglichkeit nicht überflüssig sein.

Ich gehe nun zu einer Erörterung der zweiten Möglichkeit über, daß die beiden Allöocölen sich schon lange vor der Einwanderung in das Süßwasser von ihren jetzt bekannten marinen Verwandten abgetrennt hätten. Es fragt sich dann, warum die nahestehenden oder identischen marinen Stammformen, von denen sich die Süßwasserrelikte am Ende der Eiszeit losgelöst haben sollten, auch jetzt nicht in den nordischen Meeren leben. Der Einwand, daß sie dort nur scheinbar fehlen könnten, würde nur die Schwachheit der Hypothese offenbaren; die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme ist so außerordentlich gering, daß man sie ganz fallen lassen muß; beide Arten sind ja verhältnismäßig groß und leicht zu bemerken, in der Eiszeit müßten beide, der Verbreitung und der Häufigkeit der angeblichen Süßwasserrelikte nach zu urteilen, sehr häufig gewesen sein, deshalb wäre ein häufiges Auftreten der im Meere zurückgebliebenen Kolonien zu erwarten usw. Wenn wiederum keine näheren Verwandten von *Otomesostoma* und *Plagiostomum lemani* in den heutigen Meeren leben, so müßten sie nach der Eiszeit ausgestorben sein (der allfällige Einwand, daß die ganzen Artenbestände auf einmal das Meer verlassen haben könnten, bedarf wohl in diesem Fall keiner Widerlegung). Diese Annahme ist in hohem Grade unwahrscheinlich. Besonders kräftig spricht dagegen der Umstand, daß es nicht nur eine, sondern zwei Arten sind, für welche wir dieses Aussterben annehmen sollten: beide müßten nach dem soeben Gesagten am Ende der letzten Vergletscherung sehr häufige marine Arten gewesen sein, beide hätten sich dann plötzlich in eine im Meere zurückbleibende und in eine in die Binnengewässer eindringende Form gespalten; die beiden Süßwasserformen hätten sich über große Gebiete verbreitet, während die marinen Kolonien beider Arten in der kurzen seitdem folgenden Zeit zugrunde gegangen wären. Auch nur für eine Art kann eine solche Annahme natürlich nur als Notfallshypothese gelten; wenn die Tatsachen sich ebensogut

oder besser in anderer Weise erklären lassen, ist sie nicht gestattet.

Wenn wir nun das Obige kurz zusammenfassen, so ist der abweichende Bau der beiden Süßwasserallöocölen mit der Annahme einer postglacialen bzw. glacialen Einwanderung derselben nur unter zwei Voraussetzungen vereinbar, deren hohe Unwahrscheinlichkeit (in dem einen Falle sogar Unmöglichkeit) ich oben dargelegt habe. Eine einfache und ungezwungene Erklärung für die isolierte systematische Stellung der in Rede stehenden Tiere gibt dagegen die Annahme, daß sie schon vor der Eiszeit echte Süßwasserbewohner darstellten; sowohl die systematische Isolierung wie das Fehlen in den heutigen Meeren werden dann leicht verständlich. Es handelt sich offenbar, da näher verwandte Arten weder im Meer noch im Süßwasser vorhanden sind, um alte konservative Formen. Solche sind unter den Süßwasserturbellarien, um nicht weiter auszuholen, nicht selten; ich erinnere nur an eine dritte Süßwasserart derselben Turbellarienabteilung, die nach meinen Untersuchungen die einzige bekannte Art ihrer Familie darstellt, *Bothrioplana semperi* BRAUN.<sup>1)</sup>

Wenn nun auch die beiden Turbellarien schon vor der Eiszeit als Süßwasserbewohner existierten, so bleibt ja nichtsdestoweniger die Möglichkeit, daß sie arktische Elemente der Fauna darstellen. Sie wären dann, wenn man nun solche jüngere Süßwassertiere als marine „Relikte“ bezeichnen will, gleichzeitig marine und glaciale, aber keine marin-glacialen Relikte.

Einwände gegen die Annahme einer steno-thermglacialen Herkunft der beiden Turbellarien.

1. Der erste Einwand richtet sich gegen eine Behauptung, welche von der Auffassung der glacialen Einwanderung der Tiere abhängig und daher eigentlich schon erledigt worden ist. Sowohl *Plagiostomum* wie *Otomesostoma* sollen nach ZSCHOKKE „nach Ursprung und Verwandtschaft“ auf die Meere des Nordens

<sup>1)</sup> v. GRAFF behält noch (1908, p. 2555, 1909) vier Arten der Familie *Bothrioplanidae* und stellt sogar für zwei derselben die neue Gattung *Euporobothria* auf. Wie ich in einer vor den Publikationen v. GRAFFS erschienenen Arbeit (1907, p. 600, 607) gezeigt habe, liegen die Unterscheidungsmerkmale zwischen derselben und dem Genus *Bothrioplana* innerhalb der Grenzen der individuellen Variation.

hinweisen. Es wurde oben dargetan, daß beide Arten und ganz besonders die letztere überhaupt keine näheren Verwandten aufweisen. Die zuerst von ZACHARIAS behauptete Ähnlichkeit des Penis von *Otomesostoma* mit demjenigen von *Monocelis unipunctata* (*spinosa*) ist natürlich ganz äußerlich oder eher überhaupt nicht vorhanden. Auch die Verbreitung der nur ganz entfernten marinen Verwandten ist keineswegs eine vorwiegend nördliche. Von den 19 von v. GRAFF (1908, p. 2593) aufgenommenen marinen Arten der Gattung *Plagiostomum* sind nur drei (*Pl. caudatum* LEV., *Pl. vittatum* JENS., *Pl. koreni* JENS.) ausschließlich oder hauptsächlich in nordischen Meeren, die übrigen nicht weiter nördlich als der Englische Kanal gefunden worden (zu diesen Arten kommt noch *Pl. hartmeyerii* WEISS aus Australien). Von den 13 einigermaßen sicheren Monocelididen sind 5 mehr oder weniger ausgesprochene Bewohner des Nordens (*Monocelis fusca* ÖRST., *M. alba* LEV., *M. hirudo* LEV., *M. viridirostris* SABUSS, *hamata* JENS.); zwei Arten (*M. lineata* MÜLL. und *M. unipunctata* O. FABR.) scheinen in nördlichen und südlichen Meeren ebenso häufig zu sein, von den übrigen sind zwei nur im Englischen Kanal, vier nur in südlichen Meeren gefunden worden (siehe v. GRAFF, 1908, p. 2595; zu den dort aufgezählten Arten kommt noch *M. balanocephalus* BÖHMIG [aus dem Feuerland] hinzu). Die nach v. GRAFF (vgl. oben S. 66) mit *Otomesostoma* verwandte Gattung *Otoplana* ist nur aus dem Mittelmeer bekannt.

2. Keine der beiden Arten ist ausschließlich oder gar vorwiegend an die Tiefenregion gebunden. *Plagiostomum lemani* ist, wie man aus der Zusammenstellung S. 10—13 sieht, in der Litoralregion, und zwar auch im oberen Teil derselben, zahlreicher Seen sowie in drei Flüssen beobachtet worden, und ich selbst fand die Art in der größten Individuenzahl in den Charawiesen in einer Tiefe von 1—4 m (einmal erbeutete ich an einem solchen Ort mit dem Handnetz durch wenige Netzzüge 28 Exemplare). Auch die in ganz seichtem Wasser lebenden Tiere sind nicht kleiner als diejenigen der Tiefenregion.<sup>1)</sup> Auch *Otomesostoma auditivum* lebt in der Litoralregion der Seen. Genaue Tiefenangaben werden

<sup>1)</sup> Länge nach FOREL und DU PLESSIS 7 mm, nach v. GRAFF sogar bis 15 mm, nach meinen Beobachtungen meist 4—7 mm, seltener bis 10 mm (die Exemplare der Charawiesen nicht kleiner), nach BRAUN (Tiefe 4—6 m) höchstens 5—6 mm, nach FUHRMANN (Tümpel) etwa 5 mm, nach DORNER 2,5—5 mm (nicht völlig geschlechtsreif).

von keinem einzigen Autor gegeben; ich selbst fand die Art in Tiefen von 10—15 und 15—20 m ebenso häufig oder fast häufiger als in der eigentlichen Tiefenregion, in den Charawiesen des ganz seichten Wassers dagegen nur einmal. Die litoralen Exemplare sind auch keineswegs kleiner wie die in der Tiefe lebenden;<sup>1)</sup> nach FOREL (1885, p. 125) soll gerade das Gegenteil der Fall sein („je l'ai retrouvée dans la région littorale du Léman en une variété notablement plus grande et plus colorée que celle des profondeurs“). Zusatz: Im Genfer See sind sowohl *Plagiostomum* wie *Otomesostoma* schon von 1,3—2 m ab häufig vorhanden; siehe oben S. 12 u. 14.

Beide Arten gedeihen also sehr gut in der Litoralregion der Seen; die Behauptung ZSCHOKKES (1905, p. 6), daß sie dort nicht zu voller Größe auswachsen, ist unrichtig. Die Wassertemperatur der obersten Schichten ist bekanntlich starken jahreszeitlichen und, was hier wichtiger ist, täglichen Schwankungen unterworfen und ist während der Sommermonate überall verhältnismäßig hoch.<sup>2)</sup> Die beiden Arten können daher nicht

<sup>1)</sup> FOREL und DU PLESSIS schreiben 1874 (p. 49) *Otomesostoma auditivum* eine Länge von 4—5 mm zu. Zwei Jahre später läßt aber DU PLESSIS (1876, p. 261, 278) die Länge nur 1 bis 2 mm betragen, und dasselbe Maß wird auch von FOREL (1885) angegeben. Die Beobachtungen der übrigen Autoren stimmen besser mit der ersten Angabe überein: BRAUN gibt 3—3,5 mm, ZACHARIAS 3 mm an. Auch nach meinen eigenen Beobachtungen sind die geschlechtsreifen Exemplare typisch größer als 2 mm; im Thuner und Brienzer See betrug die Länge etwa 2,5—4 mm. In Lappland fand ich in einem Teich mit gewiß wenig konstanter Temperatur ein 4mm langes Exemplar, während die in der Tiefe des Torne Träsk gefundenen Tiere nur 2 mm lang waren. Eine Abhängigkeit der Körpergröße von der Tiefe des Aufenthaltsortes läßt sich also überhaupt nicht konstatieren. — Zusatz: Die Länge beträgt im Genfer See in der Regel 3—4 mm; bisweilen, und zwar in ganz seichtem Wasser, fand ich beinahe 5 mm lange Exemplare.

Dagegen ist vielleicht an den in der reinen Teich fauna gelegentlich auftretenden Exemplaren eine Herabsetzung der Körpergröße bemerkbar. Das einzige von DORNER gefundene Exemplar war nur 0,6 mm lang; nach der Beschreibung zu urteilen (Hoden, Keimstöcke, Penis mit chitinösem Ausführungsgang) dürfte dasselbe wenn auch vielleicht nicht völlig geschlechtsreif, so doch sehr bald ausgewachsen gewesen sein. Die von mir selbst im Mästermyr beobachteten Individuen lebten in seichtem, an warmen Tagen bis zu 26 oder mehr Grad Celsius erhitztem Wasser. Sie waren fast völlig geschlechtsreif (die Eier waren schon besamt), aber hatten eine Länge von nur 1—1,8 mm.

<sup>2)</sup> Im Genfer See (FOREL, 1895) hat die warme, starken täglichen Schwankungen unterworfenen Oberflächenschicht in der Regel eine Dicke von 5—10 m oder etwas mehr. Im oberen Teil dieser Schicht ist die Temperatur des Wassers fast stets mehr als 20 Grad Celsius, und noch in einer Tiefe von 10 m beträgt die Temperatur meist 17,5—19 Grad Celsius (siehe FOREL, l. c., besonders die Tabelle, p. 344).

als streng stenotherme Kaltwasserbewohner betrachtet werden. Sowohl *Plagiostomum* wie *Otomesostoma* sind ja, wie besonders meine im Sommer 1910 gemachten Beobachtungen im Genfer See zeigen (siehe die oben während der Korrektur hinzugefügten Zusätze) häufig noch in ganz seichtem Wasser, wo die Sommertemperatur meist etwa 20° C. oder mehr beträgt; beide scheinen also im Gegenteil ziemlich ausgeprägt eurytherm zu sein.

Doch wird das Wasser der Litoralregion großer Seen (mit Ausnahme von teilweise abgestengten, pflanzenreichen Buchten usw.) nie so stark wie dasjenige kleinerer Wasseransammlungen erhitzt, und die Temperaturschwankungen sind ja auch verhältnismäßig viel geringer. Daß sowohl *Plagiostomum* wie *Otomesostoma* nur gelegentlich in der eigentlichen Teichfauna auftreten, ist eine unbestrittene Tatsache. Ihr Fehlen kann natürlich nicht auf mangelnde Verbreitungsmöglichkeit beruhen, sondern muß ungünstigen Existenzbedingungen zugeschrieben werden; für die eine Art (*Otomesostoma*) kann hier wahrscheinlich, im Gegensatz zu den in der Litoralfauna größerer Gewässer lebenden Exemplaren, ein Einfluß dieser Verhältnisse auf den Bau der Tiere konstatiert werden, indem sie nicht die Größe der typischen Seeform erhalten (siehe hierüber die Fußnote der vorigen Seite); nähere Beobachtungen über diese und ähnliche Verhältnisse sind sehr erwünscht.

Es fragt sich nun, ob die Ursachen für das fast völlige Fehlen in kleineren Gewässern wirklich in den hier noch extremeren Temperaturverhältnissen oder in ganz anderen Umständen zu suchen sind. Sicherheit hierüber wird nur durch eingehende Untersuchungen über die Biologie der beiden Tiere zu erhalten sein.

3. *Otomesostoma* kommt nach ZSCHOKKE (1900, 1905, 1908b) in der Litoralregion der hochalpinen Gletscherseen vor: er rechnet das Tier daher zu derjenigen Gruppe glacialer Relikte, die ihre glaciale Herkunft außer durch andere Umstände auch durch „gleichzeitigen Aufenthalt in der Tiefsee der Ebene und am Litoral der Hochgebirgsseen“ bekunden. Dazu ist erstens zu bemerken, daß die Art nur dreimal im schweizerischen Hochgebirge gefunden worden ist (siehe S. 14); sie scheint daher dort viel seltener als in den subalpinen Seen zu sein. Zweitens ist sie ja auch in den letzteren ein häufiger Litoralbewohner. Nur wenn sie in den Hochgebirgen in der eigentlichen Uferzone, zwischen den Pflanzen häufig lebte,

wäre ein Unterschied gegenüber dem Verhältnis in wärmeren Seen vorhanden. Nach dem jetzt Bekannten ist dies nicht der Fall. Eine Angabe ZSCHOKKES über das Vorkommen im Partnunersee könnte vielleicht in dieser Richtung gedeutet werden (*O.* bewohnt hier „den seichten, mit Algen erfüllten Nordabschnitt“), über die Tiefe wird aber nichts Bestimmtes gesagt, und übrigens ist ja dieser Fund ganz vereinzelt. Ich selbst fand nie *Otomesostoma* in der hochalpinen Uferfauna des Berner Oberlandes. — *Plagiostomum lemani* ist bisher überhaupt nicht im Hochgebirge nachgewiesen worden. Das Fehlen (oder jedenfalls die große Seltenheit) dieser Art spricht sogar direkt und sehr entschieden gegen die Auffassung ZSCHOKKES.<sup>1)</sup>

Ich habe oben auf die Schwierigkeiten, welche der Reliktenhypothese im Wege stehen, hingewiesen; meine eigenen Ansichten werde ich erst nach der Behandlung der zweiten Gruppe, der Cytheriden, darlegen.

Als marin-glaciale Relikte betrachtet ZSCHOKKE auch zwei marinen Gattungen angehörige rhabdocöle Turbellarien, *Phonorhynchus* (*Macrorhynchus*) *lemanus* (DU PLESSIS) und *Trigonostomum* (*Hyporhynchus*) *neocomense* (FUHRMANN). Ich habe keine derselben gefunden; ihre Stellung sei daher hier nur in Kürze besprochen. Die erste Art wurde von DU PLESSIS (1895) in der Tiefe des Genfer Sees entdeckt und später von ihm in der Litoralregion desselben Sees und des Neuchâtelers Sees wiedergefunden (DU PLESSIS, 1897). Die andere Art ist nur von zwei Stellen in der Tiefe des letzteren Sees bekannt (FUHRMANN, 1904). Diese wenigen Tatsachen erlauben überhaupt keinen Schluß auf die Einwanderungszeit dieser Arten. Nichts weist auf eine Beziehung zur Eiszeit hin, sondern sie gehören allem Anscheine nach derselben Gruppe älterer Süßwasserbewohner an wie die Allöocölen. Hiefür spricht direkt der Umstand, daß sie nicht die einzigen Süßwasserbewohner der vorwiegend marinen subsectio Calyptorhynchia

<sup>1)</sup> Durch meine Beobachtungen im Sommer 1910 wird die oben vertretene Ansicht kräftig gestützt. *Plagiostomum* scheint im Hochgebirge völlig zu fehlen; *Otomesostoma* findet sich nur an ganz ähnlichen Standorten wie in subalpinen Gegenden und ist überhaupt sehr selten. Für genauere Einzelheiten muß ich auf eine demnächst erscheinende Arbeit verweisen (Neue Beobachtungen über die Rhabdocölen und Allöocölen der Schweiz. In: Zool. Bidr. Uppsala. Bd. I). (Zusatz während der Korrektur).



darstellen. Außer *Gyatrix hermaphroditus*, die zusammen mit der marinen *G. attemsi (helgolandica)* eine eigene Familie repräsentiert, sind während der letzten Jahre einige (oder nur eine) Süßwasserarten der mit *Phonorhynchus* eng verwandten Gattung *Polycystis (Macrorhynchus)* bekannt geworden. Die erste sicher hierher gehörige Art wurde von BRESSLAU (1906) in einem kleinen Teich des Botanischen Gartens zu Straßburg entdeckt und später von MARTIN (1907) teils in einem Tümpel, teils an den Ufern des Loch Lomond in Schottland wiedergefunden; eine nahe verwandte, wenn nicht identische Art war schon früher von SEKERA in moorigen Gewässern Böhmens beobachtet worden (BRESSLAU, l. c.), und ich selbst kenne aus einem Teich im lappländischen Hochgebirge eine wahrscheinlich zu derselben Gattung gehörige, noch nicht näher untersuchte Art. Eine der europäischen Süßwasserform nahestehende amerikanische Species wird neuerdings von v. GRAFF (1910) erwähnt.

**Die tiergeographische Stellung der Süßwasser-Cytheriden *Cytheridea lacustris*, *Limnocythere sancti-patricii* und *Leucocythere mirabilis*.**

Die zwei ersten der oben genannten Ostracoden wurden von FOREL in der Tiefe des Genfer Sees gefunden und 1878 von VERNET als n. gen. n. sp. unter den Namen *Acanthopus resistans* und *elongatus* beschrieben. Beide waren jedoch schon früher bekannt; die erste Art wurde schon 1862 von SARS (1863) in Norwegen und die zweite 1863 von BRADY und ROBERTSON in Irland entdeckt (siehe BRADY u. NORMAN, 1889). Die übrige Verbreitung dieser beiden Arten habe ich im speziellen Teil zusammengestellt. *Leucocythere mirabilis* wurde von KAUFMANN (1896) entdeckt und ist bisher nur aus drei Schweizer Seen bekannt.

Daß die beiden erstgenannten Arten einer hauptsächlich marinen Gruppe angehören, wurde schon von den älteren Forschern erkannt. VERNET (1878) konnte sich zur Erklärung dieses Sachverhaltes nur zwei jetzt ebenso unwahrscheinliche Möglichkeiten denken: die Tiere seien entweder im Eierzustand aus dem Meer verschleppt, oder sie besäßen mit den marinen Arten keine wirkliche Blutsverwandtschaft, sondern hätten sich selbständig aus einer Süßwasserart (*Candona*) entwickelt. Eine in dieser Zeit naheliegende Erklärung war jedoch auch in diesem Falle, sie als in den Seen

hinterlassene Meeresformen zu betrachten. Meines Wissens hat jedoch nur DU PLESSIS (1885, p. 62—63) diese Möglichkeit im Ernst diskutiert; SARS spricht sich schon in seiner ersten Mitteilung über *Cyth. lacustris* (1863) bestimmt dagegen aus, und in bezug auf die „*Acanthopus*“-Arten weist FOREL 1885 demgegenüber darauf hin, daß der Genfer See nie mit dem Meer in direkter Verbindung gestanden hat. Neuere Forscher haben diese ältere Relikthypothese modifiziert. KAUFMANN läßt in seiner in systematischer und faunistischer Hinsicht sehr verdienstvollen Arbeit über die schweizerischen Cytheriden (1896) sich auch auf einige Spekulationen über die Herkunft derselben ein. Von den erörterten Möglichkeiten findet er eine Einwanderung aus dem Meer am meisten wahrscheinlich. Da eine solche jetzt nicht möglich ist, sieht er sich genötigt, „auf prähistorische Zeiten zurückzugreifen“, findet aber andererseits, „daß die Einwanderung eine verhältnismäßig junge ist, da sie erst geraume Zeit nach dem Zurückweichen der Gletscherzungen aus dem weit gegen das Alpenmassiv vordringenden Seen stattgefunden haben kann“. Als Einwanderungswege denkt er sich „ein System von seichten, sumpftartigen Wasserstraßen“ zwischen den Alpenseen und dem Meere; diese Annahme hat, wie man sieht, eine große Ähnlichkeit mit der von ZACHARIAS, der jedoch nicht zitiert wird, für die Süßwasserallöocölen aufgestellten Hypothese.

ZSCHÖKKE, der aus dem Vierwaldstätter See nur *Cytheridea lacustris* und *Limnocythere sancti-patricii* kennt, hat diese Hypothese weiter zu begründen gesucht (siehe S. 62).

FOREL hat sich stets sehr vorsichtig über die Cytheriden geäußert. 1885 warnt er vor allzu kühnen Hypothesen, da das Fehlen in der Litoralfauna nicht sicher konstatiert sei. In der Genfer See-Monographie nennt er sich „troublé par ce problème“, und äußert sich nur ganz allgemein („différenciation quelque part, dans un lieu où la continuité n'a pas été interrompue dans la succession des êtres depuis les époques géologiques anciennes“).<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> KAUFMANN (1896, p. 381—382) schreibt FOREL mit Unrecht die Ansicht zu, daß die Süßwassercytheriden sich lokal aus den Litoralarten entwickelt hätten, und weist deshalb die Annahme einer Entstehung der Süßwasserrelikte oder der Cytheriden überhaupt aus den Cypriden zurück. Eine solche absurde Meinung ist nie von FOREL ausgesprochen worden; in der von KAUFMANN zitierten Äußerung (1894) sagt er nur, daß alle Tiefenformen eines Sees ursprünglich dem Litoral desselben (oder unterirdischen Gewässern) entstammen.

WESENBERG-LUND (1903) scheint, wie aus einer kurzen, S. 63 erwähnten Äußerung hervorgeht, alle Süßwassercytheriden zu einer älteren Süßwasserfauna zu rechnen.

Warum sind die Cytheriden *Cytheridea lacustris*, *Limnocythere sancti-patricii* und *Leucocythere mirabilis* keine marin-glacialen Relikte?

1. Auch hier wird die Annahme einer spätglacialen Einwanderung der Tiere durch das Fehlen nahe verwandter Formen im Meere erschwert, für zwei der drei Arten sogar unmöglich gemacht.

Besonders für die Gattung *Limnocythere* ist das hohe Alter im Süßwasser sehr einleuchtend. Dieses Genus umfaßt mehrere (meines Wissens 13) lebende Arten, welche alle nur im Süßwasser vorkommen.<sup>1)</sup> Die meisten sind in verschiedenen Teilen Europas (England, Schottland, Skandinavien, Deutschland, Schweiz, Böhmen, Ungarn) und außer *L. sancti-patricii* in seichtem Wasser (vgl. jedoch die unten erwähnten Beobachtungen JENSENS), meist sogar in kleinen Tümpeln und Gräben beobachtet worden (siehe BRADY et NORMAN, 1889, KAUFMANN, 1896, HARTWIG, 1897, MÜLLER, 1900, THIÉBAUD, 1908). Eine Art, *L. incisa* DAHL, ist daneben auch in Zentral-Asien verbreitet, wo sie SARS (1903) von fünf Standorten erwähnt; eine andere Art hat DADAY (1904) in Kleinasien und Turkestan gefunden. Zwei Arten sind aus Nordamerika (SHARPE, 1897) und eine Art aus Java (VAVRA, 1906) beschrieben worden, und auch in Südamerika (Paraguay) hat DADAY (1905) eine jedoch nur zur Gattung bestimmte Art gefunden. Daß alle diese Arten der augenscheinlich kosmopolitischen Gattung zur

<sup>1)</sup> Eine Art, *L. incisa* DAHL wurde zuerst aus der Ostsee beschrieben (DAHL, 1888), wo sie jedoch in sehr schwach salzigem Wasser gefunden wurde; da sie sonst nur aus einigen Binnengewässern in England, Deutschland und Zentralasien bekannt ist (siehe MÜLLER, 1900, SARS, 1903), kann sie augenscheinlich als eine echte Süßwasserform bezeichnet werden. — Dagegen ist eine ausgestorbene marine Art bekannt, die aus dem Oligocän des Mainzer Tertiärbeckens beschriebene *L. zinndorfi* LIENENKLAUS 1905. Dieser Fund ist von großem Interesse. Da gegen die Mitte der Tertiärzeit eine Art der Gattung noch im Meere lebte, ist es vielleicht wahrscheinlich, daß die Einwanderung der Süßwasserrelikte in der Tertiärperiode vor sich gegangen ist; daß sie nach dem angegebenen Zeitpunkt erfolgt sein muß, folgt aber mit Notwendigkeit daraus nicht.

Eiszeit aus dem Meer eingewandert oder später aus einer Art entstanden wären, wird natürlich niemand behaupten können,<sup>1)</sup> und ebenso unmöglich wäre die Annahme, daß die eine Art *L. sancti-patricii* erst dann das Salzwasser verlassen hätte. — Das hohe Alter der Gattung *Limnocythere* im Süßwasser wird übrigens durch einen geologischen Fund direkt erwiesen, indem SIEBER vor einigen Jahren (1905, p. 343) eine miocäne Süßwasserart (*L. esphigmena*) dieser Gattung beschrieben hat.

*Leucocythere mirabilis* wiederum ist die einzige bekannte Art ihrer Gattung; gerade aus den oben für die beiden Turbellarien vorgebrachten Gründen kann daher auch diese Art kein so ganz junger Süßwasserbewohner sein.

*Cytheridea lacustris* dagegen gehört einer artenreichen, sonst

<sup>1)</sup> In bezug auf *L. relicta* LILLJ. hat jedoch neuerdings BREHM (1909, p. 743, 748) eine derartige Ansicht geäußert (ob er die Art als marin-glaciales oder nur als glaciales Relikt betrachtet, geht jedoch aus seiner Darstellung nicht unzweideutig hervor), und auch ZSCHOKKE (1908) bezeichnet diese Art als ein altglaciales Tier. BREHM fand *L. relicta* in dem Grundschlamm des Lunzer Mittersees und glaubt „für das Vorkommen dieses Reliktes . . . gestützt auf ZSCHOKKES Ansicht, daß die unterirdische Wasserader zu den Refugien der Glacialrelikte zu zählen sei, die Trichter verantwortlich machen zu dürfen, um so mehr, als auch in einem zur Station gehörigen Teiche, dem Mausrodelteich, der durch unterirdischen Zufluß bemerkenswert erscheint, dieselbe *Limnocythere* aufgefunden werden konnte“; p. 748 wird die gefundene Art sogar als ein Vertreter der Tiefseefauna bezeichnet. In der eigentlichen Tiefenregion ist *L. relicta* jedoch bisher nicht gefunden worden (über die Angaben JENSENS vgl. unten); die übrigen früher bekannten Fundorte sind zwei im Sommer austrocknende Wiesentümpel nahe bei Uppsala (LILLJEBORG, 1862) (in den Sammlungen LILLJEBORGs finden sich Exemplare auch aus drei anderen Tümpeln und Gräben, alle in der Nähe von Uppsala), der schwedische See Nömmen in Småland (TRYBOM, 1899, p. 17; meist in seichtem Wasser, einige Exemplare aus größerer Tiefe, 15—18 m) und ein früh austrocknender Wiesentümpel in Deutschland (MÜLLER, 1900). Die Spekulationen BREHMS schweben also noch ziemlich in der Luft.

S. JENSEN (1904) hat in Dänemark zwei *Limnocythere*-Arten gefunden und als *L. inopinata* und *L. relicta* bestimmt. Über das Vorkommen der einzelnen Arten wird hier nichts gesagt; der Verfasser schreibt nur, daß *Cyth. lacustris*, „*Limnocythere*“ u. a. m. an den tieferen und tiefsten Stellen der Seen leben. Ob hierunter auch *L. relicta* inbegriffen ist, erscheint ja zuerst unsicher. Ferner ist es sehr zweifelhaft, ob wirklich diese Art und nicht vielmehr (namentlich wenn sie in der Tiefe gefunden wurde) *L. sancti-patricii* vorgelegen hat. JENSEN sagt selbst (p. 7), daß es ihm viel Mühe verursacht habe zu entscheiden, ob es *L. relicta* gewesen sei, was er beobachtet habe; als Synonyme verzeichnet er *Acanthopus elongatus* VERNET und die von BRADY u. NORMAN und SARS als *L. sancti-patricii* bezeichnete Art; sowohl die letztere wie die VERNETSche Form sind bekanntlich (KAUFMANN, 1896) mit der echten *L. sancti-patricii* identisch.

fast ausschließlich im Meer verbreiteten Gattung an. Die Verwandtschaftsbeziehungen können daher hier nicht in ganz entscheidender Weise gegen die Annahme einer späten Einwanderung ins Feld geführt werden; da die Art jetzt im Meer fehlt — und eine nahe verwandte Form ist auch nicht bekannt <sup>1)</sup> — ist sie jedoch schon deshalb wenig wahrscheinlich. Die einzige Süßwasserart der Gattung ist *C. lacustris* übrigens nicht; DADAY hat vor kurzem (1909) eine neue Art aus einem See Turkestans beschrieben (*C. pedaschenkoi*); eine Art einer *Cytheridea* nahestehenden Gattung (*Cytheridella* DADAY) war schon früher von demselben Forscher (1905) in Paraguay nachgewiesen worden.

2. Gerade für die Art, deren frühe Einwanderung in das Süßwasser nicht durch die Verwandtschaftsbeziehungen bewiesen wird, kommt eine sehr beweiskräftige Tatsache geologischer Natur hinzu. *Cytheridea lacustris* ist nämlich in Schottland und England in drei glacialen Süßwassertonen zusammen mit reinen Süßwasserarten (*Cypris*- und *Candona*-Arten, *Limnocythere inopinata* u. a.) gefunden worden (BRADY, CROSSKEY u. ROBERTSON, 1874, p. 21, 104, 107). Am schottischen Fundort (Crofthead) liegt der fossilführende Ton zwischen zwei Moränenbetten („lower and upper boulder clay“) und wird daher von GEIKIE (1894, p. 102, 128) und anderen englischen Geologen als interglacial betrachtet. Die in dem Ton gefundene Flora zeugt in der Tat von einem sehr temperierten Klima (*Corylus avellana!*), und auch die Zusammensetzung der Säugetierfauna ist derart, daß das interglaciale Alter wohl in diesem Falle von keinem Geologen bezweifelt wird (*Bos primigenius*, *Megaceros hibernicus*, *Equus caballus*). Nach GEIKIE gehört die Ablagerung der zweiten Interglacialperiode an und wurde also nach der zweiten der vier von ihm unterschiedenen großen Vergletscherungen gebildet. Aber auch wenn wir auf eine nähere Bestimmung ihres Alters verzichten und nur an der Tatsache festhalten, daß *C. lacustris* in Süßwasserablagerungen auftritt, die sich während der großen Eiszeit bildeten, so scheint mir schon dadurch der Beweis erbracht, daß

<sup>1)</sup> Die Verwandtschaftsbeziehungen der *Cytheridea*-Arten untereinander kann ich nicht beurteilen. Ob *C. lacustris* ebenso eng mit den marinen Species wie diese untereinander verwandt ist, dürfte wohl eine offene Frage sein. Nach BRADY, CROSSKEY und ROBERTSON (1874) kann die Art, solange das Männchen nicht bekannt ist, sogar nur provisorisch zum Genus *Cytheridea* gestellt werden.

die Art sich lange vor der Ablagerung der in Rede stehenden Tone dem Süßwasserleben angepaßt hatte. Von den etwa 50 von den drei oben erwähnten englischen Forschern nach Ostracoden untersuchten diluvialen Ablagerungen sind nur vier reine Süßwasserbildungen, und in drei derselben wurde *C. lacustris* gefunden, dagegen kein einziges Mal in den zahlreichen marinen, an Ostracoden sehr reichen Ablagerungen.<sup>1)</sup> Die Art war daher während der letzten Vergletscherung — und wahrscheinlich, wenn die Auffassung GEIKIES richtig ist, schon viel früher, am Ende der zweiten Vergletscherung — eine häufige Süßwasserart;<sup>2)</sup> im Meer war sie dagegen ausgestorben, oder die Süßwasserart hatte sich schon weit von der Stammform entfernt. Daß die Einwanderung erst ungefähr gleichzeitig mit der Bildung der in Rede stehenden Ablagerungen vor sich gegangen sei, ist daher völlig undenkbar, und besonders das Fehlen in dem spätglacialen (wahrscheinlich auch interglacialen; vgl. BRADY, CROSSKEY u. ROBERTSON, 1874, und GEIKIE, l. c., p. 133 ff.) Meere macht es wahrscheinlich, daß schon damals eine geraume Zeit seit dem Eindringen in das Süßwasser verflossen war.

3. Die Verbreitung der Süßwassercytheriden müßte, wenn diese erst während der letzten Vergletscherung das Meer verlassen hätten, verhältnismäßig beschränkt sein. Daß die drei Tiefenarten fast nur aus dem nördlichen Europa bekannt sind, sagt natürlich, auch von der Möglichkeit einer viel weiteren Verbreitung abgesehen, über die Einwanderungszeit gar nichts. Daß die angedeutete Möglichkeit wirklich besteht, wird durch einen sehr bemerkenswerten Fund von *Cytheridea lacustris* in einem See im

<sup>1)</sup> An einer Stelle (p. 71) wurde *Cytheridea lacustris* mit marinen Arten zusammen gefunden. Auch hier hat sie jedoch gewiß im Süßwasser gelebt, denn die Ablagerung ist in ihrem oberen Teil eine Süßwasserablagerung, in welcher außerdem andere reine Süßwasserarten gesammelt wurden. — In einer andern, wie es scheint rein marinen Ablagerung (p. 92) wurde ein einziges Exemplar gefunden. Dasselbe ist hier zweifellos, was die englischen Autoren in Anbetracht der Lage der Ablagerung selbstverständlich finden, durch einen kleinen Fluß, „which might have supplied the sediment“, herausgeschwemmt worden; die ganze Ablagerung ist übrigens, wie es scheint, *rezent*.

<sup>2)</sup> In Dänemark sind sowohl *C. lacustris* wie *Limnocythere sancti-patricii* in spätglacialen Süßwasserablagerungen gefunden worden (HARTZ, 1902). Die letztgenannte Art ist auch in Schweden fossil beobachtet worden, hier jedoch erst aus der Ancylus-Zeit, während welcher sie u. a. im Ancylus-See lebte (MUNTHE, 1910, p. 65, 67.)

Altai gezeigt (SARS 1903, p. 33). Auch bei der Annahme einer großen Verschleppungsmöglichkeit scheint mir dieser Fund mit der Hypothese ZSCHOKKES, nach welcher die Art am Ende der Eiszeit und zwar wohl aus der jetzigen Nordsee und Ostsee in das Süßwasser eingedrungen wäre, nicht in Übereinstimmung gebracht werden zu können. *Limnocythere sancti-patricii* ist nur aus dem nördlichen und mittleren Europa bekannt; daß jedoch diese Art später als die übrigen derselben Gattung dem Süßwasserleben sich angepaßt hätte, wird wohl niemand behaupten können, und die Gattung ist, wie schon oben hervorgehoben wurde, eine kosmopolitische.

Einwände gegen die Annahme einer stenotherm-glacialen Herkunft der Tiefencytheriden.

1. Auch die Cytheriden sollen nach ZSCHOKKE ihre nächsten Verwandten in den nordischen Meeren suchen. Für *Limnocythere* und *Leucocythere* trifft diese Behauptung entschieden nicht zu; beide haben ja überhaupt keine näheren marinen Verwandten, und die ganze Familie ist keineswegs eine vorwiegend nördliche. Die Gattung *Cytheridea* ist kosmopolitisch; Arten derselben sind z. B. im Mittelmeer und sogar im Indischen Ozean (Mauritius und Australien) gefunden worden (siehe MÜLLER, 1894, BRADY, 1868 und 1869, EGGER, 1902). Übrigens hat ja jetzt, nachdem ich die Hypothese einer spätglacialen Einwanderung zurückgewiesen habe, die Verbreitung der Meeresarten ihre schon früher sehr geringe Beweiskraft vollständig verloren.

2. Als ein Argument für seine Theorie benützt ZSCHOKKE die Verbreitung der Süßwassercytheriden. Der Verbreitungskreis dieser Cytheriden, die lange für eine rein marine Gruppe galten, spannt sich, wie er sich äußert, „weiter aus, über das Brackwasser der westlichen Ostsee, über die nordischen Süßwasserseen in Skandinavien, England, Schottland und Irland und über die Tiefenzone der Seen des Alpenrands in der Schweiz und in Österreich“ (1905). Auch diese Argumentation hängt, wie man sieht, eng mit der Annahme einer glacialen Einwanderung in das Süßwasser zusammen. Daß die Verbreitung der drei Tiefenformen — die der übrigen Süßwassercytheriden ist, wie oben bemerkt wurde, sehr ausgedehnt — auf die genannten Gebiete beschränkt sein

sollte, ist nicht wahrscheinlich. In Deutschland hat HARTWIG (1897, 1898) *Cytheridea lacustris* und *Limnocythere sancti-patricii* in einigen Seen Brandenburgs nachgewiesen; an geeigneten Stellen wird man sie gewiß überall in Mitteleuropa finden (C. W. MÜLLER, der keine derselben fand, hat offenbar nur seichte, pflanzenreiche Stellen untersucht). Daß diese Arten in südlicheren Gegenden fehlen, wird man erst dann behaupten können, wenn auch in diesen die den Seeboden bewohnenden Ostracoden untersucht worden sind. Daß wenigstens *C. lacustris* eine sehr weite Verbreitung hat, wird durch den auf S. 36 erwähnten Fund derselben im Altai gezeigt. Dieselbe Art ist augenscheinlich auch in Südeuropa verbreitet; in dem einzigen dort etwas genauer untersuchten Gebiet ist sie in zwei Seen (Umgebung von Rom; MASI, 1905) nachgewiesen worden. Übrigens ist der Verbreitung allein, wenn nicht gleichzeitig eine Vorliebe für kaltes Wasser nachgewiesen werden kann, wenig Bedeutung beizumessen, um so weniger natürlich, wenn sie vielleicht einen großen Teil der paläarktischen Region umfaßt.

3. Nach ZSCHOKKE suchen die drei Cytheriden „ausschließlich die Tiefe auf und fehlen dem warmen Tümpel und Teich, dem lichtdurchstrahlten Ufer“. Diese Behauptung ist, soweit sie sich auf das Fehlen in der Teichfauna bezieht, vollständig richtig. Ohne Ausnahmen ist diese Regel jedoch nicht. BRADY und NORMAN (1889) erwähnen *L. sancti-patricii* aus „dykes“ in England, und LILLJEBORG hat, wie ich aus seinen, dem Zoologischen Museum in Uppsala gehörigen Sammlungen sehe, vor mehr als 50 Jahren *Cytheridea lacustris* in einem Moraste nahe bei Uppsala gesammelt. Doch dies sind Ausnahmen, die ich nur der Vollständigkeit wegen erwähne. Ebenso gewiß ist, daß sie in solchen Teilen größerer Gewässer fehlten, wo die äußeren Bedingungen dieselben wie in seichten Kleingewässern sind. Dagegen ist die Behauptung, daß sie in den Seen ausschließlich der Tiefenregion angehören, sehr schwach motiviert. ZSCHOKKE geht in dieser Richtung sehr weit in seinem Vortrag (1905, p. 5): die uferbewohnenden Cytheriden sollen bei 70 m verschwinden, „um typischen Tiefen-Ostracoden von marinem und nordischem Anstrich, den Cytheriden, den Platz zu überlassen“. Diese Äußerung stimmt nicht ganz mit den in der „Übersicht“ mitgeteilten Fangergebnissen überein; die zwei häufiger erbeuteten Litoralarten wurden darnach bis in

die größte Tiefe (214 m) gefunden. Die beiden Cytheriden wurden je an nur zwei Stellen gedredgt; wie wenig eine Verallgemeinerung solcher vereinzelter Beobachtungen berechtigt ist, zeigen meine eigenen Tiefenfänge: ich fand die Cytheriden ausschließlich in dem oberen Teile der Tiefenregion, zwischen 35 und 60 m. In bezug auf das Fehlen in der Litoralregion stützt sich ZSCHOKKE offenbar auf KAUFMANN, da er selbst keine Beobachtungen über die litoralen Ostracoden des Vierwaldstätter Sees mitgeteilt hat. Dieser Forscher sagt aber nur (1896, p. 377): „Ich habe sie nie litoral gefunden und zwar ebensowenig an sandigen Ufern, deren Grund durch seinen Bau und seine Beweglichkeit ihr Fortkommen beeinträchtigt, als an seichten mit Wasserpflanzen durchsetzten Stellen, wo der oft filzige eigenartige Grund keinen geeigneten Aufenthaltsort bildet. Nachdem ich darüber im klaren war, dredgte ich nur noch in einer gewissen Entfernung vom Ufer, an Stellen, die den Grund nicht mehr erkennen und eine Tiefe von mindestens zehn Metern vermuten ließen.“ Hiermit sagt er ja zuerst indirekt, daß die Cytheriden bis zu einer Tiefe von 10 m hinauf, also etwa in der Mitte der Litoralregion, vorkommen, und daß sie im oberen Teil derselben, wenn der Boden geeignet ist, fehlen, kann man aus den angeführten Worten nicht herauslesen, nur daß er dort nicht gedredgt hat. Es liegen im Gegenteil mehrere Beobachtungen aus anderen Ländern vor, nach welchen eine größere Tiefe für das Gedeihen dieser Tiere gar nicht erforderlich ist.

BRADY und NORMAN teilen überhaupt keine Tiefenangaben mit, an einigen Fundorten wenigstens kann die Tiefe nicht einige Meter überschreiten (*Cytheridea lacustris*: Fluß Nene, Thames, Kanal bei Edinburgh; *Limnocythere sancti-patricii*: die Flüsse Nene und Cam.) DADAY scheint *L. sancti-patricii* aus einer großen Anzahl von Fundorten zu kennen (vgl. S. 37), u. a. aus einem Fischteich (DADAY, 1903); auch die übrigen Fundstellen dürften wohl zum Teil seichte Gewässer sein. Auch S. JENSEN gibt keine bestimmte Tiefe an, er sagt nur, daß er *C. lacustris* ausschließlich in großen Seen in „ziemlich“ tiefem Wasser gefunden hat.

Wo die obere Grenze anzusetzen ist, kann also durch die bisher veröffentlichten Beobachtungen nicht entschieden werden. Möglich ist, daß überhaupt nicht die Tiefe und die Wassertemperatur, sondern nur die Bodenbeschaffenheit entscheidend

ist. Daß die letztere einen großen Einfluß hat, ist jedenfalls sicher, und KAUFMANN selbst macht ja den ungeeigneten Grund ausschließlich für das Fehlen der Tiere an den Ufern verantwortlich. Von großem Interesse in dieser Beziehung ist eine andere Beobachtung desselben Forschers: auch in ein und demselben Becken wechselt die Individuenzahl auf kurze Strecken hin; die Cytheriden meiden sowohl die lokalen, oft bandartigen Anhäufungen von pflanzlichem Detritus, den die *Candona*-Arten in Menge bewohnen, wie den „aus lauter kleinen kugeligen Anhäufungen zusammengesetzten Schlamm.“ — Von Interesse ist auch, daß JENSEN (1904, p. 9), im Gegensatz zu andern Autoren, in Dänemark die zwei *Limnocythere*-Arten *L. inopinata* und *L. relicta* (vergl. jedoch oben S. 77) an den tieferen und tiefsten Stellen der Seen fand. Zu erwähnen ist noch, daß *L. inopinata* nach DADAY (1892) eine ausschließlich den Boden bewohnende Art ist. Vielleicht nehmen die sogenannten Tiefencytheriden in ihrer Lebensweise gar keine so ausgesprochene Sonderstellung ein, wie man nach andern Beobachtungen glauben müßte.

Wie es sich auch mit der Tiefenverbreitung der drei Cytheriden verhalten mag, sicher ist jedenfalls, daß sie im unteren Teil der Litoralregion, von etwa 10 m ab, häufig vorkommen. Ausgesprochen stenotherme Kalkwassertiere sind sie also nicht.

4. Die obigen Einwände würden wenig oder nichts besagen, wenn die drei Cytheriden in den Hochalpen die kalten Ufergewässer regelmäßig bewohnten. Dies ist aber nicht der Fall; im Gegenteil, es ist nur ein einziger alpiner (und zwar kein hochalpiner) Fundort für eine Cytheride (*C. lacustris*) bekannt. ZSCHOKKE (1900), der die erwähnte Art im St. Moritzer See fand, sagt nichts über die Tiefe; da aber der See 44 m tief ist, wurde das Tier gewiß unterhalb der Uferzone gedredgt. In keinem anderen Gewässer der Schweizer Hochalpen ist eine Cytheride beobachtet worden, und ebensowenig konnte EKMAN (1908) in Schwedisch-Lappland einen einzigen Vertreter dieser Familie nachweisen. Wenn sie auch wahrscheinlich auf dem Grund der hochalpinen Seen etwas häufiger wie es jetzt erscheint, vorkommen, so leben sie ja hier unter denselben Bedingungen wie in den subalpinen Seen. Schon dieses Fehlen in der alpinen Uferfauna und die anscheinend große Seltenheit in alpinen Gegenden überhaupt macht die Annahme einer glacialen

Herkunft der drei Cytheriden, die aus anderen Gründen als unzureichend bezeichnet wurde, noch unwahrscheinlicher.

#### Zusammenfassung der Resultate über die allöocölen Turbellarien und die Cytheriden.

Die Hypothese, nach welcher die beiden Allöocölen *Otomesostoma auditivum* und *Plagiostomum lemani* und die drei Cytheriden *Cytheridea lacustris*, *Limnocythere sancti-patricii* und *Leucocythere mirabilis* marin-glaciale Relikte darstellen sollen, also erst beim Ende der Eiszeit in das Süßwasser eingewandert seien, muß entschieden zurückgewiesen werden. Die wichtigsten Gründe sind das Fehlen näherer Verwandter in den jetzigen Meeren, für die Cytheriden außerdem in einem Falle (*Cytheridea lacustris*) das Vorkommen in einer wahrscheinlich interglacialen Süßwasserablagerung, in einem andern (*Limnocythere sancti-patricii*) die Zugehörigkeit zu einer kosmopolitischen Süßwassergattung.

Die wirklichen marin-glaciale Relikte, welche sich an lebende marine Arten mehr oder weniger eng anschließen, und welche sich außerdem durch eine Reihe charakteristischer Eigentümlichkeiten in Lebensweise und Verbreitung auszeichnen (*Mysis relicta* usw.), fehlen in den schweizerischen Seen.

Daß trotzdem sowohl die Allöocölen wie die Cytheriden gewissermaßen Fremdlinge im Süßwasser sind, wird hierdurch keineswegs in Abrede gestellt, nur muß ihre Einwanderung in eine weiter zurückliegende Zeit verlegt werden. Daß die europäische Süßwasserfauna solche präglaciale marine „Relikte“ — daß solche Tiere besser überhaupt nicht als Relikte zu bezeichnen sind, habe ich oben (S. 61) hervorgehoben — einschließt, war auch früher nicht unbekannt. WESENBERG-LUND hat in seinen lichtvollen Studien über die marin-glaciale Relikte des Furesees in Dänemark (1903, p. 266—267, 297) die Aufmerksamkeit auf dieses Faunenelement gerichtet und spricht sich über dasselbe folgendermaßen aus: „L'auteur de cette étude est d'avis que toutes ces faunes — er bespricht in demselben Zusammenhang auch die pelagische Fauna — font partie d'une faune lacustre très ancienne et extrêmement répandue dont le moment d'immigration nous est jusqu'ici entièrement inconnu.“ Zu dieser Kategorie rechnet er die Schnecken *Bithynia* und *Valvata*, ferner *Plagiostomum lemani* und die Cytheriden (er spricht nur von dieser

Gruppe ganz im allgemeinen; vgl. oben S. 63). Daß die beiden Schnecken solche verhältnismäßig alte Süßwasserbewohner darstellen, ist wohl eine unbestrittene Tatsache. Seine Gründe, auch die Cytheriden und *Plagiostomum lemani* zu dieser Gruppe zu stellen, werden von dem dänischen Forscher in der Abhandlung, die einem anderen Gegenstand gewidmet ist, nicht berührt.

Wenn wir nun noch einmal die Stellung dieser angeblichen marin-glaciale Relikte ins Auge fassen, so begegnen wir der interessanten Tatsache, daß innerhalb beider Gruppen auch andere solche präglaciale marine „Relikte“ zu finden sind. Schon unter den Allöocölen gibt es eine weitere Süßwasserform, *Bothrioplana semperi* M. BRAUN (vgl. oben S. 69); diese nimmt aber eine so isolierte Stellung ein, daß sie auch bei der weiten Fassung, welche z. B. WESENBERG-LUND dem Wort „Relikt“ gibt, wohl nicht als solches aufgefaßt werden kann. Dasselbe gilt von der Rhabdocöle *Gyatrix hermaphroditus*.

Eine scharfe Grenze gegenüber den als „Relikte“ anzusprechenden Arten existiert jedoch natürlich nicht; *Plagiostomum lemani* und noch mehr *Otomesostoma auditivum* nehmen ja gewissermaßen eine vermittelnde Stellung ein zwischen den mit marinen Formen eng verwandten Arten einerseits und solchen, zu marinen Hauptgruppen gehörigen, aber vollständig isoliert dastehenden Süßwasserformen andererseits. Es könnte sogar die Frage aufgeworfen werden, ob nicht *Otomesostoma auditivum* eher unter den letzteren aufzuführen; diese Art von der biologisch verwandten *Plagiostomum*-Species zu trennen, wäre jedoch unnatürlich.

Anders steht es mit einigen Arten, die den Gattungen der Subsectio *Calyptorhynchia*, welche sonst nur marine Arten umfaßt, angehören. Ich habe diese Formen (*Phonorhynchus lemanus*, *Polycystis goettei* und *Trigonostomum neocomense*) schon oben (S. 73) besprochen und will hier nur noch einmal hervorheben, daß besonders für die in kleinen Wasseransammlungen lebende Art *Polycystis goettei* eine Beziehung zur Eiszeit sehr unwahrscheinlich ist.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> In diesem Zusammenhang sei auch auf eine andere Gruppe im Süßwasser ebenso vollständig isolierter Tiere, die Süßwassernemertinen, aufmerksam gemacht. Nach Verbreitung und Lebensweise erweisen sie sich gleichermaßen als der präglaciale „Reliktenfauna“ angehörig. Die kuriosen Spekulationen von DU PLESSIS (1895a) bedürfen wohl keiner Widerlegung. Die meisten seien „d'origine fluviale“, und DU PLESSIS scheint für jede Fundstelle (oder richtiger

Auch unter den Cytheriden sind nicht die den Seegrund bewohnenden, als Kaltwassertiere angesehenen Arten die einzigen Süßwasserformen. Innerhalb der Gattung *Cytheridea* bemerken wir eine Art, *C. torosa* JONES, welche schon während der Eiszeit sowohl in süßem und salzigem wie besonders in brackischem Wasser lebte (siehe BRADY, CROSSKEY u. ROBERTSON, 1874, p. 21, 87, 92, 101, 106), und deren Einwanderung in das Süßwasser heute noch stattfindet; sie lebt nach allen Autoren vorzugsweise in brackischem, ausnahmsweise auch in ganz süßem Wasser; JENSEN (1904, p. 9, 72) fand sie sowohl im Meer (Ostsee?) wie im Süßwasser, im letzteren Falle aber stets nur an Stellen, welche mit dem Meer in direkter Verbindung stehen. — Zu den relativ alten Süßwasserbewohnern gehört diese Art also nicht, ich erwähne sie aber hier, weil sie uns den bei den andern Arten abgeschlossenen Prozeß gleichsam vor Augen stellt.

Es gibt aber unter den Cytheriden andere Arten, deren hohes Alter im Süßwasser von niemand bezweifelt worden ist. Auf die Seichtwasserarten der Gattung *Limnocythere* ist schon oben vielfach Bezug genommen worden. Hierher gehört auch das nur im Süßwasser vertretene Genus *Metacypris*. Endlich hat SARS (1887, p. 132) auf Sizilien eine Süßwasserart der Gattung *Cythere* gefunden, die sonst nur marine Formen einschließt.

Welches Alter sollen wir denn diesen Repräsentanten einer jüngeren, aber doch präglacialen Süßwasserfauna und besonders den vermeintlichen marin-glacialen Relikten zuschreiben? Meines Erachtens läßt sich hierüber zurzeit nichts Bestimmtes sagen, und nur in betreff der auch fossil auftretenden Gruppen wird vielleicht die Zukunft eine Antwort geben.

Nichts weist darauf hin, daß alle diese präglacialen marinen „Relikte“ der europäischen Süßwasserfauna dasselbe Alter im Süßwasser haben, und auch die uns hier interessierenden Arten können sehr wohl zu verschiedenen Zeiten eingewandert sein. Die Art *Cytheridea lacustris*, die näher als die übrigen mit marinen Formen verwandt ist, ist vielleicht viel später als die übrigen von einer

jedes Flußsystem) einen besonderen Einwanderungsprozeß anzunehmen. Andere sollen der „Fauna relicta“ angehören. Die Art *Monopora (Emea) lacustris* hätte einen doppelten Ursprung: im Gardasee und im Plöner See wäre sie ein direkter Abkömmling der Meeresfauna, die einst diese Wasserbecken bevölkerte, in den Schweizer Seen dagegen wäre sie durch die Flüsse eingewandert.

marinen Stammform abgezweigt, und hier läßt sich die Möglichkeit nicht abweisen, daß die Einwanderung wirklich im Anschluß an die Eiszeit geschehen ist, aber, wie die Befunde in den glacialen Ablagerungen zeigen, mußte dies im Beginn, nicht am Ende derselben stattgefunden haben. Eine solche Annahme wäre jedoch eine wenigstens gegenwärtig ganz unbeweisbare Vermutung; mindestens ebenso wahrscheinlich ist es, daß der Zeitpunkt der Einwanderung weiter zurückliegt.

Für die *Limnocythere*-Arten könnte vielleicht die Einwanderungszeit mit einiger Wahrscheinlichkeit in die Tertiärperiode verlegt werden; um die Mitte derselben lebte nämlich, wie ich schon oben bemerkt habe (S. 76, Fußnote), eine Art dieser Gattung noch im Meer; wenn auch die übrigen Arten sich vielleicht schon damals dem Süßwasserleben angepaßt hatten, so dürfte jedoch die Einwanderung in einer — geologisch gesprochen — nicht allzu weit entfernten Zeit vor sich gegangen sein. Die tertiären Ablagerungen zeugen bekanntlich manchmal von öfterem Wechsel zwischen salzigem, brackischem und süßem Wasser; wir wissen auch, daß die Meere dieser Zeit oft bei den Oscillationen der Kontinente zu Binnenmeeren mit brackischem Wasser umgewandelt wurden, welche wiederum bei ihrer Austrocknung reine Süßwasserseen zurückließen. Die Bedingungen für einen Übergang der Meerestiere zum Süßwasserleben waren daher die denkbar günstigsten. Es ist daher nicht unwahrscheinlich — zumal wenn man die ungeheure Dauer der Tertiärperiode bedenkt —, daß auch die übrigen hier besprochenen marinen „Relikte“ sich während derselben dem Süßwasserleben angepaßt haben. Besonders liegt diese Vermutung für *Cytheridea lacustris* nahe, die in einer marinen Gattung unterzubringen ist, wenn die Einwanderung hier nicht noch etwas jüngeren Datums ist. Vielleicht ließe sich das Vorkommen dieser Art im Altai am leichtesten durch die Annahme ihrer Verbreitung in den großen Binnenmeeren der Tertiärzeit erklären?

Doch dies sind nur Spekulationen, und über die Faktoren, welche die Einwanderung der hier besprochenen Tiere in das Süßwasser begünstigt haben, wissen wir ebenso wenig wie über die Zeit, in welcher sie erfolgt ist. Es können die von ZSCHOKKE angenommenen sein, viel wahrscheinlicher ist es mir jedoch, daß sich die Tiere unter den oben angedeuteten Verhältnissen an eine Veränderung des Mediums gewöhnt haben, oder sie sind einfach, wie

dies heute mit *Cytheridea torosa* der Fall ist, durch die Flußmündungen eingewandert.

Nicht ganz so bestimmt wie die Hypothese einer glacialen Einwanderung der Allöocölen und Cytheriden läßt sich die Annahme einer stenotherm-glacialen Herkunft derselben zurückweisen. Nach der besonders von ZSCHOKKE aufgestellten Theorie ist jedoch diese Annahme eng mit derjenigen einer glacialen Einwanderung verknüpft; da nun diese letztere sich als unzutreffend erweist, so verliert schon dadurch der zurückbleibende Teil der Hypothese sehr viel an Wahrscheinlichkeit. Und bei einer Prüfung der Gründe für und gegen fanden wir keine einzige Tatsache, welche zu der Annahme einer glacialen Herkunft zwingt.

Unbestreitbar ist einerseits, daß sowohl die Allöocölen wie die Cytheriden hauptsächlich den Grund größerer Wasseransammlungen bevölkern, andererseits aber auch, daß sie nicht ausschließlich oder gar vorwiegend an die Tiefenregion gebunden sind. Inwieweit das Meiden der eigentlichen Uferzone und der Kleingewässer seinen Grund hat in einer sehr schwach ausgeprägten Vorliebe für kaltes Wasser — eher Abneigung gegen stark erhitztes Wasser — oder ob nur ganz andere Faktoren (Bodenbeschaffenheit usw.) hier entscheidend sind, kann erst durch Untersuchungen entschieden werden, die auf diese Fragen gerichtet sind. Wenn dabei, was mir gar nicht unwahrscheinlich vorkommt, eine gewisse Abhängigkeit von der Temperatur erwiesen werden kann, so wird es sich vielleicht zeigen, daß sie bei den Cytheriden deutlicher ausgeprägt ist als bei den Allöocölen.

Sicher ist, daß weder die Cytheriden noch die Allöocölen streng stenotherme Kaltwasserbewohner sind. Als glaciale Relikte können sie daher meiner Ansicht nach auf keinen Fall bezeichnet werden. Daß sie einer nördlichen Fauna, welche nur unter arktischen und temperierten Bedingungen lebt, angehören, finde ich sehr wohl möglich; die genaue Feststellung der Verbreitung und der dieselbe regulierenden Bedingungen muß jedoch der Zukunft vorbehalten werden.

Es ist wohl zu vermuten, daß die Verbreitung vor der Eiszeit (und während der Interglacialperioden) ungefähr dieselbe war wie die heutige. Während der Vereisungen bildeten daher gewiß sowohl die Allöocölen wie die Cytheriden, wie es ZSCHOKKE annimmt, einen Teil der Fauna, welche die kalten Gewässer Mittel-

europas bewohnte. Dieselbe war natürlich nicht nur aus stenothermen Kaltwasserbewohnern zusammengesetzt, sondern zu diesen gesellten sich in großer Ausdehnung mehr oder weniger ausgesprochen eurytherme Formen. Unter diesen befanden sich teils ausgeprägt eurytherme, kosmopolitische Ubiquisten, dieselben, welche heute noch sowohl in den arktisch-alpinen Gegenden wie in den warmen Gewässern aller tiergeographischen Regionen anzutreffen sind, teils Tiere, die an besondere, nicht thermische, äußere Bedingungen gebunden waren, teils endlich weniger ausgeprägt eurytherme, aber ebensogut unter arktischen wie unter sehr temperierten Bedingungen gedeihende Arten. Die Allöocölen und Cytheriden können nach dem Gesagten nur zu der zweiten oder gleichzeitig auch zu der dritten dieser Gruppen gehören; die Zusammensetzung und die geographische Verbreitung der letzteren Gruppe, auf deren Existenz ich hier aufmerksam machen möchte, ist noch vollständig unbekannt.

## Wirkliche und vermeintliche glaciale Relikte nicht mariner Herkunft in der schweizerischen Tiefenfauna.

### Die Tiefsee-Rhizopoden.

Daß in den Tiefen der Schweizer Seen eine besondere, den warmen Kleingewässern der Ebene fehlende Rhizopodenfauna lebt, kann nach den gründlichen Untersuchungen PENARDS als sichergestellt betrachtet werden. Der genannte Forscher hat schon 1899 die Vermutung geäußert, daß diese spezielle Fauna einen nur in der Tiefe erhaltenen Rest der Glacialfauna darstellen könnte; da er aber nachher mehrere dieser Arten auch in der Litoralregion des Genfer Sees wiederfand, spricht er sich in späteren Arbeiten (1902, p. 670) nur mit großer Zurückhaltung über diese Frage aus. Für dieselbe Hypothese hat sich auch ZSCHOKKE erklärt (1900, und besonders 1905, 1906, 1908, 1908b). Diese Ansicht erhält nach dem letztgenannten Forscher (1908b) durch neuere Befunde eine vermehrte Festigkeit: einige der Tiefenarten wurden (von R. MONRI) in hochalpinen Gewässern und dort in seichtem Wasser, oft in unmittelbarer Nähe von Gletschern gefunden; eine andere Art (*Nebela vitraea*) wurde teils in der Tiefe des schottischen Loch Ness,



teils (STEINMANN, 1907) in einer kalten Quelle im Schwarzwald beobachtet; auch die vor kurzem veröffentlichten ähnlichen Befunde HEINIS' (1910) könnten als Beleg für die Relikthypothese angeführt werden.

Da ich selbst nur eine einzige Rhizopodenart gefunden habe, will ich mich mit dem Erwähnen der früher geäußerten Ansichten begnügen. Die Bemerkung, daß ich die ganze Frage noch kaum spruchreif finde, kann ich jedoch nicht unterdrücken; die Verbreitung, die Biologie und die genetischen Beziehungen der Tiefenrhizopoden sind noch äußerst wenig bekannt. Bezüglich der in Loch Ness gefundenen Tiefenformen hat J. MURRAY (1906) die Ansicht ausgesprochen, daß sie keine guten Arten oder fixierte Varietäten, sondern nur Lokalformen der Litoralarten sind, „directly produced by the influence of the abyssal conditions on each individual during its period of growth“. Für die schweizerischen Arten scheint mir jedoch in einigen Fällen dieser Erklärungsversuch wenig plausibel.

Die von mir beobachtete Art *Diffugia lebes* PENARD und deren Varietät *elongata* ist meines Wissens bisher nur aus einigen schweizerischen Gewässern bekannt. Auf die Tiefenregion ist sie auch nicht beschränkt; PENARD (1899, 1905) fand sie teils in einem Sumpf, teils an den Ufern des Genfer Sees. Nach diesem Forscher stellt sie ferner nur eine (wenngleich auch vielleicht erblich fixierte) Modifikation der häufigen Art *D. urceolaris* dar; sie als ein glaciales Relikt zu bezeichnen, wäre daher ganz entschieden nicht berechtigt.

#### Cyclops-Arten.

*C. strenuus*. Daß diese Art ein kälteliebendes Tier ist, wurde schon von SCHMEIL (1892) hervorgehoben. Die Ansicht, daß sie ein glaciales Relikt ist, wurde, soviel ich finden kann, gleichzeitig von ZSCHOKKE (1900) und LILLJEBORG (1900a, 1901) geäußert. Der schwedische Forscher, der augenscheinlich auch in seiner Arbeit von 1901 das Werk ZSCHOKKES nicht kennt, findet ganz wie der letztere, daß sowohl die nördliche Verbreitung wie das üppigere Gedeihen während der kalten Monate für diese Annahme sprechen, und richtet daneben die Aufmerksamkeit auf das Vorhandensein zweier besonderer Tiefenformen, die das ganze Jahr über andauern. Später hat sich u. a. EKMAN (1904, 1907) dieser Meinung entschieden angeschlossen, und ZSCHOKKE hält in seinen Mitteilungen über die

Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees sowie in dem zusammenfassenden Referat von 1908 seine früher eingehend begründete Ansicht aufrecht. Ein Einwand gegen dieselbe ist nur von WESENBERG-LUND (1908) erhoben worden. Er stellt *C. strenuus* in gleiche Linie mit *Daphnia hyalina* und *Bosmina coregoni*; alle drei sind nach ihm große, über die ganze Welt verbreitete Kollektivarten (p. 335). In diesem Falle geht jedoch der dänische Biologe in seiner im allgemeinen so berechtigten Opposition gegen die sich bemerkbar machende Neigung, einen großen Teil der europäischen Süßwasserfauna für glaciale Relikte zu erklären, vielleicht etwas zu weit. Die für die Beurteilung der Frage vorliegenden Tatsachen sind die folgenden. *Cyclops strenuus* ist in Nord- und Mitteleuropa sowie in arktischen Gegenden überall sehr häufig, doch sind auch einige wenige südlichere Fundorte bekannt, z. B. Portugal, Biskra und Syrien (RICHARD, BLANCHARD und RICHARD; siehe ZSCHOKKE, 1900). Trotz diesen vereinzelt, mehr südlichen Fundorten, zu welchen in Zukunft zweifellos andere hinzukommen werden, ist *C. strenuus* offenbar keine kosmopolitische, über alle Weltteile verbreitete Art, wie es deren innerhalb der Gattung *Cyclops* mehrere gibt<sup>1)</sup> (*C. serrulatus*, *fimbriatus* usw.). Alle Beobachter stimmen ferner darin überein, daß die Art in den warmen Gewässern der Ebene ihre kräftigste Entwicklung während der kälteren Jahreszeit hat, in den Sommermonaten sogar meist verschwindet; siehe ZSCHOKKE (1900, p. 145) und die von ihm zitierten älteren Autoren, ferner SCOURFIELD (1897, Tabelle), LILLJEBORG (1901), GRAETER (1903), WESENBERG-LUND (1904), THIÉBAUD et FAVRE (1906, p. 31), THIÉBAUD (1908, p. 220, 236), SCHORLER u. THALLWITZ (1906, p. 82), SCHAUSS (1908, p. 193), SCHEFFELT (1908, p. 125),

<sup>1)</sup> Als gegen diese Behauptung sprechend wird man mir vielleicht den von DADAY (1905, p. 142) in Paraguay gefundenen „*C. strenuus*“ entgegenhalten. Die so bezeichnete Form hat jedoch augenscheinlich mit dem wirklichen *C. strenuus* nichts als den Namen gemein und kann nicht einmal als eine mit demselben näher verwandte Art bezeichnet werden. Fast alles, was über den Bau des Tieres mitgeteilt wird, ist mit der Annahme einer Identität mit dieser Art völlig unvereinbar. und DADAY sagt selbst, daß nur die Struktur des Receptaculum seminis ihn dazu bewogen hat, die Exemplare „in den Rahmen“ derselben zu ziehen. Dagegen passen alle Angaben, außer derjenigen über das genannte Organ, sehr gut auf *C. leuckarti* CLAUS: besonders der Bau des fünften Füßchens, das auf der Zeichnung vollkommen das für die letztgenannte Art so außerordentlich charakteristische Aussehen hat, macht sogar eine Identität mit derselben wahrscheinlich; daß der Gestalt des Receptaculum seminis keine so ganz entscheidende Bedeutung beizumessen ist, hat LILLJEBORG gezeigt.

KLAUSENER (1908), EKMAN (1907); im Hochgebirge fand der letztgenannte Forscher (1904, p. 114) die Art nur in kaltem Wasser, niemals in den seichtesten und wärmsten Tümpeln. Daß die Fortpflanzungsperiode einer Art in die kälteren Monate fällt, kann, wie WESENBERG-LUND bemerkt, an sich nicht eine glaciale Herkunft beweisen, auch nicht dann, wenn das Tier sich im Gebirge während des Sommers vermehrt, hier kommt aber ein sehr deutliches Meiden des warmen Wassers überhaupt hinzu. Diese Tatsachen zwingen zu dem Schluß, daß *C. strenuus* trotz seiner Verbreitung über einen großen Teil von Europa ein ziemlich ausgesprochen stenothermer Kaltwasserbewohner ist.

Ob die Art deshalb als glaciales Relikt bezeichnet werden kann, ist eine andere Frage, welche von der Bedeutung, die man diesem Ausdruck gibt, abhängig ist. Nur bei einer sehr weiten Fassung dieses Begriffs wäre diese Bezeichnung berechtigt. Ich kann mich hier auf eine Auseinandersetzung über diese Frage, wozu außer einer näheren Kenntnis der außer-europäischen Verbreitung eine Betrachtung der gesamten, besonders der pelagischen Süßwasserfauna Europas nötig wäre, nicht einlassen; ich bemerke nur, daß gewiß keine scharfe Grenze zwischen den ausgeprägt glacialen Relikten und solchen stenothermen Kaltwasserbewohnern existiert, welche wie *C. strenuus* in der ganzen temperierten Zone häufig vorkommen.

*C. vernalis*. Diese Art ist nach den Angaben verschiedener Autoren eine im Sommer verschwindende Frühlings- und Herbst- (resp. Winter-)Form; siehe hierüber ZSCHOKKE (1900, p. 143), SCOURFIELD (1897, Tabelle), LILLJEBORG (1901), GRAETER (1903), THIÉBAUD (1908). Von ZSCHOKKE und anderen wird sie daher als eine stenotherme Kaltwasserart bezeichnet (GRAETER spricht ihr jedoch nur einen „schwach stenothermen Charakter“ zu), und der schweizerische Hochgebirgsforscher rechnet sie „mit aller Vorsicht“ zu den nordisch-glacialen Elementen der Fauna. Zu bemerken ist jedoch, daß auch einige südliche, sogar außereuropäische Fundorte angegeben werden (ZSCHOKKE nennt selbst die Kanaren und Ceylon; später hat MRAZEK (1901) eine mit dem nordischen *C. vernalis* jedenfalls sehr eng verwandte Form aus Süd-Amerika beschrieben. EKMAN (1904, p. 75) will mit Recht *C. vernalis* nur dann zu den arktisch-alpinen Relikten rechnen, „falls einige für Süd-Europa angegebene Funde sich nicht auf diesen, sondern

auf *C. robustus* beziehen“. Dieser Vorbehalt gilt natürlich in erhöhtem Maße für die außereuropäischen Funde; solange eine Formverschiedenheit gegenüber dem typischen *C. vernalis* nicht erwiesen ist, kann diese Art nicht als glaciales Relikt anerkannt werden. Daß sie typisch ein stenothermer Kaltwasserbewohner ist, dürfte jedoch feststehen, und von diesem Gesichtspunkte aus war das Vorkommen in der Tiefenfauna nicht unerwartet. Früher war sie jedoch nicht als Mitglied derselben bekannt, und von mir selbst wurde sie nur ein einziges Mal angetroffen.

*C. fuscus*. Unter die Eiszeitrelikte nimmt ZSCHOKKE in seiner Arbeit über die Tierwelt der Hochgebirgsseen (1900, p. 143) auch die erst von mir (allerdings nur einmal) in der profunden Fauna angetroffene Art *Cyclops fuscus* auf (doch rechnet er sie nur „mit aller Vorsicht“ hieher). Die Annahme einer glacialen Herkunft dieser Art ist gewiß nicht berechtigt. Sie ist nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren über ganz Europa verbreitet und wahrscheinlich vollständig kosmopolitisch. PEARSE (1905) fand sie in Nord-Amerika (Nebraska), DADAY (1905) in Paraguay, v. DOUWE (1907) auf Sumatra. Sie ist ferner während aller Jahreszeiten gleich häufig<sup>1)</sup> und lebt besonders in kleineren Gewässern. LILLJEBORG (1901) schreibt über das Vorkommen dieser Art in Schweden, daß sie in den südlichen und mittleren Teilen sehr gewöhnlich ist und sowohl in kleineren Gewässern wie zwischen der Vegetation an den Ufern größerer Gewässer lebt, während sie in den nördlicheren Teilen nur sporadisch vorzukommen scheint. In den Hochalpen scheint *C. fuscus* nicht häufig zu sein (er konnte von ZSCHOKKE „an zwei weit auseinanderliegenden Lokalitäten bis zu 1800 m verfolgt werden“), und in den nordschwedischen Hochgebirgen wurde er von EKMAN (1904) gar nicht angetroffen. Dieser Forscher spricht sich nur mit großer Zurückhaltung über die

<sup>1)</sup> Eine entgegengesetzte Angabe finde ich jedoch in zwei neueren Arbeiten von LAROCHE (1906, p. 38, 46) und THIÉBAUD (1908, p. 220, 236). Der erstgenannte Autor fand in einem Teich *C. fuscus* nur in den Monaten September bis März; nach dem letzteren hat er dagegen sein Maximum „im Frühling“. Beide Forscher betrachten daher die Art als einen stenothermen Kaltwasserbewohner. Im gleichen Sinn äußert sich auch SCHEFFELT (1908). Diese Ansicht, welcher z. B. die bestimmte Aussage GRAETERS gegenübersteht („*C. fuscus* ist eine der ausgesprochensten eurythermen Formen“), ist jedenfalls weiterer Begründung bedürftig. Vgl. auch SCHAUSS, 1908 („Zu allen Jahreszeiten trugen die ♀♀ Eiballen“).

Art aus, will sie aber eher zu den eurythermen Arten oder sogar zu den stenothermen Warmwasserbewohnern stellen.

*C. viridis*. Diese Art wird von ZSCHOKKE selbst (1900, 1906) zu den resistenten, überall vorkommenden und auch in die Tiefe hinabwandernden Tieren gerechnet. In seinem Vortrag (1905) bezeichnet er sie jedoch als eine Art, welche u. a. die „Vorliebe für kaltes Wasser“ mit *C. strenuus* teilt. Ich nehme die Art daher in diesem Zusammenhang mit, denn wenn sie wirklich dem kalten Wasser den Vorzug gäbe, so wäre sie ja in biologischer Hinsicht wenigstens an die Grenze der von *C. strenuus* repräsentierten Gruppe zu stellen. Eine Vorliebe für kaltes Wasser dürfte jedoch nicht vorhanden sein. Nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren ist *C. viridis* eine auch in den kleinsten Wasseransammlungen in allen Monaten sehr häufige Art; nur GRAETER (1903, p. 426) und SCHEFFELT (1908, p. 139) nehmen ihn, jedoch ohne nähere Motivierung, unter die stenothermen Kaltwasserbewohner auf. Ein solcher ist dagegen die eng verwandte, von SCHMEIL u. a. nur als eine Varietät betrachtete *C. gigas* CLAUS, welcher von LILLJEBORG (1901) und EKMAN (1904) als ein Glacialrelikt aufgefaßt wird; *C. viridis* soll dagegen nach dem letztgenannten Forscher sogar „wärmere Wohnplätze und Jahreszeiten“ bevorzugen.

*C. bisetosus* wird von GRAETER (1903, p. 426) als ein stenothermes Kaltwassertier bezeichnet. Schon früher hatte LILLJEBORG (1901, p. 17) dieselbe Ansicht geäußert. Er fand die Art in Schweden hauptsächlich während der kalten Jahreszeit, im Sommer nur in Gewässern mit niedriger Temperatur (z. B. in kalten Quellen); da sie außerdem aus arktischen Gegenden bekannt ist (siehe oben S. 30), glaubt er sie als ein glaciales Relikt betrachten zu dürfen. Da aber *C. bisetosus* bisher weder im schweizerischen, noch im skandinavischen Hochgebirge nachgewiesen worden ist, kann dieser Hypothese nur der Wert einer Vermutung beigemessen werden.

*Canthocamptus*-Arten. In seinem großen Referat von 1908 rechnet ZSCHOKKE zur „altglacialen Bewohnerschaft der Seetiefen“ auch „mehrere nordische und hochalpine Harpacticiden des Neuenburger Sees“. Die Anzahl der von THIÉBAUD (1908) aus der Bodenregion dieses Sees erwähnten Harpacticiden beträgt sechs; für höchstens zwei derselben, *Canthocamptus schmeili* und *C. zschokkei*, wäre die Annahme einer glacialen Herkunft diskutabel.

Beide Arten wurden von ZSCHOKKE (1900) in den Hochalpen gefunden und schon damals als nordisch-glaciale Relikte aufgefaßt. Die erstgenannte Art wird auch von EKMAN (1904) als ein arktisch-alpiner stenothermer Kaltwasserbewohner bezeichnet; zu bemerken ist jedoch, daß sie im nordschwedischen Hochgebirge von dem erwähnten Forscher nur in einem einzigen kleinen Sumpfe in der Birkenregion gefunden wurde. Über *C. zschokkei* bemerkt EKMAN mit Recht (p. 53, 76), „daß die nördlichen Fundorte gar nicht als arktisch zu bezeichnen sind und daß daher die glaciale Herkunft noch nicht hinreichend begründet ist“.

#### *Asellus foreli* und *Niphargus puteaneus*.

Die blinden Asseln und Flohkrebse werden von FOREL nicht von den uferbewohnenden *Asellus aquaticus* und *Gammarus pulex*, sondern von den ebenfalls augenlosen Formen der unterirdischen Gewässer hergeleitet. ZSCHOKKE nimmt in letzter Linie glacialen Ursprung an; sie sind nach ihm (1905) „zugleich Höhlen- und Gletschertiere“. In dem Referat von 1908 wird dieselbe Ansicht ausgesprochen: „Stenothermie und eigentümliche Verbreitung verweist“, sagt er hier, „die aquatilen Höhlentiere in das Gebiet der Glacialrelikte“; hier wird jedoch nur die *Gammarus*-, dagegen nicht (wie 1906) die *Asellus*-Form ausdrücklich erwähnt.

Für *Niphargus puteaneus* — wenn man die Höhlen- und die Tiefenform unter diesem Namen zusammenfaßt — ist wohl nach den Darlegungen THIENEMANNS (1908) diese Ansicht als verhältnismäßig gut begründet zu bezeichnen.<sup>1)</sup> Ein Umstand, der, wie es scheint, früher übersehen wurde, muß jedoch gewisse Bedenken erwecken. Die Stammform der subterranean Art war, darin werden alle Meinungen einig sein, eine dem gemeinen *Gammarus pulex* ähnliche Art. Bei der allmählichen Erwärmung des Klimas hätte sich diese, nach den oben erwähnten Ansichten stenotherm-glaciale

<sup>1)</sup> Gegenüber einem der wichtigsten Beweise THIENEMANNS, der, wenn er richtig wäre, wohl auch die Reliktennatur der blinden *Asellus*-Form erweisen sollte, muß ich mich jedoch ablehnend verhalten. Ein Übergang einer sehenden Art in die dunkle Tiefe wäre nach THIENEMANN (p. 23) nicht „ohne zwingendsten Grund“ denkbar; dieser Grund wäre dann in der Erhöhung der Temperatur des Oberflächenwassers zu suchen. Diese Behauptung steht mit unseren Kenntnissen von der Zusammensetzung der Höhlenfauna (und der Tiefenfauna), welche sich ja zum großen Teil aus widerstandsfähigen Ubiquisten rekrutiert, gar nicht im Einklang.

Form in die kalten unterirdischen Gewässer zurückgezogen. Im Hochgebirge, in der Nähe der Gletscher, sind die Verhältnisse heute noch vollkommen arktisch; warum hat sich denn die postulierte Stammform hier nicht als eine oberirdische, sehende *Gammarus*-Art erhalten? *G. pulex* ist bekanntlich nichts weniger als stenotherm-glacial. Vielleicht ist daher die Höhlen-Gammaride nur in dem Sinne als „Glacialrelikt“ aufzufassen, daß sie schon während der Eiszeit ähnliche Lokale wie jetzt bewohnte; wenigstens nach der von THIENEMANN gegebenen Fassung der Hypothese wäre sie ja im Gegenteil erst beim Schwinden der glacialen Verhältnisse in die unterirdischen Gewässer geflüchtet.

Bezüglich der profunden (und der cavicolen) *Asellus*-Form muß ich entschieden die Reliktenhypothese als unzureichend motiviert bezeichnen. Es fehlt hier nicht nur eine stenotherm-glaciale, sehende Stammform, sondern auch der blinde *Asellus* selbst ist nicht in den kalten Quellen und Seen des Hochgebirges vorhanden; im Gegenteil sind die Isopoden, wie ZSCHOKKE (1900) sagt, beinahe ganz aus der Bevölkerung hochgelegener Gebirgsseen ausgeschlossen. Auch andere Schwierigkeiten stehen hier der Annahme einer glacialen Herkunft entgegen; ich will mich jedoch mit diesen Andeutungen begnügen, da ich vielleicht später einmal von einem anderen Gesichtspunkte aus dieser Frage näher treten werde.

#### Hydracarin.

*Lebertia tauinsignita*. Diese Hydracarine wurde schon 1900 von ZSCHOKKE für ein Glacialrelikt erklärt; in seinen neueren Arbeiten vertritt er dieselbe Ansicht, der sich auch der schweizerische Hydracarinenkennner C. WALTER (1907, 1908a) angeschlossen hat. Ich selbst habe diese Art nicht gefunden; es seien mir jedoch einige Bemerkungen über die Stellung derselben gestattet.

Die einzigen sicheren Fundorte sind der Genfer See, wo FOREL die Art in Tiefen von 25—40 m entdeckt hat, und wo sie auch von anderen gefunden wurde, der Vierwaldstätter See,<sup>1)</sup> (ZSCHOKKE), und der Untersee (des Bodensees); in dem Material,

<sup>1)</sup> Bei den in der „Übersicht“ veröffentlichten Untersuchungen von 1901 wurde *L. tauinsignita* nur in einem einzigen Exemplar gefunden; wie die neueren, mit der Netzdredge ausgeführten Fänge gezeigt haben, ist sie jedoch eine in der Tiefe des Vierwaldstätter Sees häufige Art (ZSCHOKKE, 1908b).

das aus der Litoralregion (10—22 m) dieses Sees stammte, fand WALTER (1908) ein einziges junges Exemplar. Die zahlreichen von früheren Autoren genannten Fundorte sind, wie WALTER bemerkt, höchst unsicher, „da früher die meisten *Lebertia*-Species diesen Namen trugen“. Die von ZSCHOKKE 1900 angeführten Anzeichen einer glacialen Herkunft — Vorkommen in der alpinen Litoralfauna, in Bergbächen und kalten Quellen — waren also nur scheinbar vorhanden. Solange die Art nicht aus dem schweizerischen und skandinavischen Hochgebirge nachgewiesen ist, muß die Reliktenhypothese als auf etwas losem Grunde ruhend bezeichnet werden. Ob das Vorkommen der Art in den Alpen, wie WALTER (1907, p. 460) meint, große Wahrscheinlichkeit hat, ist nicht leicht zu sagen; bemerkenswert ist jedenfalls, daß sie nicht in dem von KOENIKE (siehe WALTER, l. c.) nachbestimmten Rhätikon-Material ZSCHOKKES aufgefunden wurde.

Viel besser begründet ist die Annahme einer glacialen Herkunft bei einer andern, bisher freilich nur aus der Tiefe eines einzigen Sees, des Vierwaldstätter Sees (ZSCHOKKE, 1908b), bekannten *Lebertia*-Art, *L. rufipes* KOEN. Diese Milbe ist (ZSCHOKKE, l. c.) eine Charakterform kalter Hochgebirgsseen, wo sie am Ufer lebt, und erfüllt daher nach dem zitierten Forscher „in fast idealer Weise die Bedingungen der Verbreitung und des Vorkommens, die wir an Überreste der Eiszeitfauna zu stellen gewohnt sind“. Was die Verbreitung anbelangt, scheinen mir jedoch die Kenntnisse noch sehr mangelhaft.

*Hygrobates albinus* ist im Gegensatz zu *Lebertia tauinsignita* wahrscheinlich ein häufiger Tiefenbewohner. Früher war die Art zwar nur aus dem Vierwaldstätter See bekannt (9 Fänge in Tiefen von 35—63 m; nach den neueren Untersuchungen lebt sie „massenhaft in der ganzen Tiefenregion“ [ZSCHOKKE 1908b]) (nach WALTER, 1907, p. 528 ist sie möglicherweise auch im Genfer See, obgleich unter einem anderen Namen erwähnt, beobachtet worden), ich selbst fand sie aber verhältnismäßig sehr häufig (auf nicht weniger als 9 von 25 Stationen, in Tiefen zwischen 25 und 70 m). Sonst ist sie aus norwegischen Bergbächen (S. THOR; siehe WALTER) bekannt. Bei dieser eigentümlichen Verbreitung hat die Annahme ZSCHOKKES (1905), STEINMANN'S (1907) und WALTER'S (1907, 1908a), daß *H. albinus* ein stenothermes Glacialrelikt ist, große Wahrscheinlichkeit. Nähere Angaben über die Verbreitung und die

Lebensweise werden jedenfalls für eine ganz sichere Begründung dieser Ansicht willkommen sein. Auffallend und nicht leicht verständlich ist, daß *H. albinus* bisher weder in den Gebirgsbächen<sup>1)</sup> noch in den kalten stehenden Gewässern der Schweizer Hochalpen gefunden wurde.

In seinem Referat von 1908 rechnet ZSCHOKKE zur „altprofunden Fauna“, deren Mitglieder sich „vorwiegend im Norden“ verbreiten, auch eine weitere Hydracarine, die von WALTER neubeschriebene Art *Tiphys zschokkei*. Diese Art ist jedoch bisher nur aus dem Vierwaldstätter See bekannt, wo sie wenigstens in den bisher veröffentlichten Untersuchungen nur einmal in geringer Tiefe gefunden wurde (ZSCHOKKE, 1906). Wie eine solche Tatsache eine glaciäre Herkunft wahrscheinlich machen könnte, sehe ich nicht ein; vgl. ferner oben S. 39.

#### Die Tiefsee-Pisidien.

In der Tiefe der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete lebt eine ganze Reihe von *Pisidium*-Formen, die besondere „Tiefsee-Merkmale“ aufweisen, und von CLESSIN, der fast alle beschrieben hat, als modifizierte Uferarten betrachtet und nur mit Bedenken als besondere Species aufgefaßt werden; eine ähnliche Form hat neuerdings ODHNER (1908) aus der Tiefe des schwedischen Gebirgssees Torneträsk beschrieben. Die meisten dieser Tiefenformen wurden bisher, wie ich S. 43 schon bemerkt habe, nur in je einem einzigen See beobachtet, und es scheint sogar, als ob in vielen Fällen jeder See seine spezielle Tiefen-Art beherbergen sollte; daß die von mir untersuchten Seen eine nicht leicht verständliche Ausnahme zu bilden scheinen, wurde auch erwähnt.

Die Tiefsee-Pisidien zeichnen sich durch folgende Merkmale aus: geringe Größe, sehr wenig hervortretende, aber verhältnismäßig große Wirbel, äußerst dünne und zerbrechliche Schalen, dünne und leicht ablösbare Epidermis, große Vereinfachung des Schlosses, Mangel der Jahresabsätze.

<sup>1)</sup> STEINMANN (1907, p. 57) nimmt *H. albinus* in die Liste der von ihm und WALTER gesammelten Bachmilben auf („Zahl der Funde 1“), deren Anzahl auch nur unter Mitrechnung dieser Art zu der für die erbeuteten torrenticolen Arten angegebenen Ziffer 52 steigt. Im Text wird jedoch ein solcher Fund nicht erwähnt (p. 60 heißt es sogar, daß die Art „bei uns in der Tiefe der Seen, in Norwegen in Bächen lebt“) und WALTER gibt in seiner Monographie als einzigen schweizerischen Fundort den Vierwaldstätter See an.

Nach der Auffassung CLESSINS (siehe z. B. FOREL, 1885, ZSCHOKKE, 1900) ist der Ursprung der Tiefsee-Pisidien in den jetzigen Litoralarten zu suchen; unter den ungünstigen Bedingungen der Tiefsee sollen sie sich in der oben geschilderten Weise verändert haben. Von den uns hier beschäftigenden Arten wird *P. foreli* auf die litorale Art *P. nitidum*, *P. urinator* auf *P. milium* und *P. demissum* auf *P. fossarinum* zurückgeführt; die Berechtigung dieser Genealogien wird allerdings von andern Autoren in Frage gestellt. Die äußeren Einflüsse, welche CLESSIN für die Umformungen verantwortlich macht, sind die gleichmäßige, tiefe Temperatur, der hohe Wasserdruck, die Ruhe des umgebenden Mediums, die Abwesenheit von Licht und vor allem der Nahrungsmangel.

ZSCHOKKE dagegen erblickt auch in diesen Verhältnissen eine Nachwirkung der Eiszeit und betrachtet die Tiefsee-Pisidien oder jedenfalls die von ihm selbst gefundenen Arten *P. foreli* CLESS. (1900) und *P. clessini* SURBECK (1906) als glaciäre Relikte; im Referat von 1908 werden alle Tiefsee-Pisidien überhaupt zur altprofunden Fauna gezählt. Was ihn zu diesem Schluß bewogen hat, ist, nach der in der Arbeit über die Hochgebirgsseen vorgebrachten Motivierung, die sehr interessante, vor ihm entdeckte Tatsache, daß im Hochgebirge die litoralen Pisidien in mehr oder weniger ausgeprägtem Maße morphologischen Tiefseecharakter tragen. Eine Hochgebirgsart ist sogar mit einer Tiefenform des Genfer Sees, *P. foreli*, identisch; sie wurde sowohl litoral wie in größerer Tiefe gefunden. Die übrigen hierher gehörigen Arten sind *P. nitidum* JENYNS und *P. fossarinum* CLESS. (*fontinale* PFEIFFER); beide erinnern im Hochgebirge durch ihre Kleinheit, die Beschaffenheit der Schale und die schwache Ausbildung der Schloßzähne an die Tiefenformen der subalpinen Seen. Bemerkenswert ist, daß die erstgenannte Art am Ufer des Lünensees durch „zahllose Übergänge“ mit der typischen Tiefenart *P. foreli* verbunden war; in die Tiefe steigend nimmt sie „mehr und mehr den Charakter von *P. foreli* an und die tiefsten Wasserschichten beherbergen nur noch die letztgenannte Art“ (1900, p. 251). Auch die von ODHNER (1908) im lappländischen Hochgebirge litoral gefundenen Exemplare von *P. fossarinum* weichen in derselben Weise wie diejenigen ZSCHOKKES von dem Typus ab.

Nach ZSCHOKKE sind nun diese *Pisidium*-Formen, die im Hoch-

gebirge auch litoral, sonst nur profund leben, stenotherm-glacial; sie werden wie so viele andere, unter ähnlichen Bedingungen lebende Tiere als „Trümmer einer zur Glacial- und auch noch Postglacialzeit weit verbreiteten Eiszeitfauna“ aufgefaßt. Von *P. foreli* sagt er direkt, sie müßte uns „als die alte, heute hochalpin und profund gewordene Stammform, das mit ihm verwandte *P. nitidum* als neue Anpassungsform der Ebene erscheinen“ (p. 292).

Diese Ansicht kann ich durchaus nicht teilen. Sie führt, scheint es mir, zu sehr eigentümlichen Konsequenzen; die bedenklichste hat ZSCHOKKE selbst mit den zuletzt zitierten Worten vorgebracht. Die Gründe, warum die von ihm postulierte phyletische Entwicklungsrichtung unannehmbar ist, stelle ich unten zusammen.

1. Die litoralen Pisidien sind alle mehr oder weniger häufig und weit verbreitet; so sind *P. nitidum* und *P. fossarinum* wenigstens in ganz Nord- und Mitteleuropa gemein, und *P. milium*, die mutmaßliche Stammform einer andern Tiefseeform, wurde sogar in Algier gesammelt (über die Verbreitung der *Pisidium*-Arten siehe z. B. WESTERLUND, 1890). Die Anzahl der beschriebenen Tiefenformen beträgt etwa 20 (WESTERLUND [1890a] verzeichnet 18; dazu kommen *P. clessini* SURBECK und *P. tornense* N. ODHNER); und die meisten derselben scheinen ja auf ein einziges Seebecken beschränkt zu sein. Es ist daher nicht denkbar, daß sie die nur an einem oder wenigen Standorten überlebenden Stammformen der heutigen Litoralarten darstellen.

2. Nach CLESSIN (siehe WESTERLUND, l. c., p. 37) sind drei oder wahrscheinlich vier verschiedene Tiefenarten auf *P. fossarinum* zurückzuführen. Wenn diese bisher von niemand angefochtene Ansicht, für welche auch die große Häufigkeit der erwähnten Art spricht, richtig ist, so ist es wohl offenbar, was hier Stammform und was Anpassungsform ist.

3. Den wichtigsten Beweis dafür, daß im Gegenteil die Tiefsee-Pisidien Anpassungsformen wahrscheinlich noch lebender Litoralarten sind, finde ich in der Beschaffenheit der für sie charakteristischen Eigentümlichkeiten. Die Tiefsee-Pisidien unterscheiden sich von den litoralen Arten durch l a u t e r n e g a t i v e M e r k m a l e (geringe Größe, Abflachung der Wirbel, dünne Schale, wenige und schwache Schloßzähne, Fehlen der Jahresringe). Daß die entgegengesetzten positiven Merkmale der Litoralarten erst

nach der Eiszeit als Anpassung an eine erhöhte Temperatur und an Lebensbedingungen, die überhaupt günstiger waren, hätten entstehen sollen, wird wohl kaum jemand behaupten können; ich erinnere nur daran, daß diese positiven Eigenschaften in verschiedener Ausbildung bei allen Arten der über die ganze Welt verbreiteten Gattung wiederkehren.

Die ältere Annahme CLESSINS, daß die Tiefen-Pisidien sich aus den litoralen Arten unter den ungünstigen Bedingungen der Tiefsee entwickelt haben, ist daher meiner Ansicht nach entschieden aufrecht zu erhalten; sie ist zum Verständnis des eigentümlichen Baues der Tiefenformen, der bei den von verschiedenen Vorfahren abstammenden Arten stets übereinstimmt, unerlässlich. Die umgestaltenden Faktoren findet CLESSIN, wie oben erwähnt, in der niedrigen gleichmäßigen Temperatur, im hohen Wasserdruck, in der Ruhe und dem Dunkel des Mediums und im Nahrungsmangel. Die zwei wichtigsten dieser Faktoren sind ja auch in hochalpinen Gewässern wirksam, und ich finde in der Annahme, daß sie dort in ähnlicher Weise wie in den Tiefen der großen Seen auf die gemeinsame Ausgangsform umformend gewirkt haben, eine befriedigende Erklärung für die ja nur in negativen Merkmalen liegende Ähnlichkeit des äußeren Baues. Eine Bestätigung findet diese meine Ansicht in einer von ZSCHOKKE (1900, p. 251) erwähnten Ausnahme von seiner Regel: die Schalenstreifung ist bei den alpinen Pisidien deutlicher ausgeprägt als bei den Tiefenbewohnern; bei den weniger gleichmäßigen Temperaturverhältnissen der Hochgebirgsgewässer war wohl diese deutlichere Ausprägung der Jahresabsätze zu erwarten.

Ich habe oben die Reliktenhypothese bis in ihre letzten Konsequenzen verfolgt, und man wird sich vielleicht fragen, ob der schweizerische Forscher wirklich seine Theorie so, wie ich sie gefaßt habe, verstanden wissen will. An mehreren Stellen der großen Arbeit von 1900 werden die Tiefsee-Pisidien jedoch deutlich als stenotherm-glacial, und, an einer schon oben angeführten Stelle, *P. foreli* ausdrücklich als die Stammform, *P. nitidum* als neue Anpassungsform bezeichnet.

Wenn ich die Hypothese ZSCHOKKES in dieser Form bestimmt zurückweisen muß, so enthält sie dennoch, auch meiner Ansicht nach, einen richtigen Gedanken. Nichts steht der Annahme im Wege, daß während und nach der Eiszeit ähnliche kümmerformen der Pisidien

die kalten Binnengewässer Mitteleuropas bewohnten. Es waren aber dies nicht die alten Stammformen der heutigen Litoralarten, sondern sie hatten sich aus vor der Eiszeit existierenden, mit den letzteren identischen oder jedenfalls sehr nahe verwandten Uferformen entwickelt. Denkbar wäre auch, daß diese unter dem Druck der ungünstigen Einflüsse der Eiszeit entstandenen Kümmerformen sich bis in unsere Zeit an Orten (Tiefsee und Hochgebirgs-gewässer) erhalten hätten, die heute noch dieselben Bedingungen darbieten; die jetzigen Kümmerformen wären also direkt aus denen der Eiszeit abzuleiten. Für die meisten der heutigen Tiefenformen, welche nur in einem einzigen früher vergletscherten See leben, ist diese Annahme jedoch nicht möglich; sie sind offenbar erst nach Abschmelzung der Eisdecke an Ort und Stelle entstanden. Für die in mehreren Seen auftretenden Tiefenformen wäre jene Annahme möglich, und mancher wird sie wohl in diesem Falle gelten lassen. Wenn man aber diese Annahme für die genannten Arten als all-gemein gültig betrachten wollte, so geschähe es, glaube ich, kaum mit genügendem Recht. Die schon oben erwähnte Beobachtung ZSCHOKKES, nach welcher in einem Hochgebirgssee das litorale *P. nitidum* ganz allmählich in die Tiefenform *P. foreli* übergeht (auch im See von Tilisuna soll sich die erstgenannte Art in der Tiefe deutlich dieser Form nähern), ist wohl am ungezwungensten daraus zu erklären, daß die Tiefenform hier eine einfache Lokalvarietät der Litoralart darstellt. Wenn wiederum die letztere hier aus der Tiefenform unter Einfluß der günstigeren Bedingungen am Ufer hervorgegangen ist, so zeigt ja dies mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, daß die Tiefenform nur eine Kümmerform der typischen Art ist, welche sich nicht nur, wie schon die erste Erklärung voraussetzt, allerorts aus derselben entwickeln, sondern sich sogar ebenso leicht in dieselbe zurückwandeln kann.

Unter solchen Verhältnissen ist die Frage, ob alle Tiefenpisidien sich erst nach der Eiszeit aus den Litoralarten entwickelt haben oder ob einige an gewissen Stellen ihres Auftretens direkte Abkömmlinge der glacialen Kümmerformen darstellen, ziemlich belanglos.

ZSCHOKKE nimmt offenbar an, daß die heutigen Litoralarten bei der Erwärmung des Klimas aus diesen glacialen Formen hervorgegangen sind. Diese Annahme steht mit der oben angedeuteten Auffassung, daß die Tiefenarten nur ganz zufällige Kümmerformen

sind, die kaum den Namen von Varietäten verdienen, nicht in Widerspruch. Auch diese Frage finde ich ziemlich bedeutungslos; es handelt sich ja nur darum, inwiefern die Vorfahren der jetzt lebenden Pisidien, alle oder zum Teil, vorübergehend durch ein solches Kümmerstadium durchgegangen sind oder nicht. Auch wenn diese Voraussetzung richtig ist, so können die Tiefsee-Pisidien unter keiner Bedingung als „glaciale Relikte“ aufgefaßt werden, welchen weiten Sinn man auch diesem Begriffe geben will. Denn sie sind keine stenothermen Kaltwassertiere, sie sind nicht an niedrige Temperaturen gebunden, und ihr Lebensoptimum liegt auch keineswegs bei solchen, sondern sie sind im Gegenteil unter dem zwingenden Druck für sie ungünstiger Bedingungen, darunter auch einer niedrigen Temperatur, entstandene Anpassungsformen eurythermer Arten, oder vielleicht richtiger stenothermer Warmwasserbewohner.

Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß die letzteren einer nur auf Europa oder sogar Nord- und Mitteleuropa beschränkten Gruppe der kosmopolitischen Gattung *Pisidium* angehören; arktisch oder glacial sind sie jedenfalls so wenig wie möglich, da sie in niedrig temperiertem Wasser zu Kümmerformen werden. Daß es innerhalb der Gattung andere stenotherm-glaciale Arten gibt, ist sehr wohl möglich, da mehrere nur aus dem hohen Norden bekannt sind; eine solche glaciale Art ist wahrscheinlich die im nördlichen Norwegen und in den Schweizer Hochalpen (ZSCHOKKE, 1900) gefundene Art *P. lovéni* CLESS.<sup>1)</sup> Nach ZSCHOKKE (p. 293) wären die Pisidien der Tiefsee und der Hochgebirgsgewässer dieser Art „sehr ähnlich“ und seien daher sogar ursprünglich „mit den heranrückenden Gletschern aus Norden her“ eingewandert. Diese Annahme ist nach dem oben Gesagten nicht zutreffend; die erwähnten Pisidien stellen ja nur Kümmerformen temperierter, aber keineswegs arktischer Arten vor.

#### Weitere als glaciale Relikte angesprochene Mitglieder der Tiefenfauna.

Außer über die oben ausführlicher behandelten Gruppen will ich hier einige kurze Bemerkungen über einige andere in der

<sup>1)</sup> Nach einer vor kurzem erschienenen Arbeit MUNTHERS (1910) ist diese Art in spätglacialen Süßwassertonen in Süd-Schweden (Gottland) gefunden worden. (Zusatz während der Korrektur.)

Tiefenfauna vertretene Tiere anbringen, welche früher, meist in anderem Zusammenhang, als glaciale Relikte in Anspruch genommen worden sind.

*Rhabdocöle Turbellarien.* ZSCHOKKE (1900, p. 364) nimmt in seiner Liste solcher Hochgebirgstiere, welche „die Bedingungen für Glacialformen mehr oder weniger vollständig erfüllen“, auch „rhabdocöle Turbellarien des Hochgebirgs“ auf. Mehrere dieser Arten treten nun auch in der Tiefenfauna auf. ZSCHOKKES Angaben über die Rhabdocölen sind jedoch etwas schwankend. In der erwähnten Liste schreibt er unter „Anzeichen glacialen Ursprungs“: „Weisen durch Verbreitung fast alle nach Norden“, an anderer Stelle wird dagegen (p. 78—81) „der kosmopolitische Charakter der rhabdocölen Turbellarien von hochgelegenen Gewässern“ hervorgehoben; doch „scheint der Hauptverbreitungsbezirk der meisten uns beschäftigenden Formen im Norden zu liegen“. Auch v. GRAFF (1908, p. 2598) ist geneigt, mehrere Rhabdocölen als glaciale Relikte zu betrachten und zählt 15 Arten auf, welche einige der von ZSCHOKKE aufgestellten Bedingungen erfüllen sollen. Ich will mich hier mit der Bemerkung begnügen, daß die über die Verbreitung der Rhabdocölen vorliegenden Tatsachen durchaus nicht solche Schlüsse erlauben; alles weist vielmehr darauf hin, daß die meisten Arten, wie auch v. GRAFF selbst hervorhebt, Kosmopoliten sind. Stenotherme Kaltwasserbewohner sind wenigstens die meisten der aufgezählten Arten ganz gewiß nicht; ich habe selbst fast alle (in der Schweiz oder in Schweden) in kleinen warmen Tümpeln gesammelt (wenigstens *Macrostomum viride*, *Typhloplana viridata*, *Castrada neocomensis* und *affinis*, *Dalyellia cuspidata*, *expedita* und *armigera*).

STEINMANN (1907) denkt sich die Möglichkeit, daß auch unter den heutigen Kosmopoliten glaciale Elemente, von anpassungsfähigen Eiszeittieren abstammend, sich finden können, und scheint zu denselben zwei in der Tiefenregion gefundene, von ihm in Bergbächen beobachtete Rhabdocölen zu rechnen (*Stenostomum leucops* und *Gyratrix hermaphroditus*). Außer der „Tendenz zu torrenticoler Lebensweise“ wird die Lebensfähigkeit der beiden Arten im Winter als Zeichen einer glacialen Herkunft gedeutet. Diese beiden Rhabdocölen gehören jedoch zu den überall häufigen Arten; ihr Auftreten in der Bach- wie in der Tiefenfauna, das besonders in der ersteren einen ganz zufälligen Charakter trägt, findet durch

ihre große Anpassungsfähigkeit eine vollständig befriedigende Erklärung.

*Hydra rubra.* In seiner großen Arbeit von 1900 betrachtet ZSCHOKKE die rote Hydra der alpinen und subalpinen Seen als der stenotherm-glacialen Reliktenfauna zugehörig, hauptsächlich aus dem Grunde, weil ihre Eibildung in den Hochalpen im Sommer, in der Ebene im Winter eintritt. In dem Vortrag über die Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees nennt er sie jedoch nicht unter den glacialen Relikten, sondern scheint sie im Gegenteil als einen resistenten Kosmopoliten zu betrachten. Daß die Fortpflanzung einer Art in der Ebene in die kältere Jahreszeit fällt, sagt in der Tat, wie WESENBERG-LUND (1908, p. 331) mit Recht hervorhebt, über die Herkunft derselben gar nichts aus. *Hydra rubra* wird ja allgemein nur als eine rotgefärbte Varietät der weit verbreiteten, eurythermen *Hydra fusca* betrachtet, und ZSCHOKKE zeigt selbst (p. 132), daß die rote Farbe nur auf die Nahrung zurückzuführen ist. Die ältere Annahme dieses Forschers ist daher gewiß nicht berechtigt.

*Oligochaeten.* Von den in der Tiefe lebenden Repräsentanten dieser Gruppe werden von ZSCHOKKE (1900, 1905, 1908b) drei Arten als Überbleibsel der stenothermen Glacialfauna bezeichnet: *Tubifex velutinus*, *Bythonomus lemani* und *Haplotaxis gordioides*. Die beiden ersten Arten scheinen in der Tat die Bedingungen von Glacialrelikten leidlich gut zu erfüllen (in seinem Referat von 1908 schreibt jedoch ZSCHOKKE selbst, bei der Aufzählung der altglacialen Tiefentiere, nur „wahrscheinlich einige Oligochaeten“), wengleich die Verbreitung außerhalb der Schweiz noch sehr unvollständig bekannt ist; ich selbst habe keine derselben gefunden und verweise hier nur auf die S. 108 hervorgehobenen Tatsachen. Im Vierwaldstätter See ist, wie es scheint, von den zu dieser Kategorie gerechneten Oligochaeten nur *Haplotaxis gordioides* gefunden worden. Die über die Verbreitung dieser Art bekannten Tatsachen scheinen mir die glaciale Herkunft derselben nicht zu beweisen; sie ist überall nur ziemlich sporadisch und vereinzelt beobachtet worden, scheint aber auch in seichten Gewässern der Ebene nicht sehr selten zu sein; siehe z. B. die von VEJDovsky (1884; die Art ist hier *Phreoryctes filiformis* genannt) erwähnten Fundorte (im Ufersande oder in der Vegetation der Flüsse usw.).

*Ilyocryptus acutifrons.* Auch eine Cladocere, die oben erwähnte *Ilyocryptus*-Art wird jetzt von STEINMANN (1907) und ZSCHOKKE



(1908) zu den nordisch-glacialen Elementen der Tiefenfauna gestellt, nachdem sie an so verschiedenartigen Orten wie in der Tiefenregion des Genfer Sees<sup>1)</sup> und in einem schweizerischen Waldbach (STEINMANN) konstatiert worden ist. Unsere Kenntnisse über die Verbreitung dieser Art sind jedoch sehr lückenhaft. Sie wurde bisher vorwiegend im Norden, besonders in der Tiefe der Seen gefunden (LILLJEBORG, 1900, NORDQVIST, 1887), aus der arktischen Zone ist aber kein einziger Fundort bekannt. Solange eine Art weder in den nordischen, noch in den mitteleuropäischen Hochgebirgen beobachtet worden ist, hat man meiner Ansicht nach kein Recht, sie als ein glaciales Relikt zu bezeichnen. Auch dem noch ganz vereinzelt Fund STEINMANNs vermag ich unter solchen Umständen keine tiergeographische Beweiskraft beizumessen.

*Ostracoden.* Zwei alpine, auch in der Tiefenfauna lebende Ostracoden, *Candona candida* und *Cypria exsculpta*, werden von ZSCHOKKE in der erwähnten Liste der Glacialrelikte (1900) aufgenommen; sie sollen „in Verbreitung auf nordische Heimat“ weisen. In dem Vortrage von 1905 wird jedoch die erstgenannte Art (die zweite ist erst von mir in der Tiefe gefunden worden) gewiß mit Recht als widerstandsfähiger Kosmopolit bezeichnet. *Cypria exsculpta* wird neuerdings von THIÉBAUD (1908, p. 237) als eine Frühlings- und daher auch als eine stenotherme Kaltwasserform bezeichnet. Bei dem wenigen, was wir über die Lebensweise der Ostracoden wissen, scheint mir diese Annahme nicht hinreichend gestützt. Ein sehr beträchtlicher Teil der Ostracoden (besonders die tümpelbewohnenden) wird bekanntlich hauptsächlich im Frühling angetroffen. — Zu ähnlichen Ansichten kommt auf anderem Wege auch STEINMANN (1907, p. 132), der zu den torrenticol-profunden Elementen, welche „im Bach und in der Tiefe der subalpinen Seen vorkommen, den seichten Gewässern der Ebene dagegen meist fehlen“, vier Ostracodenarten rechnet (*Candona candida*, *Cyclocypris laevis*, *Cypria ophthalmica*, *Cypridopsis vidua*); sie sind nach ihm „weitverbreitete Kosmopoliten, im Bach wohl meist zufällig, neigen zum Tiefenleben“. Schon die in dieser Motivierung erwähnten Tatsachen scheinen mir die Zugehörigkeit zu der in Rede stehenden Gruppe zu verbieten; die eigentliche

<sup>1)</sup> Die von VERNET (FOREL, 1885) aus der Tiefe des Genfer Sees beschriebene *Moina bathycola* ist nach RICHARD (1888) mit dieser Art identisch.

Meinung des Verfassers ist mir daher etwas unklar. Eine Neigung zum Tiefenleben ist nur in dem Sinne vorhanden, daß die sehr resistenten Tiere auch in der Tiefe ihr Leben fristen.

*Chironomiden.* Zu der torrenticol-profunden Gruppe rechnet STEINMANN (1907, p. 107) auch Chironomiden, „speziell ein *Tanytarsus*“, der im Rhätikon bachbewohnend und im Vierwaldstätter See profund sein soll. Ich kann mich mit dem Hinweis begnügen, daß die tiefenbewohnenden *Tanytarsus*-Larven, wie THIENEMANN (siehe oben S. 42) gezeigt hat, zu verschiedenen, nicht näher bestimmbar Arten gehören und daher nur als „*Tanytarsus*-Gruppe“ zusammenzufassen sind. Auch wenn dieselbe Art in den Bächen und in der Tiefe leben sollte, scheint mir, solange der Zusammenhang mit einem entwickelten Insekt unbekannt ist, die Annahme einer glacialen Herkunft etwas kühn.

#### Tiefseetiere als Uferbewohner der Hochgebirgsgewässer.

In mehreren Arbeiten hat ZSCHOKKE zu erweisen gesucht, daß einige sonst nur profund lebende Tiere in den kalten Hochgebirgsgewässern auch am Ufer vorkommen (1900, 1905, 1908) und ein neuer referierender Aufsatz (1908b) ist sogar ganz diesem Gegenstand gewidmet. Die Ursache dieses Verhältnisses findet er in dem gemeinsamen Ursprung der an den zwei jetzt weit entlegenen Lokalitäten lebenden Tiere; sie sollen Abkömmlinge der stenotherm-glacialen Fauna darstellen, welche im Hochgebirge noch das kalte Ufer bewohnen, während sie sich in den wärmeren Seen in die Tiefe zurückgezogen haben. Solche Tiere sind nach dem schweizerischen Forscher mehrere Rhizopoden, *Otomesostoma auditivum*, Oligochaeten, die Hydracarine *Lebertia rufipes* (in den älteren Arbeiten wird auch eine andere Art hieher gestellt), Pisidien.

Ich habe mich oben bei der Besprechung der verschiedenen sogenannten Relikte der Tiefenfauna schon mehrfach über diese Frage geäußert und kann mich daher hier hauptsächlich mit einem Hinweis auf das dort Gesagte begnügen. In bezug auf *Otomesostoma* und die Pisidien muß ich also die Richtigkeit des von ZSCHOKKE aufgestellten Satzes bestimmt verneinen (siehe S. 72 und 98—103). Eine größere Beweiskraft besitzen die in dem neueren Bericht ZSCHOKKES (1908b) referierten Tatsachen. Besonders *Lebertia rufipes* (siehe S. 97) scheint in der Tat eine gute Be-

stätigung für die Regel zu liefern; nähere Auskünfte über die sonstige Verbreitung und Lebensweise wären jedoch erwünscht. Ob die Ähnlichkeit der in der Tiefe und der an den Ufern der Hochgebirgsgewässer lebenden Rhizopoden in derselben Weise zu erklären ist, scheint mir noch unsicher (siehe S. 89).

Die zwei schon 1900 von ZSCHOKKE hiehergestellten Oligochaeten *Tubifex velutinus* und *Bythonomus lemani* scheinen ebenfalls diese biologische Eigentümlichkeit zu zeigen; daß sie in der Ebene wenigstens in gewissen Seen hauptsächlich die Tiefenregion bewohnen, zeigen die Untersuchungen FIGUETS (1906), der mit einer Ausnahme keine der beiden Arten in geringerer Tiefe als 25 m fand.<sup>1)</sup>

In den obigen Ausführungen über die als glaciale Relikte angesehenen Tiefenformen ist nur auf Tatsachen allgemein tiergeographischer oder biologischer Natur Rücksicht genommen worden. In einigen Fällen, wo ich die Relikthythese zurückweisen mußte, spricht aber nach ZSCHOKKE (1905) für die Richtigkeit derselben auch ein Grund mehr spezieller Art: die eigentümliche Verbreitung im Vierwaldstätter See. Besonders wichtig ist in dieser Beziehung eine das Gersauer Becken vom Norden bis Süden quer durchziehende sublakustrische Moräne. Östlich dieser Schwelle fehlen die blinden Asseln und Flohkrebse, ferner die Cytheriden; *Otomesostoma* und *Plagiostomum* gehören schon von einer mehr westlich und nördlich gelegenen Barriere an zu den großen Seltenheiten; *Haplotaxis gordioides* hat sie nicht überstiegen.

Es ist dazu erstens zu bemerken, daß der Vierwaldstätter See auch in anderer Hinsicht eine faunistische Gliederung aufweist. Das Plankton ist nach BURCKHARDT (1900) in den nördlichen Teilen (von dem Alpnacher Becken abgesehen) am reichsten entwickelt und wird von den Nasen an, also bei der nördlichen der oben genannten Tiefengrenzen, immer spärlicher. Auch die litoralen Mollusken (SURBECK, 1899) sind nicht über den ganzen See gleichmäßig verteilt.

<sup>1)</sup> FOREL (1885, p. 123) hat jedoch *B. lemani* im Uferschlamm des Genfer Sees gefunden, und VEJDovsky (1884), dessen *Claparedeilla meridionalis (integrifetosa)* nach MICHAELSEN (1903) mit dieser Art identisch ist, fand dieselbe in großer Menge in einem Teich bei Triest. Auch CLAPARÈDE (1862), dessen *Lumbriculus variegatus* dieselbe Art vorstellt (siehe MICHAELSEN, 1900) fand sein Material in seichtem Wasser.

Wenigstens in einigen der oben erwähnten Fälle dürfte jedoch die von ZSCHOKKE konstatierte Verteilung nur durch seine Annahme, daß die Tiere von Nordwesten her eingewandert sind, zu erklären sein. Eine stenotherm-glaciale Herkunft wird aber meines Erachtens dadurch gar nicht erwiesen. Die bodenbewohnenden, nicht der eigentlichen Uferfauna entstammenden Arten, die eurythermen wie die kaltwasserliebenden, können überhaupt nur vom Norden her stromaufwärts eingewandert sein; alle (auch ein heute noch aktiv in den See eindringendes Tier) mußten dabei ihren Weg durch die unterirdischen Schwellen gesperrt oder erschwert finden.

### Versuch einer Einteilung der Tiefenfauna.

Ich habe oben die Stellung der als glaciale Relikte angesprochenen Mitglieder der schweizerischen Tiefenfauna einer kritischen Prüfung unterworfen. Das Ergebnis dieser Erörterungen ist, daß nur sehr wenige, höchstens etwa ein halbes Dutzend, der zahlreichen hier gezählten Tiere mit einiger Berechtigung den Anspruch auf den Namen glacialer Relikte machen können, und auch für sie wäre eine festere Begründung der Hypothese noch sehr erwünscht. Eine Einteilung der Tiefenfauna in herabgewanderte Ufertiere einerseits, andererseits in „echte“ Tiefenbewohner nordisch-glacialer Herkunft, wie sie ZSCHOKKE vorgeschlagen hat, ist daher meiner Ansicht nach nicht durchführbar, und die biologischen Verhältnisse würden in derselben keinen richtigen Ausdruck finden. Aber auch die Lehre FORELS (S. 56) enthält nur einen Teil der Wahrheit, und auf eine Unterscheidung verschiedener biologischer Gruppen in der Tiefenfauna wird hier fast ganz verzichtet.

Wenn ich nun die Ansichten ZSCHOKKES in bezug auf die marin-glacialen und glacialen Relikte in vielen Fällen nicht teilen kann, so finde ich es jedoch unbestreitbar, daß in den schweizerischen Seen ein besonderes Faunenelement existiert, dessen Mitglieder auf dem Grund der Seen eine weite Verbreitung besitzen, während sie an den vegetationsreichen Ufern und in den flachen Kleingewässern gar nicht oder nur ganz sporadisch auftreten.

Meine eigenen Ansichten stelle ich unten in Form einer Über-

sicht der schweizerischen Tiefenfauna zusammen, in welcher ich diesem und anderen biologischen Verhältnissen einen möglichst natürlichen Ausdruck zu geben versuche. Die hier vorgeschlagene Einteilung hat natürlich einen ganz provisorischen Charakter und wird gewiß durch neue Funde in wesentlichen Teilen zu modifizieren sein.

**I. In die Tiefe herabsteigende Ufer- (und Teich-) Arten, mit wenigen Ausnahmen eurytherme ubiquistische Kosmopoliten.**

Eine Zerlegung dieser Gruppe in eurytherme Kosmopoliten und kaltwasserbewohnende nordisch-glaciale Elemente bietet gegenwärtig kaum einen Vorteil, da nur eine einzige Art (*Cyclops strenuus*) mit größerer Sicherheit zu den letzteren gestellt werden kann; möglicherweise oder wahrscheinlich gehören zwei andere *Cyclops*-Arten (*C. vernalis* und *bisetosus*) hierher. Eine Einteilung in Kosmopoliten und nördlich-temperierte Arten ist nicht durchführbar. Dagegen kann man unter den herabgewanderten Litoralarten zwei biologische Gruppen unterscheiden, je nachdem die Tiefenbewohner den litoralen Stammformen vollkommen ähnlich sind oder durch die verschiedene Umgebung mehr oder weniger durchgreifende morphologische Abänderungen erlitten haben.

**1. Den litoralen Vorfahren vollkommen ähnliche Tiefenformen.**

Hier ist der ubiquistische Charakter besonders stark ausgeprägt (Ausnahme *Cyclops strenuus*); die hier gehörigen Tiere (besonders diejenigen der Kategorie c) sind äußerst resistent, und die extremsten äußeren Bedingungen vermögen oft nicht ihrem Vormarsch Halt zu bieten oder ihrem Äußeren einen veränderten Stempel aufzudrücken. Außer den in der Tiefe überall vorkommenden oder doch häufigen Litoralarten gibt es aber auch andere, welche weniger regelmäßig dort zu finden sind; vorläufig und ganz provisorisch wird man vielleicht am besten die folgenden drei Kategorien unterscheiden.

a) Nur zufällig in die Tiefe herabsteigende Litoralarten. Zu diesen gehört eine ganze Reihe der Tiefenformen. Die meisten werden nur in der oberen Zone, besonders im oberen Teil derselben angetroffen (Beispiele können aus der Tabelle in großer Zahl entnommen werden). Beispiele für Arten, die auch oder sogar ausschließlich in der unteren Region gefunden

wurden und deren Auftreten einen mehr oder weniger zufälligen Charakter trägt, sind in den von mir untersuchten Seen nur zwei, nämlich die Rhabdocölen *Stenostomum leucops* und *Macrostomum appendiculatum* zu nennen.

b) Etwas häufiger in der Tiefe lebende, jedoch nur an wenigen Orten und meist in wenigen Exemplaren gefundene Arten; die meisten leben in der oberen Zone oder daneben im oberen Teil der unteren Zone. Beispiele: die Cladocere *Euryercus lamellatus*, ein paar Ostracoden und Copepoden, die Hydra-carine *Limnesia maculata*. — Die Abgrenzung dieser Gruppe sowohl gegen die vorige wie gegen die folgende Kategorie ist natürlich sehr schwer; einige von mir hiehergestellte Arten werden sich vielleicht nach genauerer Durchforschung der Tiefenfauna als eher zu der folgenden Gruppe gehörig erweisen.

c) Charakteristische Tiefenbewohner, oft ebenso häufig in den größten Tiefen wie in den Flachgewässern der Ebene. Hierher gehören mehrere schon von ZSCHOKKE als Beispiele widerstandsfähiger Ubiquisten genannte Arten: *Diffugia constricta*, *Tubifex tubifex* (dagegen nicht *T. ferox*), *Cyclops viridis*, *Cypria ophthalmica*, *Candona neglecta*, zahlreiche Chironomidenlarven. Nach meinen Befunden können, wenigstens was die von mir untersuchten Seen betrifft, folgende vier Arten diesen Beispielen hinzugefügt werden: *Ironus ignavus*, *Scapholebris mucronata* (?), *Cyclops serrulatus*, *C. fimbriatus*.

**2. Aus heutigen Litoralarten entwickelte spezielle Tiefenformen.**

Die durch das Tiefenleben hervorgerufenen Merkmale sind nie sehr durchgreifender Natur und wenigstens in vielen Fällen wahrscheinlich nicht erblich fixiert. Typische Beispiele sind *Fredericella duplessisi*, die CLESSINSchen Tiefsee-Pisidien und die (nur in wenigen Seen gefundenen) Tiefenschnecken. Zwei Tiefenformen, *Asellus foreli* und der Tiefen-*Niphargus* gehören wahrscheinlich, wenigstens der letztere, nicht hierher, sondern die Veränderungen sind hier durch das Höhlenleben bewirkt worden; doch halte ich diese Frage für nicht endgültig entschieden und habe daher für diese Tiere keine besondere Gruppe aufgestellt. — Der Übergang zwischen der Gruppe 2 und der Gruppe 1b oder c ist bisweilen ein ganz unmerklicher; vgl. die Angaben FORELS (1885) über die blinden

Varietäten einiger Rhabdocölen. Wenn nur die Körpergröße etwas geringer oder die Farbe verschieden ist (siehe FOREL, l. c., p. 167), können die Tiere natürlich nicht hierher gerechnet werden.

## II. In der Ufer- und Teichfauna fehlende Tiefen- und Bodenarten.

Gemeinsam für die Angehörigen dieser zweiten Hauptgruppe der Tiefenfauna ist, daß sie in der eigentlichen Uferzone und in den flachen Kleingewässern fehlen oder nur ganz sporadisch auftreten. Auf die Tiefenregion sind dagegen keineswegs alle beschränkt, die meisten scheinen sogar nur an den Boden gebunden und von der Tiefe ziemlich unabhängig zu sein. Hierin können jedoch erst Untersuchungen über die litorale Bodenfauna Klarheit verschaffen; vorderhand läßt sich die verschiedene Tiefenverbreitung nicht zu einer weiteren Einteilung dieser Gruppe verwenden. Von der Herkunft dieser Bodenfauna gilt eine von ZSCHOKKE für seine „echten“ Tiefenbewohner aufgestellte Regel: sie wird nicht mehr durch neuen Zufluß erneuert; doch nur mit einer gewissen Modifikation gilt die Regel: denn für einen großen Teil dieser Tiere fehlt es nicht an Nachschub von der Litoralregion; nur von der Uferzone und von den Kleingewässern her findet kein Nachschub statt. — Unter den Bodentieren kann man drei durch verschiedene Lebensweise oder Herkunft getrennte Faunenelemente unterscheiden.

### 1. Stenotherme Kaltwassertiere nordisch-glacialer Herkunft, oder mit andern Worten sog. glaciale Relikte.

Nur für eine einzige von mir gefundene Art der II. Hauptgruppe, die Hydracarine *Hygrobates albinus*, scheint mir die glaciale Herkunft ziemlich gesichert zu sein. Von Tiefentieren, die in anderen Seen gefunden wurden, gehören sehr wahrscheinlich hieher eine andere Hydracarine, *Lebertia rufipes*, vielleicht auch zwei Oligochaeten (*T. velutinus* und *Bythonomus lemani*). Für einige andere Arten werden vielleicht künftige Untersuchungen die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe erweisen (einige Rhizopoden, *Niphargus putaneus*, *Lebertia tauinsignita*). — Einige dieser Relikte sind nicht ausschließlich auf den Grund der Seen beschränkt, sondern haben auch andere Zufluchtsorte gesucht (*Hygrobates albinus* [Gebirgsbäche] und wohl auch *Lebertia rufipes* [Ufer der Hochgebirgsseen]; die beiden Oli-

gochaeten dagegen leben im Hochgebirge zwar litoral, aber stets auf dem Grunde der Seen). Eine scharfe Grenze gegen die etwa vorhandenen Glacialrelikte der Gruppe I, 1, c läßt sich daher nicht ziehen.

### 2. Präglaciale marine „Relikte“.

Diese Gruppe umfaßt nur die früher als „marin-glaciale Relikte“ aufgefaßten Turbellarien und Cytheriden. Sie gehören meiner Ansicht nach einer jüngeren Süßwasserfauna an, doch muß die Einwanderung derselben lange vor der Eiszeit angesetzt werden. Eine Vorliebe für kaltes Wasser ist hier nicht nachgewiesen worden; wenn sie vorhanden ist, so sind die Tiere jedenfalls nur sehr schwach stenotherm; wahrscheinlich sind sie es nur insofern, daß sie sehr stark erwärmtes Wasser meiden.

### 3. Alte Süßwasserbewohner nicht glacialer Herkunft.

Diese Gruppe für den Grund größerer Gewässer charakteristischer Tiere wurde bisher nur sehr wenig beachtet. Ganz provisorisch sind zu derselben die folgenden, bisher nicht in der Ufer- und Teichfauna gefundenen Tiere zu stellen: die Rhabdocölen *Castrada spinulosa*, *C. quadridentata*<sup>1)</sup> und *Lutheria minuta*, die Nematoden *Dorylaimus crassoides*, *D. zschokkei*, *D. bathybius* und *Mermis aquatilis*, die Oligochaeten *Stylodrilus zschokkei*, *Tubifex ferox*, *T. heuscheri*, vielleicht auch *T. barbatus* und *Stylodrilus heringianus*, die Hydracarinen *Xystonotus bidentatus* und *Tiphys zschokkei*. Auch die möglicherweise zur Gruppe II, 1 gehörigen Tiefsee-Rhizopoden und die Hydracarine *Lebertia tauinsignita* können vorläufig hieher gerechnet werden.

Die beiden letzteren Gruppen II, 2 und II, 3 können natürlich auch zu einer gemeinsamen Gruppe Bodentiere nicht glacialer Herkunft zusammengefaßt werden.

Uppsala, April 1910.

<sup>1)</sup> Daß diese beiden Arten wirklich solche echte Grundbewohner darstellen, wird durch meine Untersuchungen vom Sommer 1910 erwiesen; siehe oben S. 9 u. 10. (Zusatz während der Korrektur.)

## Nachtrag.

Nachdem ich die erste Korrektur schon abgeschlossen hatte, ist eine große, überaus wichtige Arbeit von ZSCHOKKE über „Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas“ erschienen (Monographien und Abhandlungen zur Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. und Hydrographie. IV. Leipzig 1911). Die faunistischen Ergebnisse meiner Studien in den beiden Berner Oberlandseen könnten schon hier zitiert werden, weil ich, um das Ziel des breit angelegten Werkes zu fördern, dem Verfasser eine Liste der von mir gefundenen Arten zukommen ließ. Im Text kann ich diese Arbeit natürlich nicht berücksichtigen; auch hier ist es mir nur möglich, einige Bemerkungen über einzelne wichtige Fragen hinzuzufügen, in denen ZSCHOKKES und meine Ansichten auseinandergehen, und zu denen er jetzt eingehender als vorher Stellung genommen hat.

Die wichtigste dieser Fragen ist wohl die über die als maringlaciale Relikte in Anspruch genommenen Tiere der schweizerischen Tiefenfauna. Sowohl die Cytheriden wie die Turbellarien „mit nächsten marinen Verwandten“ (*Plagiostomum lemani*, *Otomesostoma auditivum*, *Trigonostomum neocomense*, *Phonorhynchus lemanus*) werden auch in dieser Arbeit wiederholt als „ein stenothermes Element der mitteleuropäischen Tiefenfauna“ bezeichnet, das „ziemlich deutlich auf nordische Herkunft“ hinweist (p. 233). Sie sollen ihre nächsten Verwandten hauptsächlich in den nordeuropäischen Meeren besitzen, ihre Verbreitung sei eine vorwiegend nördliche usw.; „auf diesen Befunden und der Tatsache, daß die Cytheriden und die mit ihnen genannten Turbellarien heute in Mitteleuropa das kalte Wasser und besonders die Tiefsee bewohnen, baut sich die Annahme von der nordisch-marinen Einwanderung der betreffenden Tiere während der Spät- oder Postglacialzeit auf.“ Die näheren Umstände bei der Einwanderung denkt sich ZSCHOKKE ganz wie in seinen früheren Arbeiten. Doch wird jetzt auch auf die Möglichkeit hingewiesen, daß die Tiere „in dem dem Baltischen Meer zeitlich und örtlich vorausgehenden Ancylussee sich an das Süßwasser anpaßten, ähnlich wie die relikten Krebse der Seen Norddeutschlands und Dänemarks“.

In dem neuen Werke mißt jedoch der Verfasser selbst seinen

Darlegungen nur den Wert „unsicherer Hypothesen“ zu, die „höchstens als Wegweiser für die Forschung der Zukunft dienen“ können. Was speziell die Cytheriden betrifft, so hat ZSCHOKKE seine Theorie dahin modifiziert (p. 108), daß die Anpassung an sich aussüßendes Wasser „bereits präglacial eingesetzt“ haben dürfte. „Durch die eiszeitlichen und nacheiszeitlichen Verhältnisse aber mag die Einwanderung in das neue Wohnelement begünstigt und vervollständigt worden sein.“ Er stützt sich dabei auf die Angaben von MEHES, nach denen „in der unterpannonischen Stufe Ungarns die Cytheriden, und besonders die Gattung *Cytheridea* reiche Vertretung besitzen. Ihre Heimat war in diesem Falle ein bereits sehr stark brackisch gewordenes Pliozänmeer.“

Zu dem allem bemerke ich nur, daß ich meine abweichenden Ansichten, die ich in dieser Arbeit niedergelegt habe, voll und ganz aufrecht erhalten muß. Auch in den breiten Ausführungen des neuen Werkes findet sich keine einzige Tatsache angeführt, welche mich veranlassen könnte, meine eigene Darstellung im geringsten zu modifizieren oder ihr etwas hinzuzufügen. Die Besprechung der Probleme ist meines Erachtens gar zu allgemein gehalten; z. B. ist nur von „Turbellarien von marinem Gepräge“ die Rede, nur von „Cytheriden“, nicht von den in Betracht kommenden Arten (siehe die oben zitierte Äußerung). Die Frage, ob die Süßwasserarten sich erst zur Eiszeit von ihren marinen „Verwandten“ haben abtrennen können, wird nicht einmal gestreift. — Besonders unglücklich scheint mir der Gedanke an den Ancylussee als Anpassungszentrum; die Gründe, warum auch der entfernteste Gedanke daran ausgeschlossen werden muß, gehen zur Genüge aus meiner ganzen Darstellung hervor.

So war es vielleicht nicht unnütz, daß ich diesen Fragen und dabei auch manchen, eigentlich ziemlich selbstverständlichen Tatsachen einen so großen Raum gewidmet habe.

Ich wende mich nun den „glacialen Relikten“ im allgemeinen zu. Es fällt dabei zuerst auf, daß ZSCHOKKE nicht mehr „an dem Namen Glacialrelikte für die heutigen Reste der eiszeitlichen Schmelzwasserfauna“ festhält; sie werden „etwas umständlicher, aber jedenfalls klarer“ als „Trümmer der glacialen Mischfauna“ oder als „eiszeitliche Faunenreste“ bezeichnet. Das Wort „Relikt“ wird deshalb vermieden, weil „seine Anwendung nur allzu oft Mißverständnisse hervorrufft“; im Ersetzen des Wortes durch mehr

indifferente Bezeichnungen liegt vielleicht auch das Geständnis, daß der Gebrauch des Begriffes „Relikt“ in rein zeitlichem Sinn nicht ganz zutreffend ist. — Ich habe in dieser Arbeit ebenfalls betont, daß es eine formelle Frage ist, ob man dem Begriff „Relikt“ eine weitere oder engere Fassung gibt. Wenn man, wie ZSCHOKKE vorgeschlägt, die Bezeichnung „Glacialrelikte“ ganz fallen läßt, so sucht man jedoch meiner Ansicht nach nur die Schwierigkeit zu umgehen. Das einzig Richtige ist, den Reliktenbegriff im allgemeinen klar und unzweideutig zu begrenzen; alsdann hat man nur den gewonnenen Maßstab auch auf die Eiszeit anzuwenden. Für diejenigen stenothermen Kaltwassertiere, die wirklich zersplitterte Überreste einer einheitlichen Eiszeitfauna darstellen, ist der Ausdruck „Glacialrelikte“ ganz zutreffend, und für sie sollte man ihn daher gebrauchen, unbekümmert darum, daß sich noch nicht alle Forscher über den Sinn des Wortes „Relikt“ haben einigen können.

Die anregende, an Tatsachen und Ideen gleich reiche Besprechung dieser „eiszeitlichen Überreste“ bildet einen der wichtigsten Abschnitte in dem neuen Werke des schweizerischen Tiergeographen. Wie früher, so weist ZSCHOKKE auch hier mehrmals und mit Nachdruck auf die Tatsache hin, daß ein Teil der Tiefenfauna dem Ufer und den Kleingewässern fehlt. Was diejenigen dieser Tiere betrifft, die nachweislich stenotherme Kaltwassertiere sind, stimme ich der Ansicht, daß sie glacialer Herkunft seien, vollkommen bei (siehe oben S. 112); wenn sie, wie in den subalpinen Seen, außerhalb ihres arktischen Verbreitungsgebietes leben, liegt kein Grund vor, weshalb man sie nicht als glaciale Relikte bezeichnen sollte. Die Liste der Tiere, die als sicher hieher gehörig betrachtet werden (p. 167—168), ist, wenn wir von den Rhizopoden (33 Arten und Varietäten) absehen, auffallend kurz (22 Arten). Zahlreiche Arten, die in den früheren Arbeiten ZSCHOKKES als glaciale Relikte figurieren, werden hier vermißt (z. B. alle *Cyclops*-Arten; an einer andern Stelle [p. 115] heißt es jedoch, daß *C. viridis* [!] und *C. bisetosus* „vielleicht als Überreste der Glacialfauna aufgefaßt werden“ können); doch sei mit Sicherheit zu vermuten, daß manche hier weggelassenen Arten „durch fortgesetzte faunistisch-geographische Studien sich ebenfalls als rein stenotherme Kaltwassertiere erweisen werden“.

Wenn also ZSCHOKKE jetzt selbst, wie es scheint, mehrere der

von mir vorgebrachten Einwände gegen seine früheren Annahmen gelten lassen wird, so bleiben jedoch mehrere wichtige Tiefenarten zurück, die ZSCHOKKE noch als glaciale Überreste betrachtet, während ich an ihnen keine Anzeichen einer eiszeitlichen Herkunft erblicken kann; in erster Linie kommen wiederum die grundbewohnenden Turbellarien (besonders *Plagiostomum* und *Otomesostoma*) und die Cytheriden in Betracht; denn auch wenn sie lange vor der Eiszeit im Süßwasser lebten, könnten sie ja glaciale Relikte sein. Diese Tiere und andere sind in ihrem Vorkommen ganz oder so gut wie ganz auf den Grund größerer Gewässer beschränkt; sie fehlen dem obersten, pflanzenreichen Ufersaum, dagegen, wie ich in dieser Arbeit gezeigt habe, durchaus nicht der Litoralregion (von den beiden allöcölen Turbellarien „bemerkt ZSCHOKKE jetzt selbst, daß sie sich „nicht selten“ in der Litoralzone aufhalten). Aus diesem ihrem Auftreten zieht der schweizerische Zoologe den Schluß, daß die betreffenden Tiere nicht von der heutigen litoralen Tierwelt in die Tiefe gelangt sein können; da aber jede Tiefenfauna der mitteleuropäischen Seen aus der Uferfauna desselben Gewässers hervorgehen muß, bleibt nur die Annahme übrig, daß sie früher, unmittelbar nach der Eiszeit, das Ufer und die Kleingewässer bewohnten.

Hierauf kann ich nur dasselbe erwidern wie auf die früheren Darlegungen desselben Forschers, die ja übrigens den Keim der in der neuen Arbeit ausführlicher begründeten Ansichten enthalten. Ich betone nochmals, daß die Tiere nur den pflanzenreichen Ufersaum, nicht die Litoralregion meiden; sie ertragen verhältnismäßig hohe Temperaturen, sie fehlen im Hochgebirge oder leben dort unter denselben Bedingungen wie in den Seen der Ebene. Es ist daher ganz unstatthaft, vorauszusetzen, daß sie während und unmittelbar nach der Eiszeit die Kleingewässer und das Ufer bewohnten. ZSCHOKKE übersieht gänzlich die Möglichkeit, daß echte Grundtiere an andere Bedingungen als die Temperatur gebunden sein können. Nach den von ihm vertretenen Prinzipien wären folgerichtig alle Tiere, die nur im Grundschlamm von Seen und Flüssen leben, als Überreste der Eiszeitfauna anzusehen. Daß der schweizerische Forscher tatsächlich zu einer solchen Ansicht neigt, scheint mir aus mehreren Stellen seines Werkes hervorzugehen; so ist z. B. *Castrada spinulosa* nur deshalb aus der soeben besprochenen Artenliste ausgeschlossen, weil sie nur noch

„durch wenig zahlreiche Funde aus der Tiefenregion bekannt“ ist (p. 168). Ich habe in dieser Arbeit die Aufmerksamkeit auf eine ziemlich umfangreiche Gruppe echter Bodentiere nicht-glacialer Herkunft gelenkt. Wie gewisse Tiere z. B. nur in seichtem, andere nur in fließendem, andere nur in pflanzenreichem Wasser leben, so sind die hiehergehörigen Arten an die ganz bestimmten äußeren Bedingungen gebunden, die der Grund, besonders der Grundschlamm, größerer Gewässer darbietet. Ihrer Verbreitung von einem See zum andern stehen keine größere Schwierigkeiten entgegen, als derjenigen der Süßwasserfauna überhaupt; man hat weder das Recht, noch liegt das geringste Bedürfnis vor, sich zur Erklärung der Verbreitung nach Hilfhypothesen umzusehen, die eine andere Lebensweise während vergangener Zeiten voraussetzen.

Bezüglich der Tiefseepisidien (siehe oben S. 98) sucht ZSCHOKKE seine früheren Ansichten aufs neue und eingehender als vorher zu begründen. Er gibt zwar zu, daß „spätere und ausgedehntere Nachforschungen“ zwischen seiner Theorie und derjenigen CLESSINS und FORELS entscheiden müssen, gleichzeitig wird aber in unzweideutigen Worten die Hypothese ausgesprochen, daß die „Kümmerformen“ nicht „sekundäre Reduktionsstufen“, sondern „erhalten gebliebene Vorfahren“ sind. „Im sich erwärmenden Flachwasser der Ebene dagegen wären, begünstigt durch die große Anpassungsfähigkeit der Mollusken, mit dem allmählichen Eintritt eines milderen Klimas aus den kleinen und schwachen Glacialformen schrittweise die größeren und stärkeren heutigen Bewohner der Tümpel, Gräben und Seeufer geworden.“ Denkbar wäre, „daß gewisse Tiefepisidien (z. B. *P. foreli*) Eiszeittiere sind, andere dagegen ihre Entstehung sekundär litoralen, besser entwickelten Vorfahren verdanken“. — Zu meinen Einwänden gegen diese Annahme habe ich nichts hinzuzufügen.

Zum Schluß nur noch ein paar Bemerkungen, um einige Mißverständnisse aufzuklären. Ich ziehe nach ZSCHOKKE (p. 79) die obere Grenze der Tiefenregion „schon bei 10 m unter dem Wasserspiegel, ein Vorschlag, der aus manchen Gründen kaum Anklang finden wird“. Meine Ansicht ist (siehe S. 48) nur die, daß die Grenze in den Berner Oberlandseen, besonders im Briener See, „etwas höher“ als im Genfer See angesetzt werden könnte; deshalb wurden einige in Tiefen zwischen 15 und 25 m gefundene Turbellarien als Tiefenbewohner angeführt; in meiner Turbellarien-

arbeit (1907) habe ich mich nur unbestimmt und nur im Blick auf die Turbellarien hierüber geäußert. — Der Umstand, daß ich etwa die Hälfte der Tiefenarten in sehr geringer Individuenzahl erbeutete, dürfte kaum so „wichtig für unsere Betrachtung über die Massentwicklung der Tiefenfauna“ sein, wie es ZSCHOKKE (p. 181) annimmt, der aus meinen ihm zur Verfügung gestellten Aufzeichnungen diese Tatsache kennt. Meine Ausbeute wurde ja ausschließlich mit dem Forelschen Schlammschöpfer gewonnen; das mit diesem aufgeholte Material dürfte überall ungefähr gleich arm an Individuen sein (meine Dredgungen im Genfer See haben mich ganz in diesem Eindruck bestärkt.) — Im Anschluß an ZSCHOKKES Bemerkungen (p. 191) über die wenigen von mir in 200 m Tiefe gefundenen Tiere, deren geringer Zahl er ganz richtig wenig Bedeutung beimißt, will ich noch besonders betonen, daß ich nur eine einzige Station in dieser Tiefe untersucht habe.

## Literaturverzeichnis.

- ASPER, G. 1880. Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna der Schweizer Seen. Zool. Anz. Bd. III.
- BASTIAN, H. Ch. 1866. Monograph of the Anguillulidae or free Nematoids, Marine, Land and Freshwater; with descriptions on 100 new species. Trans. Linn. Soc. London. Vol. XXV.
- de BEAUCHAMP, P. 1909. Plagiostoma lemani (DU PLESSIS) et Polycelis felina (Dalyell) [Cornuta (JOHNSON)] aux environs de Paris. Bull. Soc. Zool. France. T. XXXIV.
- BLANC, H. 1879. Isopode aveugle de la région profonde du Léman. § L in FOREL 1879 a (Bull. soc. vaud. Vol. XVI).
- BRADY, G. S. 1866. A Monograph of the Recent British Ostracoda. Trans. Linn. Soc. London. Vol. XXVI.
- 1868. Marine Ostracoda from the Mauritius. Ann. Mag. Nat. Hist. Sept. 1868.
- 1869. Ostracoda from the River Scheldt and the Grecian Archipelago. Ann. Mag. Nat. Hist. Jan. 1869.
- CROSSKEY, H. W. and ROBERTSON, D. 1874. A Monograph of the Post-tertiary Entomostraca of Scotland. Palaeontogr. Soc. London. Vol. for 1874.
- and NORMAN, A. N. 1889. A Monograph of the marine and freshwater Ostracoda of the north-western Europe. I Podocopa. Sc. Trans. R. Dubl. Soc. Ser. II. Vol. IV.
- BRAUN, M. 1885. Die rhabdocoeliden Turbellarien Livlands. Arch. Naturk. Liv-, Esth- und Kurlands. Ser. 2. Bd. X.
- 1886. Über alloicoele Turbellarien des Peipus (Referat eines Vortrags v. 1885). Sitzungsber. Naturf.-Ges. Dorpat 1885. Bd. VII.
- BREHM, V. 1909. Charakteristik der Fauna des Lunzer Mittersees. Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. II.
- BRESSLAU, E. 1906. Eine neue Art der marinen Turbellariengattung Polycystis (Macrorhynchus) aus dem Süßwasser. Zool. Anz. Bd. XXX.
- BRETSCHER, K. 1900. Südschweizerische Oligochaeten. Rev. Suisse Zool. T. VIII.
- 1903. Beobachtungen über die Oligochaeten der Schweiz. VII. Folge. ibid. T. XI.
- 1905. Beobachtungen über die Oligochaeten der Schweiz. IX. Folge. ibid. T. XIII.
- BRINKMANN, A. 1905. Studien over Danmarks rhabdocöle og acöle Turbellarier. Vidensk. Meddel. Naturh. Foren. Köbenhavn 1906.
- BURCKHARDT, G. 1899. Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Rev. Suisse Zool. T. VII.
- 1900. Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstätter Sees. Mitt. Naturf. Ges. Luzern H. 3 (Sonderabdr.).
- CLAPARÈDE, E. 1862. Recherches an atomiques sur les Oligochètes. Mém. Soc. Phys. Genève.
- CLESSIN, S. 1887. Die Molluskenfauna Österreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg.
- CREDNER, R. 1887. Die Reliktenseen. Eine physisch-geographische Monographie. Peterm. Mitteil. Ergänzungsheft No. 86.
- v. DADAY, E. 1892. Die mikroskopische Tierwelt der Mezöséger Teiché. Természetr. Füzetek. Vol. XV.
- 1900. Ostracoda Hungariae. Budapest (ungarisch).
- 1903. Mikroskopische Süßwassertiere aus der Umgebung des Balaton. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XIX.
- 1904. Mikroskopische Süßwassertiere aus Turkestan. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XIX.
- 1905. Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays. Zoologica Bd. XVIII.
- 1909. Ostracoden und Plankton der Seen Issyk-Kul und Tschaten-Kul. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Turkestans auf Grund des v. D. D. Pedaschenko gesammelten Materials. Trav. Imp. Nat. St. Petersbourg. Bd. XXXIX.
- DAHL, F. 1888. Die Cytheriden der westlichen Ostsee. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. III.
- DORNER, G. 1902. Darstellung der Turbellarienfauna der Binnengewässer Ostpreußens. Schr. d. Phys.-Oecon. Ges. Königsberg i. Pr. Jg. XLIV.
- v. DOUWE, C. 1907. Zur Copepodenfauna von Java und Sumatra. Zool. Anz. Bd. XXXII.
- EGGER, J. G. 1902. Ostracoden aus Meeresgrundproben gelotet von 1874—1876 von S. M. S. Gazelle. Abh. Bayr. Ak. Wiss., Math.-Phys. Classe. Bd. 21.
- EISEN, G. 1885. Oligochaetological researches. Rep. U. S. Fish. Comm. Vol. 11 for 1883.
- EKMANN, S. 1904. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nordschwedischen Hochgebirge. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XXI.
- 1907. Über das Crustaceenplankton des Ekoln (Mälaren) und über verschiedene Kategorien von marinen Relikten in schwedischen Binnenseen. Zool. Stud. tillägn. T. Tullberg. Uppsala 1907.
- 1908. Ostracoden aus den nordschwedischen Hochgebirgen. Naturwiss. Unters. d. Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland gel. v. Dr. A. Hamberg. Bd. IV (Zoologie).
- FOREL, F. A. 1874. Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman. I. Série. Bull. Soc. Vaud. Scienc. Nat. Vol. XIII. p. 1—164. (Avant-Propos und § 1—2, 4—7, 9, 11, 19, 21—22 von FOREL; § 10 von FOREL et DU PLESSIS; § 14 von VERNET; § 16 von DU PLESSIS; die übrigen §§ von verschiedenen, in dieser Arbeit nicht direkt zitierten Autoren).
- 1875. Matériaux etc. II. Série. Ibid. Vol. XIV. p. 97—166. (Alles ausser § 25 e. p. und § 29 von FOREL).
- 1876. Matériaux etc. III. Série (zuerst als II. Série [Suite] bezeichnet). Ibid. Vol. XIV. p. 201—364. (§ 31—34 von FOREL; § 35 von CLESSIN; § 37—38 von DU PLESSIS; [§ 36 von v. GRAFF; § 39 von HUMBERT, in dieser Arbeit nicht direkt zitiert]).
- 1878. Matériaux etc. IV. Série. Ibid. Vol. XV. p. 497—535. (Avant-Propos von FOREL; § 41—42 von VERNET; [§ 40 von LEBERT, in dieser Arbeit nicht direkt zitiert]).



- FOREL, F. A. 1879. Matériaux etc. V. Série. Ibid. Vol. XVI. p. 149—169. (§ 45 von DU PLESSIS; die übrigen §§ von verschiedenen, in dieser Arbeit nicht direkt zitierten Autoren).
- 1879a. Matériaux etc. VI. Série. Ibid. Vol. XVI. p. 313—394. (Avant-propos von FOREL; § 50 von BLANC; [§ 49 von LEBERT, in dieser Arbeit nicht direkt zitiert]).
- 1885. La faune profonde des lacs Suisses. Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturwiss. Bd. XXIX.
- 1894. Zoologie lacustre. Archive des Scienc. phys. et nat. T. XXXII.
- 1895. Le Léman. Monographie limnologique. Lausanne. T. II.
- 1904. Le Léman. Monographie limnologique. Lausanne. T. III.
- FOREL, F. A. et DU PLESSIS, G. 1874. Esquisse générale de la faune profonde du Lac Léman. § 10 in FOREL 1874 (Bull. Soc. Vaud. Vol. XIII).
- FRIČ, A. und VAVRA, V. 1897. Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. III. Untersuchung zweier Böhmerwaldseen, des Schwarzen- und des Teufelsees. Arch. Naturw. Landesdurchf. Böhmen. Bd. X.
- 1901. Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. V. Untersuchung des Elbeflusses und seiner Altwässer. Ibid. Bd. XI.
- FUHRMANN, O. 1894. Die Turbellarien der Umgebung von Basel. Rev. Suisse Zool. Vol. II.
- 1897. Recherches sur la faune des lacs alpins du Tessin. Rev. Suisse Zool. Vol. 4.
- 1900. Note sur les Turbellariés des environs de Genève. Rev. Suisse Zool. Vol. 7.
- 1904. Ein neuer Vertreter eines marinen Turbellariengenus im Süßwasser. Zool. Anz. Bd. XXVII.
- GARBINI, A. 1894. Materiali per una monographia limnologica del Lago di Garda. Bull. Soc. entom. ital. Anno 26.
- GEIKIE, J. 1894. The great ice age. 3. Ed. London 1894.
- GRAETER, A. 1903. Die Copepoden der Umgebung Basels. Rev. Suisse. Zool. Bd. XI.
- v. GRAFF, L. 1882. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig.
- (1904—) 1908. Turbellaria in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. IV. Abd. I Acoela u. Rhabdocoelida.
- 1909. Turbellaria. I. Teil: Allgemeines und Rhabdocoelida. In: Die Süßwasserfauna Deutschlands, herausgegeben von Prof. Dr. Brauer. Heft 19. IV.
- 1910. Vergleichung der nordamerikanischen und europäischen Turbellarienfauna. Proc. 7. int. Zool. Congr. Boston 1907.
- HARTWIG, W. 1897. Zur Verbreitung der niederen Crustaceen in der Provinz Brandenburg. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. T. V.
- 1898. Zur Verbreitung der niederen Crustaceen in der Provinz Brandenburg. 2. Beitrag. Ibid. T. VI.
- 1899. Die niederen Crustaceen des Müggelsees und des Saaler Bodens während des Sommers 1897. Ibid. T. VII.
- 1901. Die freilebenden Copepoden der Provinz Brandenburg. 4. Beitrag. Ibid. T. VIII.
- HARTZ, N. 1902. Bidrag til Danmarks senglaciale Flora og Fauna. Danm. geol. Unders. II. Raekke. Nr. 11.

- HEINIS, FR. 1910. Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden, Rotatorien und Tardigraden der Umgebung von Basel mit Berücksichtigung der übrigen Schweiz. Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. Bd. V (Diss.).
- HEUSCHER, J. 1901. Thuner und Brienzer See, ihre biologischen und Fischereiverhältnisse. Pfaffikon 1901.
- HOFER, B. 1899. Die Verbreitung der Tierwelt im Bodensee. Schrift. d. Ver. f. Geschichte d. Bodensees u. s. Umgebung. Heft XXVIII. Lindau.
- v. HOFSTEN, N. 1907. Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXXV.
- 1907a. Zur Kenntnis des Plagiostomum lemani (FOREL und DU PLESSIS). Zool. Stud. tillägn. T. Tullberg. Uppsala.
- 1907b. Planaria alpina im nordschwedischen Hochgebirge. Ark. Zool. Stockh. Bd. 4.
- IMHOF, O. E. 1883. Die pelagische Fauna und Tiefseefauna der Savoyerseen: Lac du Bourget und Lac d'Annecy. Zool. Anz. Bd. VI.
- 1885. Faunistische Studien in 18 österreichischen Süßwasserbecken. Sitzungsber. Ak. Wiss. math. naturw. Cl. Wien H. 91.
- 1886. Vorläufige Notizen über die horizontale und vertikale geographische Verbreitung der pelagischen Fauna der Süßwasserbecken. Zool. Anz. Bd. IX.
- 1887. Studien über die Fauna hochalpiner Seen, insbesondere des Kantons Graubünden. Jahresb. Naturf. Ges. Graubündens 1885—86.
- 1901. Wassermolluskfauna der Schweiz, insbesondere der Seen. Biol. Centralbl. Bd. XXI.
- JENSEN, S. 1904. Biologiske og systematiske Undersøgelser over Ferskvands-Ostracoder. Vid. Meddel. naturh. Forening. København 1904.
- JÄGERSKIÖLD, L. A. 1908. Ein neuer Nematode, Dorylaimus crassoides, aus dem Thunersee in der Schweiz. Zool. Anz. Bd. XXXIII.
- KAUFMANN, A. 1896. Die schweizerischen Cytheriden und ihre nächsten Verwandten. Rev. Suisse Zool. Bd. IV.
- 1900. Cypriden und Darwinuliden der Schweiz. Ibid. Bd. VIII.
- KELLER, J. 1895. Turbellarien der Umgebung von Zürich. Rev. Suisse Zool. Bd. III.
- KLAUSENER, C. 1908. Jahreszyklus der Fauna eines hochgelegenen Alpensees. Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. Bd. I.
- LAROCHE, R. 1906. Die Copepoden der Umgebung von Bern. Inaugural-Dissertation. Basel. 1906.
- LAUTERBORN, R. 1905. Bericht über die Ergebnisse der biologischen Untersuchung des Rheins. Arb. K. Gesundheitsamt, Berlin. Bd. XXII.
- und WOLF, E. 1909. Cystenbildung bei Canthocamptus microstaphylinus. Zool. Anz. Bd. XXXIV.
- LE ROUX, M. 1907. Recherches biologiques sur le lac d'Annecy. Ann. Biol. Lac. T. II.
- LIENENKLAUS, E. 1905. Die Ostracoden des Mainzer Tertiärbeckens. Ber. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1905.
- LILLJEBORG, W. 1862. Beskrifning öfver två arter Crustaceer af ordningarna Ostracoda och Copepoda. Öfvers. K. Sv. Vet. Akad. Förhandl. Stockholm. Bd. XIX.
- 1883. Collection of chiefly freshwater Crustacea from Sweden. Great intern. Fish. Exhib. London 1883. Sweden Special Catalogue, Division 50.

- LILLJEBORG, W. 1900. Cladocera Sueciae. Nova Acta Reg. Soc. Sc. Ups. Ser. III.  
 — 1900 a. Entomostraceen während der schwed. wissenschaftl. Exped. d. J. 1868, 1898 und 1899 auf d. Bäreninsel eingesammelt. Bihang K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. XXVI.  
 — 1901. Synopsis specierum huc usque in Suecia observatarum generis Cyclopis. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Stockholm. Bd. XXXV. No. 4.  
 — 1902. Synopsis specierum huc usque in aquis dulcibus Sueciae observatarum familiae Harpacticidarum. Ibid. Bd. XXXVI. No. 1.
- v. LINSTOW, O. 1899. Das Genus Mermis. Arch. mikr. Anat. Bd. 53.
- LUTHER, A. 1902. Planktologiska och hydrofaunistiska studier i Lojo sjö under sommaren 1901. (Reisebericht.) Medd. Soc. Fauna et Flora Fenn. H. 28.
- DE MAN, J. J. 1884. Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Leiden.
- MARTIN, C. B. 1907. Notes on some Turbellaria from scottish Lochs. Proc. R. Soc. Edinburg. Vol. XXVIII. p. 1.
- MASI, L. 1905. Nota sugli Ostracodi viventi nei dintorni di Roma ed osservazioni sulla classificazione delle Cypridae. Boll. Soc. Zool. Ital. Ser. 2. Vol. VI.
- MICHAELSEN, W. 1900. Oligochaeta. Das Tierreich. 10. Lief.  
 — 1903. Neue Oligochaeten und neue Fundorte altbekannter. Mitt. Nat. Mus. Hamburg Jg. XIX (1901).  
 — 1903a. Oligochaeten. Hamburg. Elb-Unters. Ibid.
- MIDELBURG, A. 1908. Zur Kenntnis der Monocelididae. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXXVIII.
- MRAZEK, AL. 1901. Süßwasser-Copepoden. Hamburger Magalhaensische Sammelreise. (Sonderabdruck.)
- MÜLLER, G. W. 1894. Die Ostracoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 21. Monogr.  
 — 1900. Deutschlands Süßwasser-Ostracoden. Zoologica. Heft 30.
- MÜLLER, P. E. 1867. Danmarks Cladocera. Naturhist. Tidsskrift. 3 R., Bd. 5.
- MUNTHE, H. 1910. Studier öfver Gottlands senkvartära historia. Sveriges Geolog. Undersökn. Ser. C. a. No. 4.
- MURRAY, J. 1906. The Rhizopods and Heliozoa of Loch Ness. Proc. R. Soc. Edinb. Vol. 25. T. 2.
- NORDQVIST, O. 1886. Bidrag till kännedomen om Crustacéfaunan i några af mellersta Finlands sjöar. Acta societ. Fauna et Flora fenn. T. III. No. 2.  
 — 1887. Bidrag till kännedomen om Ladoga sjös crustacéfauna. Meddel. Soc. pro Fauna et Flora fenn. T. XIV.  
 — 1888. Über Moina bathycola (Vernet) und über die größten Tiefen, in welchen Cladoceren gefunden wurden. Zool. Anz. Bd. XI.
- ODHNER, N. 1908. Die Mollusken der Lappländischen Hochgebirge. Naturwiss. Unters. d. Sarekgebirges in schwedisch-Lappland, gel. v. Dr. A. Hamberg. Bd. IV. (Zoologie) Lief. 2.
- PEARSE, A. S. 1905. Contributions to the Copepod Fauna of Nebraska and other States. Stud. Zool. Lab. Univ. Nebraska. No. 65.
- PENARD, E. 1899. Les Rhizopodes de la faune profonde dans le lac Léman. Rev. Suisse Zool. T. VII.  
 — 1902. Faune rhizopodique du Bassin du Léman. Genève.  
 — 1905. Les Sarcodinés des grands Lacs. Genève.

- FIGUET, E. 1906. Oligochètes de la Suisse française. Rev. Suisse zool. T. XIV.  
 — 1906a. Observations sur les Naïdées et révision systématique de quelques espèces de cette famille. Ibid.
- DU PLESSIS, G. 1874. Turbellariés limicoles. § XVI in FOREL 1874 (Bull. Soc. Vaud. Vol. XIII).  
 — 1876. Seconde note sur le Vortex Lemani. Notice sur un nouveau Mésostome, Mesostomum Morgiense §§ XXXVII und XXXVIII in FOREL 1876 (Bull. soc. Vaud. Vol. XIV).  
 — 1879. Sur quelques nouveaux Turbellariés de la faune profonde. § XLV in FOREL 1879. (Bull. soc. Vaud. Vol. XVI).  
 — 1884. Rhabdocèles de la faune profonde du lac Léman. Arch. Zool. expér. et gén. 2. Sér. T. II.  
 — 1885. Essai sur la faune profonde des lacs de la Suisse. Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturwiss. Bd. XXIX.  
 — 1886. Etude sur les Monotides d'eau douce considérés comme les survivants d'une ancienne faune marine. Bull. Soc. Vaud. Science nat. Vol. XXI.  
 — 1895. Notice sur un représentant lacustre du genre Macrorhynchus GRAFF. Zool. Anz. Bd. XVIII.  
 — 1895a. Note sur l'importation des Némertiens dans les eaux douces. Ibid.  
 — 1897. Turbellariés des cantons de Vaud et de Genève. Rev. Suisse Zool. Vol. V.
- PLOTNIKOW, W. 1905. Zur Kenntnis der Süßwasser-Würmer-Fauna der Umgebung von Bologoje. (Russisch mit deutschem Auszug.) Arb. der Süßwasserbiol. Station d. kais. St. Petersburger Ges. d. Naturf. T. II.
- RANDOLPH, H. 1892. Beitrag zur Kenntnis der Tubificiden. Jen. Zeitschr. Bd. XXVII.
- RICHARD, J. 1888. Note sur Moina bathycola Vernet. Zool. Anz. Bd. XI.  
 — 1895. Cladocères et Copépodes recueillis par M. Kavraisky pres de Tiflis et dans le lac Goktska. Bull. Soc. Zool. de France. T. XX.  
 — 1898. Sur la faune des eaux douces explorées en 1898 pendant la campagne du yacht Princesse-Alice. Mém. Soc. Zool. France. T. XI.
- SAMTER, M. 1905. Die geographische Verbreitung von Mysis relicta, Pallasella quadrispinosa, Pontoporeia affinis in Deutschland als Erklärungsversuch ihrer Herkunft. Anhang z. d. Abh. K. Preuß. Ak. Wiss. v. J. 1905.
- SAMTER, M. und WELTNER, W. 1904. Biologische Eigentümlichkeiten der Mysis relicta, Pallasella quadrispinosa und Pontoporeia affinis, erklärt aus ihrer eiszeitlichen Entstehung. Zool. Anz. Bd. XXVII.
- SARS, G. O. 1862. Oversigt av de indenlandske Ferskvandscopepoder. Forh. Vid. Selsk. Christiania. 1862.  
 — 1863. Beretning om en i Sommeren 1862 foretagen zoologisk Reise i Christianias og Trondhjems Stifter. Nyt. Mag. f. Naturvid. Bd. 12.  
 — 1867. Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. I. Livr. Les Malacostracés. Christiania 1867.  
 — 1887. Nye Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Invertebratfauna. IV Ostracoda mediterranea. Arch. f. Mathem. og Naturvidensk. (Sonderabdruck.)  
 — 1890. Oversigt af Norges Crustaceer. II. Vid. Selsk. Forhandl. Christiania. 1890.  
 — 1898. The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana Expedition. Ann. Mus. Zool. St. Petersburg 1898.

- SARS, G. O. 1903. On the Crustacean Fauna of Central Asia. Part. III. Copepoda and Ostracoda. Ann. Mus. Zool. St. Petersburg. T. VIII.
- SCHAUSS, R. 1908. Beitrag zur Kenntnis der freilebenden Copepoden und Cladoceren der Umgegend von Bonn. Ver. Natur. Ver. preuß. Rheinlande u. Westphalens. Jahrg. 64.
- SCHEFFELT, E. 1908. Die Copepoden und Cladoceren des südlichen Schwarzwaldes. Arch. Hydrobiol. Planktonk. Bd. IV.
- SCHMEIL, O. 1892. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. T. I. Cyclopidae, Bibl. Zool. H. II.
- SCHNEIDER, G. 1908. Der Obersee bei Reval. Arch. Biontol. Bd. II.
- SCHNEIDER, J. 1905. Untersuchungen über die Tiefseefauna des Bieler Sees mit besonderer Berücksichtigung der Biologie der Dipterenlarven der Grundfauna. Bern (Diss.).
- SCHORLER, B. und THALLWITZ, J. 1906. Pflanzen und Tierwelt des Moritzburger Großteiches bei Dresden. Ann. Biol. lac. T. I.
- SCOURFIELD, D. J. 1897. The Entomostraca of Epping forest, with some general remarks on the group. The Essex Naturalist. Vol. X.
- 1897a. Verzeichnis der Entomostraken von Plön. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. T. V.
- 1908. The biological Work of the scottish Lake Survey. Intern. Rev. Hydrob. Hydrogr. Bd. I.
- SHARPE, R. W. 1897. Contribution to a Knowledge of the North American Freshwater Ostracoda included in the Families Cytheridae and Cyprididae. Bull. Ill. St. Lab. Nat. hist. Vol. IV.
- SIEBER, 1905. Fossile Süßwasser-Ostrakoden aus Württemberg. Jahresh. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg. Jg. 61.
- STEBBING, P. R. R. 1905. Amphipoda. Das Tierreich. 22. Lief.
- STEINMANN, P. 1907. Die Tierwelt der Gebirgsbäche. Ann. Biol. lac. T. II.
- 1909. Untersuchungen an neuen Tricladen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XCIII.
- 1909a. Eine Netzdredge für Tiefenfänge. Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. II.
- STINGELIN, T. 1895. Die Cladoceren der Umgebung von Basel. Rev. Suisse Zool. T. III.
- 1906. Neue Beiträge zur Kenntnis der Cladocerenfauna der Schweiz. Ibid. T. XIV.
- SURBECK, G. 1899. Die Molluskenfauna des Vierwaldstättersees. Rev. Suisse Zool. T. VI.
- SUTER-NAEF, H. 1880. Notizen über die Tiefsee-Molluskenfauna einiger schweizerischer Seen. Zool. Anz. Bd. III.
- THIÉBAUD, M. 1908. Les Entomostracés du Canton de Neuchâtel. Ann. Biol. lac. T. III.
- THIÉBAUD, M. et FAVRE, J. 1906. Contribution a l'étude de la Faune des Eaux du Jura. Ann. Biol. lac. T. I.
- THIENEMANN, A. 1908. Das Vorkommen echter Höhlen- und Grundwassertiere in oberirdischen Gewässern. Arch. Hydrobiol. u. Planktonk. Bd. IV.
- 1908a. Über die Bestimmung der Chironomidenlarven und -puppen. Zool. Anz. Bd. XXXIII.
- TRYBOM, F. 1895. Sjöarna Noen och Hvalen i Jönköpings län. Meddel. fr. Kongl. Landtbruksstyrelsen Nr. 8 f. 1895 (Nr. 26).
- 1899. Sjön Nömmen i Jönköpings län. Meddel. fr. Kongl. Landtbruksstyrelsen Nr. 2 f. 1899 (Nr. 50).

- VAVRA, W. 1906. Ostracoden von Sumatra, Java, Siam, den Sandwich-Inseln und Japan. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XXIII.
- VEJDOVSKY, F. 1884. System und Morphologie der Oligochaeten. Prag.
- VERNET, H. 1874. Entomostracés. § XIV in FOREL 1874 (Bull. soc. Vaud. Vol. XIII).
- 1878. Acanthopus, un nouveau genre d'Ostracodes. § XLI in FOREL 1878 (Bull. soc. Vaud. Vol. XV).
- 1878a. Entomostracés de la faune profonde du lac Léman et description de la Moina bathycola n. sp. § XLII in FOREL 1878 (Ibid.).
- VOLZ, W. 1901. Contribution à l'étude de la faune turbellarienne de la Suisse. Rev. Suisse Zool. T. IX.
- WALTER, C. 1907. Die Hydracarinen der Schweiz. Rev. Suisse Zool. Vol. XV.
- 1908. Neue Hydracarinen. Arch. Hydrobiol. Planktonkunde. Bd. IV.
- 1908a. Einige allgemein-biologische Bemerkungen über Hydracarinen. Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. I.
- WELTNER, W. 1905. Über den Tiefenschlamm, das Seeerz und über Kalkstein-aushöhlungen im Madüsee. Arch. Naturg. Jg. 71.
- WESENBERG-LUND, C. 1903. Sur l'existence d'une faune relicte dans le lac de Furesö. Övers. K. danske Vidensk. selsk. Forh. 1902. No. 6.
- 1904. Studier over de danske Søers Plankton. (Plankton Investigations of the danish Lakes.) Specielle Del. Kjöbenhavn 1904.
- 1905. A Comparative Study of the Lakes of Scotland and Denmark. Proc. R. Soc. Edinbourg. Vol. XXV.
- 1908. Plankton Investigations of the danish Lakes. General Part. Kjöbenhavn 1908.
- 1910. Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons, nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Int. Rev. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. III. Biol. Suppl.-Heft 7.
- WESTERLUND, C. A. (1885—)1890. Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. Lund.
- 1890a. Katalog der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. Karlshamn. 1890.
- WILLIAMSON, Wm. 1907. Hydrachnidae collected by the Lake Survey. Proc. R. Soc. Edinb. Vol. XXVII.
- ZACHARIAS, O. 1884. Über einen Monotus des süßen Wassers. Zool. Anz. Bd. VII.
- 1885. Studien über die Fauna des Großen und Kleinen Teiches im Riesengebirge. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLI.
- 1885a. Ergebnisse einer zoologischen Untersuchung der beiden Koppenteiche. Separatabdruck aus: „Das Riesengebirge in Wort und Bild,“ Organ des Österreichischen Riesengebirgsvereines. Hohenelbe 1885.
- 1891. Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig 1891. Bd. II.
- 1893. Faunistische und biologische Beobachtungen am Gr. Plöner See. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. Bd. I.
- ZSCHOKKE, F. 1894. Die Tierwelt der Juraseen. Rev. suisse Zool. T. II.
- 1900. Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturwiss. Bd. XXXVII.
- 1905. Die Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees. Verh. schweiz. Naturf. Ges. Luzern 1905.

- ZSCHOKKE, F. 1906. Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstätter Sees.  
Arch. Hydrobiol. Planktonk. Bd. II.
- 1908. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit.  
Verh. Deutsch. Zool. Ges. 18. Jahresvers. Stuttgart 1908.
- 1908a. Die Resultate der zoologischen Erforschung hochalpiner Wasser-  
becken seit dem Jahre 1900. Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie.  
Bd. I.
- 1908b. Beziehungen zwischen der Tiefenfauna subalpiner Seen und der  
Tierwelt von Kleingewässern des Hochgebirges. Ibid.
- 1910. Die Tiefenfauna hochalpiner Wasserbecken. Verh. Naturf.-Ges.  
Basel Bd. XXI.
- ZYKOFF, W. 1900. Beitrag zur Turbellarienfauna Rußlands. Zool. Anz.  
Bd. XXIII.