

# Veränderungen von Nachkommenziffer und Nachkommengröße sowie der Altersverteilung von Inseleidechsen

Von GUSTAV KRAMER

Aus der Zoologischen Station Neapel  
und dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg

*Herrn Prof. Dr. Max Hartmann zum 70. Geburtstag am 9. Juli 1946 gewidmet*

(Z. Naturforschg. 1, 700—710 [1946]; eingegangen am 2. Okt. 1946)

Frischgeschlüpfte Inseleidechsen sind relativ (und meist auch absolut) größer als die Jungen der Festlandpopulationen, von denen die Inseltiere abgeleitet werden müssen. Dafür ist die jährliche Nachkommenzahl der Festlandtiere wesentlich höher als die der Inseleidechsen. An Hand der Größenverteilung und mittels einer kombinierten Methode der Altersschätzung an erwachsenen Eidechsen wird nachgewiesen, daß die Altersverteilung bei Inseleidechsen wesentlich zugunsten höherer Altersstufen verschoben ist. Die gemeinsame Ursache für alle in dieser Untersuchung nachgewiesenen Verschiedenheiten wird erklärt, 1. durch Ausschluß der fressenden Feinde aus der Bilanz der Art-erhaltung der Inseleidechsen; 2. durch Verschärfung der Daseinsbedingungen im Sommer, wodurch auch der Kannibalismus als spezieller Faktor in Wirkung gesetzt wird. Die letzte Gruppe von Faktoren begünstigt die Zunahme der Jungengröße; der erste Umstand läßt eine in diesem Sinne fortschreitende Umwandlung, die nur auf Kosten der Zahl der Nachkommen zu erreichen ist, zu; denn die Nachkommenziffer hat nach Wegfall der Feinde an arterhaltender Bedeutung eingebüßt.

Objekt unserer Untersuchungen sind Mauer-eidechsen des Mittelmeergebietes. Folgende Umstände machen sie unter Wirbeltieren besonders geeignet zu populationsgenetischen Untersuchungen im weiten Sinne.

1. Ihre Variabilität. Die individuelle Variabilität ist auffallend und den Systematikern ebenso bekannt wie die (ursächlich mit ihr zusammenhängende) starke Neigung zur Bildung von Lokalrassen.

2. Ihr ubiquitäres Vorkommen und ihre verhältnismäßig große Siedlungsdichte. Der sammelnde Zoologe wird dadurch in die Lage versetzt, günstige Vergleichsglieder zu wählen und jedes Vergleichsglied durch eine den statistischen Erfordernissen genügende Anzahl von Einzeltieren darzustellen.

3. Ihr Vorkommen auch auf kleinsten Inseln. Die planvolle Ausbeutung des letzteren Umstandes ist besonders aussichtsreich. Dabei ist gleichgroßer Nutzen zu ziehen aus der Möglichkeit des Vergleichs mit den nächst benachbarten Festland-eidechsen wie aus der Nachbarschaft topografisch und klimatisch ähnlicher weiterer Eilande.

Anfängliche Klärungen in der Einordnung unterscheidender Merkmale werden in solchen Lagen erreicht durch einfaches Vorgehen nach folgendem logischen Schema: a) Gleichen sich die untersuchten Inselpopulationen in bezug auf ein Merkmal, in dem sie sich von den Festlandstieren unterscheiden, so ist anzunehmen, daß eine spezifische, den betreffenden Inseln gemeinsame Eigenschaft des Milieus die Ursache zum Erwerb dieses Merkmals ist; b) verhalten sich die verglichenen Populationen hinsichtlich eines Merkmals verschieden, so ist zunächst zu vermuten, daß die eingeschlagenen Differenzierungswege milieuunabhängig sind.

Diesem groben Programm einer Phänanalyse von Inselrassen liegt die Voraussetzung einer *relativen Konstanz* der Festlandsstammpopulation zugrunde, die folgendermaßen zu rechtfertigen ist: Da sämtliche geprüfte Inseln nacheiszeitliches Abtrennungsalter haben (siehe S. 709), so darf unterstellt werden, daß in der Stammpopulation seit dem Abtrennungsdatum keine wesentlichen, etwa tektonisch verursachten Verschiebungen stattgefunden haben. Mit einer klimatischen Ver-



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

änderung seit jener Zeit ist natürlich zu rechnen, aber sie betrifft sowohl das Festland wie die nahebei liegenden Inselsplitter, während letztere allein zusätzlich von den mit der Isolierung im umgebenden Wasser verbundenen mikroklimatischen Besonderheiten betroffen werden. Schließlich ist in der großen Kopfzahl und der ausgedehnten Siedlungsfläche der Stammpopulation oder wenigstens in ihrem Kontakt mit benachbarten Kleinpopulationen (falls eine Gliederung in relativ abgekapselte Kreuzungsgemeinschaften vorliegen sollte) ein Moment der Trägheit gegeben, das zufallsbedingte Wandlungen einschränkt.

#### A) Verringerung der Anzahl und Zunahme der Größe der Nachkommen

Ich behandle im folgenden Abschnitt eine Eigentümlichkeit im Fortpflanzungsverhalten, die bei allen bisher daraufhin geprüften Inseleidechsen aufgefunden wurde. Entsprechend unserem programmatischen Schema (S. 700) handelt es sich also vermutlich um eine Eigenschaft von Anpassungswert an die Besonderheiten des Insellebens.

#### Die Eizahl pro Gelege

Wie bereits früher mitgeteilt<sup>1</sup>, legen die südlichen Mauereidechsen mehrmals, nämlich im Normalfall 5-mal jährlich Eier ab. Die Eizahl pro Gelege nimmt im allgemeinen gegen Mitte der Ablacesaison zu, später wieder etwas ab. Ferner ist die Eizahl von der Größe des Mutterweibchens abhängig: sie ist bei noch unausgewachsenen Tieren geringer.

In Tab. 1 ist eine Aufstellung der Durchschnittswerte für sämtliche beobachteten Eizahlen von Gelegen reinrassiger (und gleichrassig begatteter) süditalienischer Mutterweibchen gegeben; Tab. 2 zeigt das gleiche für istrianische Eidechsen.

Eine deutliche Verringerung der insularen Eizahlen ist zu erkennen. Die algebraische Bearbeitung (nach der Methode der Varianzanalyse) zeigt, daß Zufälligkeiten beim Zustandekommen dieses Ergebnisses ausgeschlossen sind. Die Feststellung der allgemeinen Verringerung der Eizahlen von Inseleidechsen gilt a fortiori, wenn man berücksichtigt, daß die Beschaffung wirklich erwachsener Tiere auf dem Festland schwieriger ist als auf Inseln.

<sup>1</sup> G. Kramer, Senckenbergiana 20 [1938].

Als Höchstes für Inselgelege beobachtete ich 2-mal die Zahl 5 (äußerer Faraglione und Monacone). Beide Gelege entwickelten sich nicht, was vielleicht kein Zufall ist. Im allgemeinen kann man sagen, daß Inseleidechsen 2 bis 4, Festlands-eidechsen 4 bis 7 Eier legen.

	Population	Mittlere Eizahl pro Gelege	Anzahl der beob. Gelege
Festland	Campi Flegrei	4,8	5
	Pompeji	5,5	4
	Lucanisches Hochland	5,0	4
Galli-Eilande	Gallo Maggiore	2,7	6
	Castelluccio	3,1	7
	Tonda	2,3	6
Faragl.-Klippen	Äußerer Faraglione	3,2	17
	Mittlerer Faraglione	3,3	7
	Monacone	4,0	3

Tab. 1. Eizahlen pro Gelege von süditalienischen Festlands- und Inseleidechsen.

Population	Mittlere Eizahl pro Gelege	Anzahl der beob. Gelege
Festland Rovigno	5,5	4
Eiland Bagnole	3,0	3
Eiland Piroso Grande	3,0	5

Tab. 2. Eizahlen pro Gelege istrianischer Festlands- und Inseleidechsen.

Es muß noch erwähnt werden, daß fast alle Gelege, die hier verwertet werden, in Gefangenschaft erzeugt wurden, zum Teil von länger gehaltenen oder sogar gezüchteten Tieren. Die Unabhängigkeit von der unmittelbaren Einwirkung des Inselmilieus wird aus den unten mitgeteilten Kreuzungsergebnissen weiterhin hervorgehen.

#### Die Größe der Jungen

Die erste Inseleidechse, die in meinen Neapeler Zuchtbältern Eier ablegte, war ein Weibchen vom Äußeren Faraglione. Der vor der Eiablage mächtig aufgeblähte Leib ließ mich nach Erfahrungen an Festlandstieren eine große Eizahl erwarten. Sie betrug aber nur 3, jedoch wog jedes Ei 2 Festlandseier auf. Diese erste Feststellung veranlaßte mich, Eizahl und Jungengröße auf

breiterer Grundlage zu prüfen, wobei ich auch auf einige der mir von früher bekannten istriani-schen Populationen zurückgriff.

Inseleier sind nicht nur größer als Festland-eier, sondern auch von anderer Form. Während letztere etwa die Proportionen eines Hühnereis aufweisen und mit Annäherung an den Schlüpf-termin der Kugelform zustreben, sind Inseleier kurz nach der Ablage walzenförmig. Bei der mit der Entwicklung verknüpften Volumzunahme (durch Wasseraufnahme) kommen sie der „Ei“-Form näher.

Der Wassergehalt des Eis scheint Schwankun-gen unterworfen zu sein, wie sich aus der beträchtlichen Variabilität des Gewichtsverhältnisses Frischei : Schlüpfjunges ergibt. Da das Gewicht des Schlüpfjungen die reproduktive Leistung des mütterlichen Organismus besser wiedergibt als das Eigewicht, wurde im Rahmen dieser Unter-suchung von Eigewichten abgesehen.

Tab. 3 gibt die Aufstellung der durchschnittlichen Jungengewichte für die süditalienischen Populationen, in Tab. 4 findet man die entsprechen-den Angaben für die istrianischen Populationen.

Während schon aus den absoluten Werten von Tab. 3 hervorgeht, daß die Inseljungen größer sind als die Festlandjungen, zeigt sich bei Musterung der istriani-schen Zahlen (Tab. 4) Gleichheit der Jungengewichte von Festland und Piroso. Die Piroso-Rasse ist aber zwergwüchsiger. Läßt man bei allen geprüften Populationen die Höchstge-

Population	Mittl. Jungen- gew. in mg	$\sigma^2$ - Höchst- gew. in g	Jungen- gew. in % $\sigma^2$ - Höchst- gew.	n*
Fest- land	Punta S. Elia	473	12,9	3,7 13
	Campi Flegrei	470	12,9**)	3,6 26
Galli- Eilande	Gallo Maggiore	717	14,5	4,9 10
	Castelluccio	688	13,3	5,2 17
	Tonda	636	10,8	5,9 18
Faragl.- Klippen	Äuß. Faragl.	805	16	5,0 31
	Mittl. Faragl.	742	12,8	5,8 13
	Monacone	597	10,2	5,9 7

\* n = Anzahl der verarbeiteten Stücke.

\*\*) Kann Pta. S. Elia gleichgesetzt werden.

Tab. 3. Vergleich der absoluten und relativen Jungen-gewichte für süditalienische Festlands- und Insel-populationen.

Population	Mittl. Jungen- gew. in mg	$\sigma^2$ - Höchst- gew. in g	Jungen- gew. in % $\sigma^2$ - Höchst- gew.	n
Festland Rovigno	581	13,8	4,2	13
Eiland Bagnole	677	10,1	6,7	7
Eiland Piroso	583	8,6	6,8	14

Tab. 4. Vergleich der Jungengewichte für istrianische Populationen.

wichte der erwachsenen Männchen in den Ver-gleich mit eingehen, so wird die Erhöhung der Jungengewichte auch bei der Piroso-Population offenbar. Die Musterung der 3. Kolonne von Tab. 3 und 4 zeigt eine ziemlich gleichmäßige Steigerung der relativen Gewichte der Inseljungen, vergli-chen mit der jeweiligen Festland-Stammpopula-tion.

#### Kreuzungsergebnisse

Eizahl und Jungengröße werden, wie zu erwar-ten, ausschließlich vom *mütterlichen* Organismus determiniert. Ein von einem Festland-♂ begattetes Insel-♀ legt also wenige, aber große Eier, wie die Daten von Tab. 5 zeigen.

Mutter	Vater	Eizahl pro Gelege	Mittl. Jungengew.
Äußerer Faraglione ♀ A	Festland (Campi Flegrei)	3 2 3	867 800 750
Äuß. Faragl. ♀ B	Festland (Campi Flegri.)	4	762
Äuß. Faragl. ♀ C	Festland (Campi Flegri.)	3	900
Mittelwerte:		3,0	806

Tab. 5. Eizahlen und Jungengewichte für Kreuzungen. Äuß. Faraglione-♀ × Festland-♂.

Der Beleg für den umgekehrten Fall ist in Tab. 6 gegeben.

Mutter	Vater	Eizahl pro Gelege	Mittl. Jungengew.
Festland (Campi Flegrei)	Äußerer Faraglione	7	479

Tab. 6. Eizahl und Jungengewicht für eine Kreuzung Festland-♀ × Äuß. Faraglione-♂.

Ergebnisse von 2 ♀♀ aus Pompeji unterstützen den aus Tab. 6 zu ersehenden Tatbestand; ich führe sie nicht im einzelnen an, da sie ohne genügende Fundierung durch gleichrassig befruchtete Gelege dastehen.

Läßt man  $F_1$ -Bastarde aus Festland- und Faraglione-Eidechsen Geschwisterpaarung eingehen und wieder ablegen, so erhält man für beide reziproke Kombinationen *intermediäre* Werte (siehe Tab. 7).

Eltern	Eizahl pro Gelege	Mittl. Jungengew. (mg)
Bastardgeschwister Campi Flegrei-♀ × Äuß. Faraglione-♂	4 4	625 nicht geschlüpft
Bastardgeschwister Äuß. Faraglione-♀ × Campi Flegrei-♂	3 4 4	610 nicht geschlüpft nicht geschlüpft
Bastardgeschwister Pompej-♀ × Äuß. Faraglione-♂	4 3 4	keine Wägung

Tab. 7. Eizahl und Jungengewichte aus Geschwisterpaarungen von  $F_1$ -Bastarden (Festland × Äuß. Faraglione).

Der Mittelwert für die Eizahl aus den  $F_1$ -Kreuzungen ist 3,8, liegt somit näher beim Mittel der Faraglioni- als Festlandsgelege. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß es sich bei allen ♀♀ von Tab. 7 um 1-jährige Tiere handelt.

#### Beziehung zwischen Eigröße und Eizahl

Im allgemeinen gilt nicht nur für den Vergleich zwischen Insel- und Festlandtieren, sondern auch hinsichtlich der Korrelation innerhalb der individuellen Variabilität von Eizahl und Eigröße der Satz: Je mehr Eier eine Eidechse legt, desto kleiner sind sie. Diese Feststellung wird in Tab. 8 zunächst durch die Zusammenstellung von Gelegen einzelner Mutterweibchen belegt, die in der gleichen Saison hervorgebracht wurden. Zu vergleichen sind jeweils die Werte, die zu einem Weibchen gehören.

In Tab. 9 sind Mittelwerte von zusammengeworfenen Angaben für Gelege von Mutterweibchen des Äußeren und des Mittleren Faraglione gegeben. Die Zahlen vom äußeren Fels scheinen zu

Muttertier	Eizahl pro Gelege	Mittl. Gew. d. Einzeljungen (mg)	Gesamtgew. d. Jungen (g)
Festland -♀	4	505	2,02
	6	490	2,94
	7	388	2,72
Festland -♀	4	534	2,14
	5	492	2,46
	7	479	3,35
Faraglione -♀	3	910	2,73
	4	783	3,13

Tab. 8. Jungengewichte aus verschiedenen großen Gelegen dreier Weibchen.

Population	Eizahl pro Gelege	Mittl. Gew. d. Einzeljungen (mg)	Gesamtgewicht d. Schlüpfjungen (g)	Anzahl d. beob. Gelege
Äußerer Faraglione	2	818	1,64	4
	3	820	2,46	7
	4	702	2,81	2
Mittlerer Faraglione	3	785	2,35	3
	4	703	2,81	2

Tab. 9. Abhängigkeit der Jungengewichte von der Eizahl pro Gelege. Zusammenstellung von Durchschnittswerten für Äußeren und Mittleren Faraglione.

zeigen, daß vom Dreiergelege abwärts die Abhängigkeit Eizahl : Eigröße außer Kraft tritt. Von da ab scheinen Faktoren anderer Art die Eigröße zu begrenzen.

Beim Studium der in den Tab. 8 und 9 zusammengestellten Werte kann die Vermutung aufkommen, daß die Steigerung der Eigröße einfach als modifikatorische Konsequenz der verringerten Eizahl erreicht wird (oder umgekehrt), so daß für beide Erscheinungen die Abänderung von nur einem Determinationsmechanismus notwendig wäre. Wie weitgehend in der Tat die Jungengröße phänotypisch beeinflußbar ist, zeigt ein in meinen Zuchten aufgetretener Zwerg vom Mittleren Faraglione. Aus dem ursprünglich normal großen Ei schlüpfte nach normaler Entwicklungsdauer ein Jungtier von 260 mg (gegenüber 742 mg Durchschnitt), während ein großer Teil des Dotters — wohl infolge zufälliger Denaturierung durch Hitze oder dgl. — sich seiner Funktion entzogen hatte und als verhärtete Masse übrigblieb. Das

Tier war voll lebensfähig, ertrank aber in einem zu großen Trinkgefäß und gab dadurch keine Gelegenheit zur endgültigen Nachprüfung der phänotypischen Bedingtheit seiner zwerghaften Anfangsgröße.

Andererseits ist im Fall der einheitlichen Steuerung von Eizahl und Eigröße die Forderung zu erheben, daß die relative Eigröße für Insel und Festland dort gleich sein muß, wo Gleichheit der Gelegezahl vorliegt. Da die Vierzahl des Geleges als niedriger Grenzwert für Festland und hoher Grenzwert für Insel vorkommt, konnte in Tab. 10 eine Zusammenstellung zur Nachprüfung der erhobenen Forderung gegeben werden.

Population	Eizahl pro Gelege	Mittl. Jungengew. (mg)	$\sigma$ -Höchstgew. (g)	Jungengew. in % $\sigma$ -Höchstgew.	n
Festland (S. Elia)	4	526	12,9	4,1	3
Äuß. Faraglione	4	723	16,0	4,5	2
Mittl. Faraglione	4	703	12,8	5,5	3

Tab. 10. Jungengewichte für Festland- und Inselgelege gleicher Eizahl (nämlich 4).

Man erkennt, daß die Gewichtszahlen für Inseln und Festland, verglichen mit den Gesamtdurchschnittszahlen (Tab. 3) zwar zusammenrücken; jedoch genügen die noch vorhandenen Unterschiede, um eine unabhängige Determination von Eizahl und Jungengröße nachzuweisen. Modifikatorisch besteht jedoch eine negative Korrelation.

#### Die Kopf-Rumpf-Länge als Maß der Jungengröße

Führt man die gleichen Vergleiche, die oben auf Grund von Gewichten gezogen wurden, an der Kopf+Rumpf-Länge der gleichen Gruppen durch, so bleibt das Ergebnis grundsätzlich unverändert (Tab. 11, 12).

Die Tatsache, daß in den Tab. 11 und 12 einige geringfügige Verschiebungen gegenüber der Zusammenstellung der Jungengewichte (Tab. 2 u. 3) festzustellen sind, bedeutet, daß die Körperfestgestalt (Plumpheit, Schlankheit) der verglichenen Populationen nicht ganz einheitlich ist. Man kann dies durch Errechnung des Index (Kopf + Rumpf-Länge)<sup>3</sup> zu Gewicht eigens herausstellen, doch würde dies den Rahmen der hier gestellten Fragen

Population	Mittl. K. + R.-Länge d. erw. $\sigma$ (mm)	K. + R.-Länge d. erw. $\sigma$ (mm)	Jungengröße in % d. Erw.-Maßes	n
Festland { Punta S. Elia Campi Flegrei	28,5 28,6	80,2 80,2*	35,5 35,7	14 4
Galli- Eilande { Gallo Maggiore Castelluccio Tonda	31,2 31,4 30,8	83,4 81,0 75,5	37,5 38,8 40,8	15 18 21
Faragl.- Klippen { Äuß. Faragl. Mittl. Faragl. Monacone	32,8 32,3	86,0 80,0	38,1 40,4	22 13
			(keine Messungen an Jungtieren)	

\* Wird Pta. S. Elia gleichgesetzt.

Tab. 11. Vergleich der absoluten und relativen Kopf+Rumpf-Längen süditalienischer Insel- und Festlandseidechsen.

Population	Mittl. K. + R.-Länge der Jungen	K. + R.-Länge d. erw. $\sigma$ (mm)	Jungengröße in % d. Erw.-Maßes	n
Festland Rovigno	29,9	82,0	36,5	18
Eiland Bagnole	32,1	74,0	43,4	7
Eiland Pirosi	30,7	70,0	43,9	14

Tab. 12. Vergleich der absoluten und relativen Kopf+Rumpf-Längen frischgeschlüpfter istrianischer Festland- und Inseleidechsen.

überschreiten. Es sollte hier nur nachgeprüft werden, ob nicht der Vergleich von Gewichten zu Trugschlüssen führt. Es hat sich gezeigt, daß der Vergleich eines Längenmaßes zu einem gleichsinnigen Ergebnis führt. Selbstverständlich sind die Längendifferenzen unscheinbarer als die Gewichtsdifferenzen, da die Gewichte ja mit der 3. Potenz eines Längenmaßes ansteigen.

#### Die jährliche Gelege- und Eizahl

Die Normalzahl der jährlich hervorgebrachten Gelege ist für *Lacerta serpa* 5. Einjährige Tiere kommen nur auf 4 oder weniger, weil sie später beginnen.

Meine diesbezüglichen genaueren Erfahrungen an Inseltieren beschränken sich auf die Eidechsen des Äußeren Faraglione. Auch voll erwachsene Tiere dieser Population lieferten nie mehr als 3 Gelege, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß in der Natur teilweise 4 hervorgebracht werden.

Ein ♀ starb nach 3-maliger Ablage am 6.7., zu einer Zeit, da andere Stücke noch mit Legen fortfuhren. Die letzte beobachtete Ablage fand am 31.7. statt, während bei festländischen Eidechsen kein Termin nach dem 20.7. beobachtet wurde. Während die ersten Eiablagen süditalienischer Festlandtiere von Mitte April ab notiert wurden, fand die erste Ablage eines Faraglione-♀ am 18.5. statt. Der gewöhnliche Beginn des Ablegens für Angehörige des äußeren und des mittleren Faraglione fällt dagegen erst auf Mitte Juni.

Es ist wahrscheinlich, daß diese erhebliche Verzögerung im Beginn der Fortpflanzungstätigkeit der Faraglione-Eidechsen mit dem von Herter<sup>2</sup> konstatierten erhöhten Temperaturoptimum dieser Rasse zusammenhängt.

Die jährlich von einem ♀ hervorgebrachte Anzahl von Eiern ergibt sich aus dem Produkt der mittleren Eizahl pro Gelege (Campi Flegrei: 4,8; Äußerer Faraglione: 3,2) mit der jährlichen Gelegezahl, die mit 5 für Festland und 3,5 für den Äußeren Faraglione in ihrem gegenseitigen Verhältnis richtig wiedergegeben sein dürfte. Ein Festlandweibchen legt also etwa 24, ein Faraglioneweibchen etwa 11 Eier im Jahr.

#### *Die Gründe für die Veränderung der Nachkommenzahl und -größe*

Verringerung der Nachkommenzahl für sich allein kann nie positiven Selektionswert haben. Dagegen sind sehr wohl Bedingungen vorstellbar, unter denen die Nachkommenzahl *vergleichsweise* irrelevant wird. Man wird also von vornherein nach Faktoren suchen, welche eine Steigerung der Jungengröße bewirken, und gleichzeitig nach anderen, welche das Absinken der Nachkommenzahl zulassen.

Die Größenzunahme hat für das frisch in den Kampf ums Dasein tretende Individuum Vorzüge. Zwar sind Umstände vorstellbar, unter denen ein kleines Tier besser abschneiden würde als ein (*ceteris paribus*) größeres: Angebot sehr kleiner Futtertiere, Ausnutzung einer bestimmten Größenordnung von Schlupfwinkeln und dergleichen. Solche Erwägungen sind jedoch im Sinne der Art erhalten, d. h. für die Erreichung des fortpflanzungsfähigen Alters belanglos, solange das Stadium des größeren Tieres doch durchlaufen wer-

den muß. Die größtmäßige Annäherung von Ausgangs- und Endstufe des Wachstums bringt zweifellos nicht all die Vorteile ein, die im anderen Fall durch Reifung erworben werden (fortgeschrittenen Verknöcherung und Pigmentierung, Reifung zentralnervöser Funktionen und ähnliches), verschafft aber doch Feiungen, unter denen mir im Hinblick auf das Inselleben greifbar zu sein scheinen: 1. die größere Widerstandskraft bei Mangel an Futter und Wasser, 2. die Einschränkung der Gefahr des Gefressenwerdens durch Artgleiche.

Zu 1.: Die Zunahme des Calorienverbrauchs im Verhältnis der Oberfläche (nicht des Gewichts) habe ich selber<sup>3</sup> nachgewiesen. Die Wasseraufgabe dürfte sich plausiblerweise nicht anders verhalten. Im Inselmilieu wächst die Bedeutung dieses Umstandes entsprechend der viel rigoroseren Form, die Mangel von Nahrung und Feuchtigkeit annnehmen. Am Ende des trockenen Sommers 1942 boten die Eidechsen des Äußeren Faraglione ein Bild des Verfalls: sie waren abgemagert bis zum Muskelschwund (eckiges Hervortreten der Beckenknochen) und matt in ihren Abwehrreaktionen beim Ergriffenwerden. Ich verweise in diesem Zusammenhang auch auf die Freilandbeobachtungen Kammerers<sup>4</sup>, die in diesem Fall für den Kenner den Stempel der Wahrheit tragen.

Zu 2.: Ich habe zwar nie gesehen, wie Inseleidechsen Junge der eigenen Art verfolgten, schon weil es überhaupt schwer fällt, junge Inseltiere aufzufinden (siehe weiter unten). Wohl aber kann ich aus Erfahrungen bei meinen Zuchten sagen, daß auch bei Festlandtieren der Respekt vor dem kleineren Artgenossen bei stärkerer Belastung zusammenbricht. Bei ungenügender Fütterung werden Jungtiere der eigenen Art aufgefressen. Im festländischen Freileben dürfte es selten soweit kommen, denn Heuschrecken wenigstens gibt es immer. Im Inselleben wird dagegen alljährlich die Ernährungslage wochen- oder monatlang streng genug sein, um Kannibalismus eintreten zu lassen. Außerdem dürfte die auf Inseln meist größere Siedlungsdichte eine das gegenseitige Auffressen begünstigende Rolle spielen (vergl. auch wieder Kammerer<sup>4</sup>). Die etwaige Abnahme der Hemmung vor dem Fressen kleiner Artgleicher sowie die genauere Abhängigkeit dieser Hemmung von der Größe des Jungtieres wäre experimentell zu untersuchen. Man darf a priori annehmen, daß

<sup>2</sup> Z. vergl. Physiol. 28, 105 [1941].

<sup>3</sup> Z. vergl. Physiol. 20, 600 [1934].

<sup>4</sup> P. Kammerer, Der Artenwandel auf Inseln, Wien u. Leipzig 1926.

der Respekt vor dem Jungtier mit dessen Größerwerden wächst, schon allein mit Rücksicht darauf, daß eine frischgeschlüpfte Eidechse auch bei festländischen Größenverhältnissen ein überdurchschnittlich großer Bissen ist.

Im Vorausgegangenen wurden die Eigenheiten des Inselmilieus erörtert, von denen wir annehmen, daß sie einen „Selektionsdruck“ im Sinne einer Begünstigung der größeren frischgeschlüpften Jungtiere ausüben. Ebenso wichtig wie dieser aktive Druck ist die Nachgiebigkeit der Populationsstruktur in der vom Druck angestrebten Richtung, nämlich im Sinne einer Erniedrigung der Nachkommenziffer, ohne welche eine Erhöhung der Nachkommengröße offenbar nicht zu erreichen ist. Diese Nachgiebigkeit ist offenbar in dem Augenblick gegeben, wo die fressenden Feinde in der Bilanz der Arterhaltung gestrichen werden können. Es ist eine alte Erkenntnis, daß eine wesentliche Eigenheit des Inseldaseins eben im Wegfallen der die Art zehnenden Feinde ist.

Man kann überzeugt sein, daß prinzipiell die gleiche Konkurrenz beider Tendenzen — nämlich einerseits recht große, andererseits recht zahlreiche Nachkommen zu erzeugen — auch in der Festlandpopulation besteht. Nur ist ihr Kräfleverhältnis ein wesentlich anderes, so daß die resultierende Gleichgewichtslage, der die Entwicklung zustrebt, anders zu liegen kommt. Man kann das so ausdrücken, daß die optimale Anpassung ein Kompromißergebnis darstellt, mittels dessen sich die Fortpflanzungsgemeinschaft aus einer „Selektionsklemme“ windet, die durch gegensinnig wirkende Selektionsdrücke zustandekommt. Dies gilt sicherlich ganz allgemein, nicht nur für unsere Inseleidechen. — Die optimale Anpassung wird übrigens wohl niemals vollständig erreicht, da die Annäherung an diesen Zustand in späteren Phasen des Anpassungsvorgangs an diesen unmerklich langsam erfolgt und weil die Außenbedingungen nicht unbegrenzt stabil bleiben.

Das Wegfallen der Feinde — mit Ausnahme der eigenen Artgenossen — sei im Hinblick auf den besonderen Fall unserer Inseleidechen noch kurz besprochen. Es ist anzunehmen, daß Schlangen der Gattung *Zamenis* im Mittelmeerraum die Feinde erster Ordnung für die Eidechen darstellen. Sie sind häufig und jedem Reptilienkenner und -halter als gewandte und gefräßige Eidechsenjäger bekannt. Entsprechend den hier entwickelten Gedankengängen kommen sie auf wirklich kleinen Eilanden nicht vor. Unter den west-istrianischen Inseln, die ich besuchte, leben sie bezeichnenderweise auf Brioni Grande (sehr groß-

räumig) und auf S. Giorgio d'Orsera (großräumig und jungen Abtrennungsdatums), beides Inseln, deren Eidechen gegenüber den Festlandtieren keine erkennbare Veränderung aufweisen. Desgleichen sind die Eidechen der Insel Capri mit Ausnahme der zufallsbedingten Vermehrung des *Concolor*-Typus von den Festlandeidechen fast ununterschieden. Beim Vergleich mit den Faraglioniklippen können die Caprieidechen ohne weiteres als die nächststehende Festlandpopulation betrachtet werden, mit Bezug auf Jungenzahl und -größe sind sie aber nicht untersucht. Capri beherbergt eidechsenfressende Nattern. Unter den Capreser Burschen, die den Äußeren Faraglione gelegentlich zum Sammeln von Möveniern und Fangen von Eidechen ersteigen, geht die Legende von einer weißköpfigen Schlange, von deren Existenz ich aber bei meinen etwa zehn Besteigungen des Felsens keine Spuren gefunden habe. Eidechsenfressende Vögel dürften sehr wenig ins Gewicht fallen. Turmfalken sind schon allein nicht häufig genug, außerdem werden im Wahlfall kleine Warmblüter und Insekten von ihnen bevorzugt. Krähen und Kolkabben fressen Eidechen ausgesprochen ungern. Musteliden und Insectivoren, denen man Jagd auf Eidechen zutrauen möchte — obgleich m. W. nichts Genaues darüber bekannt ist —, sind wiederum aufs Festland beschränkt. Auf dem Äußeren Faraglione gibt es merkwürdigerweise Ratten, wie ich auf Grund von Skelett- und Fäzesfunden feststellen konnte. Ob sie die Eidechen gefährden, ist mir zwar unbekannt; man kann aber annehmen, daß es sich bei diesem Vorkommen um das Ergebnis einer in ergeschichtlich allerjüngster Zeit erfolgten Verschleppung handelt, das ohne Einfluß auf die Gestaltung der Population geblieben ist.

Alles in allem bestätigen wir die schon früher von Autoren ganz allgemein<sup>5</sup> und im besonderen Hinblick auf das Inselleben der Eidechen<sup>4,6</sup> gemachte Annahme, daß die Inseletiere ihrer Feinde ledig geworden sind. Die oben geforderte „Nachgiebigkeit“, welche der Erniedrigung der Nachkommenziffer Raum gibt, ist damit gegeben.

#### B) Die Verteilung der Altersklassen bei Insel- und Festlandpopulationen

##### Einteilung in 3 Größenklassen

Bei meinen Berührungen mit Inselepopulationen fiel mir regelmäßig die Seltenheit unausgewachsener Individuen auf. Bei den süditalienischen Klippen (3 Galli- und 3 Faraglioni-Klippen) war ich bestrebt, diesen Mangel, der mir mit Rücksicht auf das Studium relativen Wachstums unerwünscht war, durch bevorzugtes Fangen von

<sup>5</sup> R. Hesse, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, Jena 1924.

<sup>6</sup> R. Mertens, Zoologica 32, Heft 84 [1934].

Jungtieren auszugleichen. Dieser Ausgleich wurde jedoch nicht im entferntesten erzielt, wie die Musterung von Abb. 1 zeigt.

*Zustandekommen von Abb. 1:* Die Grenzmaße der mittleren Größenklasse (wodurch gleichzeitig die 1. und die 3. Klasse festgelegt sind) sind der Groß- oder Kleinwüchsigkeit der einzelnen Populationen angepaßt. Sie betragen für die ♂♂: Festland 52,5 bis 70 mm; Gallo Maggiore 55 bis 72,5; Castelluccio 55 bis 72,5; Tonda 55 bis 65; Äußerer Faraglione 55 bis 75; Mittl. Faraglione 55 bis 70; Monacone 52,5 bis 65 mm. Für die ♀♀ lauten die entsprechenden Zahlen in gleicher Reihenfolge: 52,5 bis 60; 55 bis 60; 55 bis 62,5\*; 55 bis 60; 55 bis 67,5; 55 bis 62,5; 52,5 bis 60 mm. Nach Einstufung der Vertreter (♂♂ und ♀♀ getrennt) jeder Population in die so festgelegten 3 Klassen wurden die 6 Inselpopulationen zusammengeworfen, so daß im Endergebnis die ♂♂ und ♀♀ der Festlandpopulation den ♂♂ und ♀♀ der vereinigten Inselpopulationen gegenübergestellt werden.

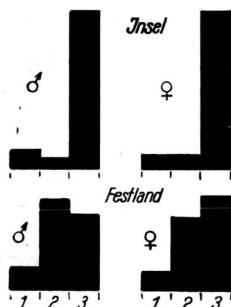


Abb. 1. Einstufung sämtlicher Festland- und Inseleidechsen (Männchen und Weibchen) in 3 Größenklassen. Jede Säule gibt die relative Klassenhäufigkeit an. Starkes Überwiegen der dritten (Erwachsenen-) Klasse bei Inseltieren.

Man erkennt in Abb. 1 das starke Überwiegen der 3. Klasse (erwachsene Individuen) bei den Inseltieren, während bei den Festlandtieren eher die beiden Jugendklassen die Mehrheit halten.

Die Gefahr, daß es sich hierbei um ein Zufallsprodukt handelt, darf ausgeschlossen werden, da derselbe Sachverhalt auch beim Vergleich der Festland- mit jeder *einzelnen* Inselpopulation hervorgeht. Ebenso ist der Einfluß jahreszeitlicher Schwankungen in der Verteilung der Altersklassen nach Lage der Fangtermine ausgeschlossen.

#### Altersschätzung innerhalb der Erwachsenenklasse

Mittels eines näher zu beschreibenden Verfahrens nahm ich bei den ♂♂ einiger Populationen eine Unterscheidung von Altersklassen innerhalb der erwachsenen Tiere vor.

Folgende 3 Gruppen von Kriterien kamen zur Verwendung:

\* Die ♀♀ von Castelluccio sind größer als die von Gallo Maggiore; ♂♂ sind gleich groß.

1. Das Äußere des lebenden Tieres. — Bei den Inseltieren fielen mir sehr bald Stücke auf, die Merkmale der Greisenhaftigkeit aufwiesen. Die Haut liegt in solchen Fällen der Unterlage locker auf, neigte infolgedessen zur Faltenbildung, ohne daß eine Beziehung zur Häutung vorlag. Die gleichen Stücke zeichneten sich aus durch Häufung von Bißverletzungen: Über den ganzen Körper sind Narben verteilt, gehäuft in der Genickgegend, und verursachten lokale Häutungsverzögerungen. Zehen fehlten oft in größerer Anzahl, der Schwanz war stets regeneriert, zwei Stücke waren außerdem trotz günstiger Jahreszeit krankhaft mager. Es scheint, daß auch die Grünländer (soweit vorhanden) mit dem Älterwerden der Tiere zur Melierung neigen, insbesondere an ihren Randbezirken. (Dagegen erwies sich die wulstig-aufgetriebene Beschaffenheit der Kopfschilder mancher Individuen als trügerisch im Sinne der Altersbeurteilung.)

2. Qualitative Veränderungen der Pars occipitalis des Schädels. Die mit dem Alter fortschreitende Verkalkung wird an gewissen Stellen der Gehirnkapsel besonders deutlich sichtbar. a) Das nach vorn schlank hinausragende Parasphenoid (= Processus cultriformis) wird mit zunehmendem Alter härter, besonders in seinem basalen Abschnitt. Die Elastizität schützt junge Parasphenoidea vor dem Bruch, alte brechen leicht im unteren Viertel ab. b) Die beiden Processus trabeculae inferiores, welche sich der verbreiterten Basis des Parasphenoids anschmiegen, werden derber und länger. In extremen Fällen kriechen sie am Parasphenoid bis  $\frac{1}{5}$  seiner Länge hoch und endigen dort mit schwammig aufgetriebenem Endtrichter. c) Der Mittelzapfen des Processus ascendens geht bis zu seinem höchsten Punkt seitlich eine solide Fusion mit seinen beiden Seitenzipfeln ein, welche bei jüngeren Schädeln ± unabhängig bleiben. d) Ebenso findet die völlige Verlötzung der vom Supraoccipitale herkommenden seitlichen Schuppe mit dem Processus paroticus, dem sie aufliegt, erst in höherem Alter statt. e) Die beiden Processus pterygoidei, die den gelenkigen Kontakt der Pars occipitalis mit dem Pterygoid herstellen, sind bei alten Tieren wesentlich wuchtiger geformt. Ihre vorderen Konturen sind außerdem bei jugendlichen Tieren glatt und klar modelliert, später werden sie klobiger mit wulstig-rauher Oberfläche. f) Bei älteren Tieren einiger Populationen werden die Jugularvenen bei ihrem Übertritt über die eben genannten Pr. pterygoidei von je einer geschlossenen Knochenspange überbrückt. Diese synostotische Begegnung der beiden aufeinander zuwachsenden Knochenhaken ist für die Altersdiagnose von unsicherem Wert, da ich auch Exemplare fand, bei denen der nicht vollzogene Schluß im Widerspruch zu einer erdrückenden Beweislast anderer Kriterien stand. — Überhaupt muß in Kauf genommen werden, daß nicht alle diese Merkmale das gleiche gegenseitige Verhältnis des altersbedingten Fortschreitens zeigen.

Noch erkennbare Dreiteiligkeit des Condylus occipitalis sowie Erkennbarkeit der Knochennähte im Innern der Hirnkapsel finden sich nur unterhalb bis einschließlich der Grenze des Erwachsenseins. Bei halb-

erwachsenen Tieren fällt die Pars occipitalis bei gründlicher Fäulnismazeration in ihre 7 Bestandteile auseinander.

3. Schließlich drückt sich die mit dem Alter fortschreitende Verkalkung in der Zunahme des Knochen gewichts aus. Ich griff die Hauptknochengruppen der mazerierten Schädel heraus und wog sie einzeln. Nachdem sich herausgestellt hatte, daß die Erhöhung der Gewichte alle Gruppen gleichmäßig traf, wurde schließlich nur mit den Summengewichten operiert. Da die Variation der Gewichte natürlich auch mit der Größe korreliert ist, wurden die erhaltenen Gewichtszahlen durch den Kubus der jeweiligen Kopflängen dividiert. Die so reduzierten Gewichte schwanken sehr stark, so daß für eine Einteilung in 4 Klassen die genügende Breite vorhanden ist (Tab. 13).

Population	Unterer Grenzwert	Oberer Grenzwert
Festland (Pta. S. Elia)	202	259
Gallo Maggiore	225	303
Castelluccio	215	300
Äußerer Faraglione	241	295

Tab. 13. Reduzierte Kopfknochengewichte (Rohgewichte : Kopflänge<sup>3</sup>) von 4 Populationen: Untere und obere Grenzwerte. — Nur Männchen.

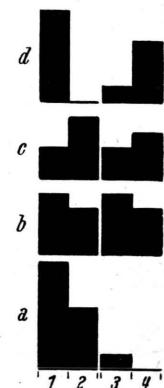
Sämtliche Merkmale, die bei der Altersbeurteilung in die Wagschale geworfen wurden, boten sich zunächst natürlich rein hypothetisch nach Gesichtspunkten grober Analogie oder primärer Plausibilität. Welche Haut ist aus Gründen bekannter Analogie altersverdächtig; es ist unwahrscheinlich, daß eine Eidechse mehrere Zehen in einer einzigen Rauferei verloren hat; Merkmale stärkerer Verknöcherung können nur höheres Alter bedeuten, usw. Die schließlich Rechtfertigung der Kriterien wird nachträglich durch den Vergleich der unabhängig voneinander gewonnenen 3 Diagnosen geliefert. Jede Methode liefert eine Bewertung, die in ganzen Zahlen von 1 bis 4 ausgedrückt wird. Diese unabhängigen Bewertungen stimmten in 30 Fällen fast vollkommen, in 17 Fällen befriedigend, in 3 Fällen mäßig und in einem Fall (der nicht verwertet wurde) unbefriedigend überein. Den endlichen Niederschlag der ganzen Prozedur findet man in Abb. 2 dargestellt.

Es ist auf diese Weise nachgewiesen, daß auch innerhalb der erwachsenen Tiere auf Inseln eine ganz wesentlich andere Altersverteilung vorliegt als auf dem Festland. Ältere Tiere sind auf Inseln

häufiger, Tiere mit Merkmalen der Greisenhaftigkeit werden überhaupt nur auf Inseln gefunden.

Aus den in diesem Abschnitt geschilderten Tatsachen ergibt sich als Nebenergebnis ein zusätzlicher Beweis für die Abgeschlossenheit des Wachstums bei Eidechsen. Die Individuen, welche innerhalb der Erwachsenenklasse rangieren, sind nur wenig großenverschieden, und die Verschiedenheiten sind ohne Beziehung zu den Altersklassen. Ich füge hier einem schon früher<sup>1</sup> veröffentlichten Aufzuchtergebnis ein weiteres hinzu, das ein ♂ vom Äußeren Faraglione betrifft. Es war im Sommer 1937 geboren und hatte im Herbst

Abb. 2. Einteilung der erwachsenen Männchen vom Festland und von 3 Inselepopulationen (vergl. Text) in 4 Altersklassen nach der Methode der kombinierten Altersschätzung. Von links nach rechts zunehmendes Alter. a Festland, b Castelluccio, c Gallo Maggiore, d Äuß. Faraglione. Während die beiden höheren Altersklassen in der Festlandpopulation nur sehr schwach vertreten sind (1 Individuum), sind die Klassenhäufigkeiten bei den Inseletieren auf beiden Seiten etwa gleich groß.



1938 eine Kopf+Rumpf-Länge von 83 mm, also ein Maß, das von nur ganz wenigen Wildtieren überschritten wird (Maximum 86 mm).

#### Die Gründe für die Überalterung der Inselepopulationen

Hinsichtlich des Zahlenverhältnisses zwischen erwachsenen und unerwachsenen Tieren spielt zunächst die geringere Nachkommenzahl der Inseleidechsen eine Rolle. Der verhältnismäßig geringe Nachwuchs wird nun durch die Einwirkung eben jener Faktoren, welche phylogenetisch im Sinne einer Steigerung der Jungengröße wirksam sind, großenteils in den allerersten Stadien vernichtet. Die wenigen Tiere, die eine kritische, niedrig gelegene Größenstufe überschritten haben, kommen durch. Im Gegensatz zu dieser Frühselektion erstrecken sich die feindlichen Einflüsse auf dem Festland über alle Stadien, vom eben abgelegten Ei angefangen bis zum erwachsenen Tier.

Die Seltenheit junger Tiere auf Inseln, wie sie aus Abb. 1 hervorgeht, ist eine nachdrückliche Stütze unserer Annahme, daß die Stadien gering-

ster Größe die am meisten gefährdeten sind, ebenso wie umgekehrt das Auftreten greisenhafter Tiere ganz unmittelbar den Einfluß des Ausfalls der fressenden Feinde, also der Schlangen, auf das Altersgepräge der Inselpopulationen aufzeigt.

#### *Die Bedeutung der Altersverschiebung für die Wandlung des Populationsbildes*

Man kann trotz der lückenhaften Grundlagen den Versuch machen, den Einfluß der festgestellten Überalterung auf die Generationenfolge abzuschätzen. Zu diesem Zweck müssen den aufgestellten Altersklassen absolute Werte in Form von Zeitmaßen zugewiesen werden, worin natürlich ein stark hypothetisch verhaftetes Moment der Abschätzung besteht. Nur die geschlechtsreifen Tiere gehen in die Rechnung ein. Der Altersdurchschnitt der geschlechtsreifen Tiere gibt, nach Anbringung einer im folgenden Kleindruck zu besprechenden Korrektur, ein Maß für die Häufigkeit der Generationenfolge.

Diese Durchschnittszahl kann nur für diejenigen Populationen errechnet werden, deren erwachsene Männchen die Grundlage zur Altersklasseneinteilung nach der kombinierten Methode (Abb. 2) liefern: Festland, Gallo Maggiore, Castelluccio, Äußerer Faraglione. Die 4 Altersklassen werden übernommen, doch müssen sie absolut bewertet werden. Da eine 2-jährige Eidechse eben voll ausgewachsen ist, muß Klasse I aus 2-jährigen Tieren bestehen, Klasse II soll dementsprechend 3-jährige enthalten. Die Bewertung von Klasse III mit 5 und von Klasse IV mit durchschnittlich 8 Jahren bleibt so lange ein Wagnis, als es keine Altersbestimmungen an Eidechsen durch individuelle Markierung im Freileben gibt. — Da auch von 1-jährigen Tieren, die nicht mit den erwachsenen erfaßt werden, Nachkommen zu erwarten sind, so sind diese einzuberechnen. Auf die Festlandpopulation entfallen 13 1-jährige (die nach ihren Körpermaßen ziemlich sicher als solche einzustufen sind), auf die gesamten in Betracht kommenden 3 Inselpopulationen nur 2. Beide Zahlen müssen noch eine Verminderung erfahren (und zwar im Verhältnis 12 : 17 und 36 : 54), weil ihr Verhältnis zu den 4 Erwachsenenklassen ein künstlich verändertes ist: mangels skelettiertter Schädel wurden nicht alle erwachsenen Tiere zur Altersklasseneinteilung verwandt. — Ferner muß Berücksichtigung finden, daß 1-jährige Tiere nicht die volle, sondern nur etwa die halbe Nachkommenzahl liefern, entsprechend dem verspäteten Einsetzen der Legetätigkeit und der geringeren Eizahl pro Gelege. Man hat also 1-jährige nicht voll, sondern nur halb zu zählen. Nach Anbringung dieser Korrektur erfolgt die Errechnung der für die Häufigkeit der Generationenfolge charakteristischen Zahl nach der Methode des harminischen Mittels: Die Anzahlen der Klassen

werden mit den ihnen zugewiesenen Zeitmaßen (in Jahren) multipliziert, die Summe der so erhaltenen Produkte wird durch die Summe der Anzahlen dividiert.

Population	1-jähr.	2-jähr.	3-jähr.	5-jähr.	8-jähr.	Summe
Festland	9	7	4	1	0	21
4 Inseln	1	12	7	7	10	37

Tab. 14. Verteilung von Festland- und Insel-♂ auf 5 Klassen hypothetischer Altersbewertung.

Das Ergebnis der Berechnung ist rund 1,9 für die 21 Festlandtiere, rund 4,4 für die 37 Inseltiere. Es sind dies also die Zahlen, denen die Häufigkeit der Generationenfolge in umgekehrtem Verhältnis entspricht. Demnach ist die Generationsfolge der Inseleidechsen eine mehr als doppelt so langsame wie bei den Festlandtieren.

Es bedarf wohl keines besonderen Hinweises auf die Ungenauigkeit dieser Zahlen. Abgesehen von den geringen Anzahlen, die zur Verfügung standen, erzeugen verschiedene Bewertungen der späteren Altersklassen beträchtliche Veränderungen der Resultate. Würde man z. B. die letzte Altersklasse mit 6 statt mit 8 Jahren bewerten, so erhielte man als Kennzahl für die Generationenfolge nicht 4,4, sondern 3,9. Damit wird aber gleichzeitig deutlich, daß die Zahlen für das, was sie leisten sollen, brauchbar sind. Das grundsätzliche Ergebnis, das im Erkennen einer beträchtlichen Verlangsamung der Generationenfolge auf Inseln besteht, würde auch im Fall einer so starken Veränderung der Altersbewertung keine Einbuße erleiden.

Die Verlangsamung der Generationenfolge bedeutet nichts anderes als einen die Entwicklung verzögernden Faktor für die Inselpopulationen. Das Auffinden eines solchen Faktors nimmt wunder, weil für die doch beträchtliche Differenzierung, die in solchen Fortpflanzungsgemeinschaften stattgefunden hat, allerhöchstens der Zeitraum seit dem Ingangkommen der letzten postglazialen Eisschmelze zur Verfügung gestanden hat, also die letzten 18 000 Jahre der Erdgeschichte. Das Alter der istrianischen Insel Bagnole ist auf höchstens 9000 Jahre einzuschätzen, Piroso ist jünger<sup>7</sup>. Die süditalienischen Galli-Inseln dürften, als Gruppe beurteilt, älter sein, dagegen hat ihre Trennung unter sich in jüngerer Zeit stattgefunden, weswegen man Gemeinsamkeit vieler sie vom Festlandtyp unterscheidenden Merkmale

<sup>7</sup> Vergl. G. Kramer und R. Mertens, Arch. Naturgesch. N.F. 7, 189 [1938].

erwarten kann. — Die Beurteilung des Abtrennungsalters der Faraglioni-Klippen von der Hauptinsel Capri ist wegen der herrschenden Grundverhältnisse schwierig. Man müßte besondere Lotungen durchführen, was bisher nicht geschehen ist.

Das Wegfallen der Feinde, das wir ja für die Ursache der Verlangsamung der Generationenfolge halten, wirkt aber gleichzeitig auf anderem Wege beschleunigend: Ihr Verschwinden, das nach erdgeschichtlichem Maßstab als plötzlich bezeichnet werden muß, läßt die volle Nachkommenzahl der noch unveränderten, frisch isolierten Populationen, vorher großenteils für den Konsum der Schlangen bestimmt, jetzt den modellierenden Wirkungen der neuen Selektionsbedingungen zur Verfügung stehen. Wie stets bei schnellem Kurswechsel der Selektionslage verläuft der Umformungsprozeß zunächst schnell, um mit zunehmender Annäherung an das erreichbare Anpassungsoptimum immer langsamer zu werden.

Zum Schluß sei an Hand Tab. 15 darauf aufmerksam gemacht, daß ein Inselweibchen während seiner durchschnittlichen Lebensdauer etwa ebensoviel Nachkommen produziert wie das kurzlebigere, dafür aber produktivere Festlandweibchen. Die Individuenzahl, die von der Natur zur Auffüllung des Populationsbestandes geopfert wird, ist also gleich groß, nur ist die Häufigkeit des Formwechsels eine verschiedene.

	Festland	Inseln
Mittl. Generationenfolge in Jahren	1,9	4,4
Eizahl pro ♀ und Jahr	24	11
Eizahl pro ♀ während seiner Lebensdauer	45,6	48,4

Tab. 15. Das Produkt aus jährlicher Eizahl und dem mittl. Lebensalter der geschlechtsreifen Tiere (praktisch gleich der Zahl der Jahre, welche eine mittlere Generationslänge bezeichnet) ergibt etwa gleiche Werte für Insel- und Festlandtiere.

## IN MEMORIAM

### Otto Höninghschmid †

Unsere Zeit, welche die eigenständigen Individualitäten zu hassen und nur die breite Masse zu fördern scheint, hat wieder eine der immer seltener werdenden originellen Persönlichkeiten vernichtet; die studierende Jugend ist wieder um eines der so notwendigen Vorbilder ärmer geworden. Am 14. Oktober 1945 hat, an dieser Welt verzweifelnd, Otto Höninghschmid, seine treue Lebensgefährtin an der Hand, das dunkle Tor aufgestoßen, durch das niemand wiederkehrt. Oh, daß die Menschen eines Tages von sich sagen könnten: „Keiner unserer Großen hat je gedarbt, keinem hat je Lager und Dach gefehlt, keinem ward Hilfe und Trost versagt, wenn er bedürftig und unglücklich war. Denn sie haben für uns gelitten; was sie erarbeiteten, haben sie für uns geschaffen; ihnen, ihnen allein verdanken wir es, wenn diese Welt verschönert, wenn unser Wissen bereichert wurde!“

Otto Höninghschmid wurde am 13. März 1878 in Horowitz bei Prag geboren, hier begann er auch 1897 seine Studien und promovierte vier Jahre später. Von 1904 bis 1906 arbeitete er bei

Moissan an der Sorbonne in Paris; von 1910 bis 1911 bei Richards in Harvard, USA. Nach einer kurzen Zeit am Wiener Radiuminstitut wurde er 1911 Ordinarius für anorganische und analytische Chemie an der Technischen Hochschule in Prag, 1918 schließlich Direktor des Münchener Atomgewichtslabors. München ist er trotz mancher anderweitiger Verlockungen treu geblieben. Seit 1919 lebte er in glücklicher, kinderloser Ehe mit seiner 1899 geborenen Frau Lia-Dagmar Höninghschmid, geb. Giebisch.

Höninghschmid hat in seinen Atomgewichtsarbeiten ein Lebenswerk von einzigartiger Prägung und Geschlossenheit hinterlassen. Für mehr als 40 Atomgewichte in der Internationalen Tabelle zeichnet er mit seinen Mitarbeitern verantwortlich; viele sind nach verschiedenen Methoden von ihm mehrfach bestimmt und im Laufe der Jahre wiederholt kontrolliert worden.

Jedem wahrhaft großen Atomgewichtschemiker ist vom Schicksal eine besondere Aufgabe zugefallen. Berzelius hat seinerzeit die erste