

Tom IX.

1. V. 1932

Nr. 19.

ANNALES
MUSEI ZOOLOGICI POLONICI

Stefan Blank-Welssberg.

Bedeutung der Temperaturextremen in der Ökologie und
Biogeographie.

Znaczenie temperatur skrajnych w ekologii i biogeografii.

WARSZAWA
NAKŁADEM PAŃSTWOWEGO MUZEUM ZOOLOGICZNEGO
1932

KOMITET REDAKCYJNY:

Dr. W. Roszkowski, dyrektor Muzeum, redaktor.

Dr. T. Jaczewski, kustosz Muzeum.

Dr. T. Wolski, kustosz Muzeum.

Za treść naukową artykułów odpowiedzialni są autorowie.

Adres Redakcji: Państwowe Muzeum Zoologiczne
Warszawa, Krakowskie-Przedmieście 26—28.

Stefan BLANK-WEISSBERG.

Bedeutung der Temperaturextremen im der Ökologie und Biogeographie.

(Eingegangen am 1. VIII 1931).

I.

Im Zusammenhang mit der Malariabekämpfung in den Vororten von Warschau, Mokotów und Czerniaków, wurden regelmäßige Untersuchungen zur quantitativen Feststellung von *Anopheles*-Larven in 120 Gewässern, die sich daselbst befinden, durchgeführt. Das auf diese Weise erhaltene Zahlenmaterial, das mir zur Verfügung stand, beschloss ich zum Prüfen eines eventuellen Zusammenhanges zwischen den Lufttemperaturschwankungen und dem quantitativen Vorkommen der Larven von *Anopheles maculipennis* Meig. zu verwerten.

Es ist bekannt, dass die *Anopheles*-Larven dicht unter der Wasseroberfläche leben und dass die Temperatur der oberen, einige Millimeter dicken Wasserschicht sich entsprechend den Lufttemperaturschwankungen ändert.

Die Beobachtungen dauerten von Anfang Mai bis zum 15. September 1928.

Ich bestimmte das quantitative Vorkommen von *Anopheles*-Larven in Halbmonatlichen Zeitabschnitten durch die durchschnittliche Larvenzahl auf eine Wasserprobe, gemeinsam für sämtliche 120 genannten Gewässer berechnet. Die Wasserproben wurden mittels eines flachen Aluminiumgefäßes von 15 cm Durchmesser

und 3 cm Tiefe, welches mit einem Griff versehen war, entnommen¹⁾. Da alle fünfzehn Tage 120 Gewässer untersucht wurden und von jedem Gewässer 10 Proben entnommen waren, so ist jede meiner Halbmonatlichen Mittelzahlen aus ca 1200 Proben berechnet. Wie es mir scheint, ist das ein gänzlich genügendes Material um zu allgemeineren Schlüssen zu kommen.

Auf dem beigefügten Diagramm [Fig. 1] sind folgende Kurven dargestellt:

- 1) Veränderungen des quantitativen Vorkommens von *Anopheles*-Larven,
- 2) Temperaturmittel in denselben Zeitabschnitten, und
- 3) Temperaturminima.

Die Temperaturangaben verdanke ich dem Meteorologischen Staatsinstitut in Warschau. Sie stammen von der Meteorologischen Station beim Warschauer Wasserleitungssaugpumpenwerke (Czeraniakowska Str.) her. Die Temperaturmittel stellen arithmetische Mittel aus täglichen dreimaligen Ablesungen dar und sind nach der Formel $\frac{7h+13h+2 \times 21h}{4}$, welche durch den Polnischen Meteorologischen Dienst allgemein angewandt wird, berechnet. Die Temperaturminima gebe ich in absoluten Zahlen an, d. h. dass die Punkte der Kurve der Temperaturminima auf meinem Diagramm die für die entsprechenden Zeiträume tatsächlich beobachteten Minima bezeichnen.

Wie man aus dem Diagramm sieht, hängen die Schwankungen des quantitativen Vorkommens der Larven nicht von den Temperaturmitteln, sondern von den Temperaturminima ab. Diese letzteren vermögen die Entwicklung des Anophelismus ganz bedeutend zu hemmen, wie dies z. B. in der ersten Hälfte Juni der Fall war, wo das Temperaturminimum von $+5,8^{\circ}\text{C}$ auf $+1,7^{\circ}\text{C}$ gefallen war und die Zahl der Larven auf eine Wasserprobe, trotz einer Zunahme des Temperaturmittels um $0,9^{\circ}\text{C}$, eine Verminderung um 60% der früheren Zahl erhalten hat. Ähnlich, und vielleicht selbst in noch höherem Grade bestätigt die obige Behauptung die Zunahme von Larven in der zweiten Hälfte Juli, die keine Abhängigkeit vom Sturz des Temperaturmittels während derselben Zeit aufweist.

¹⁾ Die Methode des Wasserprobenentnehmens ist ausführlich in meiner Arbeit in *Polskie Pismo Entologiczne*, VI, Lwów 1927, angegeben worden.

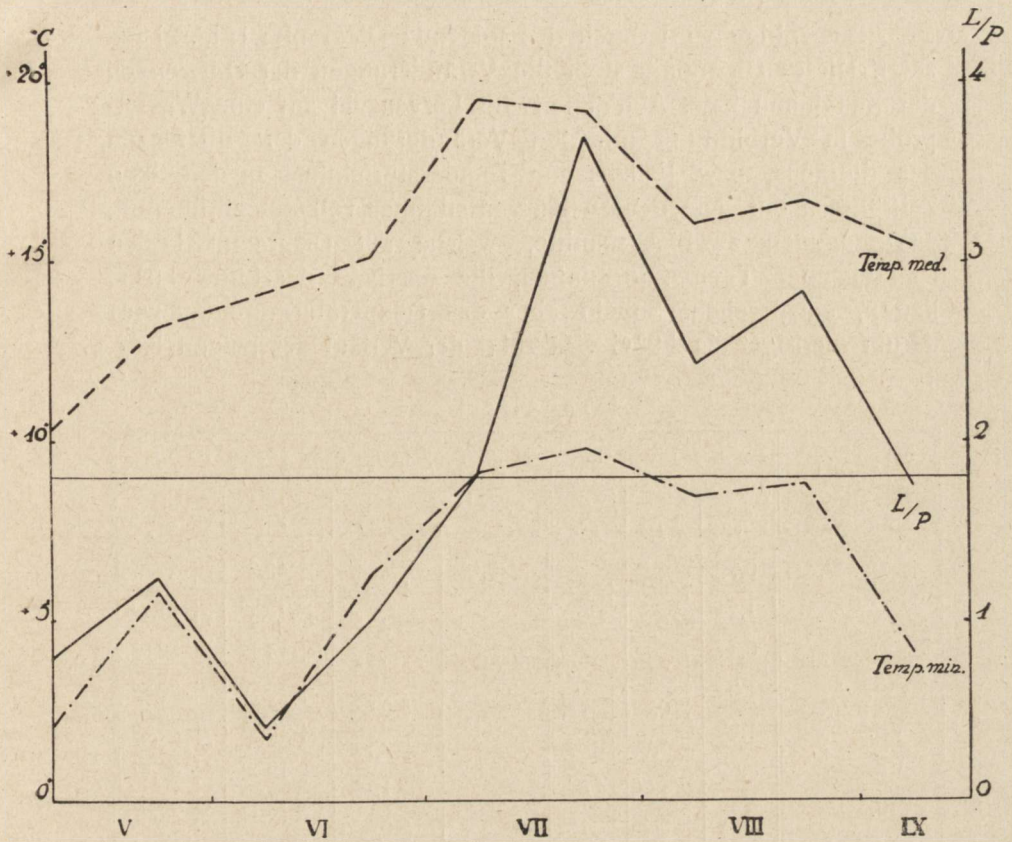


Fig. 1.

Was die Temperaturmaxima betrifft, so sieht man auf Grund der Tabelle I, dass ihre Schwankungen keinerlei Einfluss auf das quantitative Vorkommen von *Anopheles*-Larven ausübten.

Die Zunahme der Larvenzahl auf eine Wasserprobe vollzieht sich dem Steigen der Temperaturminima parallel, solange diese letzteren $+9^{\circ}\text{C}$ nicht überschreiten, d. h. dass bei rascherem Steigen der Temperaturminima auch die Zahl der Larven auf eine Wasserprobe rascher zunimmt, während bei langsamerem Steigen oder Fallen der Temperaturminima auch die Larvenzahl dementsprechend langsamer steigt oder sinkt. Nachdem das Temperaturminimum $+9^{\circ}\text{C}$ überschritten hat, nimmt die Larvenzahl viel schneller zu, trotz einer Verlangsamung des Steigens des Temperaturminimum.

Das obige wird durch das folgende Diagramm [Fig. 2] gezeigt. Dieses Diagramm stellt die Veränderungen der Differenzen der Zunahmen bzw. Abnahmen der Larvenzahl auf eine Wasserprobe in Verbindung mit den Veränderungen der Differenzen des Steigens, bzw. Fallens von Temperaturminima in denselben Zeiträumen dar. Die beiden Kurven stimmen vollkommen überein, ausgenommen zwei Abschnitte, welche auf Diagramm 1 den Punkten der Temperaturminima, die oberhalb der Linie $+9^{\circ}\text{C}$ liegen, entsprechen. Sobald aber das Temperaturminimum wiederum niedriger als $+9^{\circ}\text{C}$ wird zeigt der Verlauf der beiden Kur-

Tabelle I.

Monat- hälfte	L a r v e n			T e m p e r a t u r			
	Anzahl auf Probe	Diffe- renz	%	M i n i m u m		Mittel	Maximum
				$^{\circ}\text{C}$	Differenz		
V. $\frac{1}{2}$	0,79	+ 0,45	+ 57%	+ 2,1 ⁰	+ 3,7 ⁰	+ 10,3 ⁰	+ 22,0 ⁰
V. $\frac{2}{2}$	1,24	- 0,83	- 67%	+ 5,8 ⁰	- 4,1 ⁰	+ 13,2 ⁰	+ 24,7 ⁰
VI. $\frac{1}{2}$	0,41	+ 0,61	+ 149%	+ 1,7 ⁰	+ 4,6 ⁰	+ 14,1 ⁰	+ 30,6 ⁰
VI. $\frac{2}{2}$	1,02	+ 0,81	+ 79%	+ 6,3 ⁰	+ 2,8 ⁰	+ 15,2 ⁰	+ 26,9 ⁰
VII. $\frac{1}{2}$	1,83	+ 1,86	+ 102%	+ 9,1 ⁰	+ 0,7 ⁰	+ 19,5 ⁰	+ 33,6 ⁰
VII. $\frac{2}{2}$	3,69	- 1,26	- 34%	+ 9,8 ⁰	- 1,3 ⁰	+ 19,2 ⁰	+ 35,4 ⁰
VIII. $\frac{1}{2}$	2,43	+ 0,40	+ 16%	+ 8,5 ⁰	+ 0,3 ⁰	+ 16,1 ⁰	+ 26,3 ⁰
VIII. $\frac{2}{2}$	2,83	- 1,12	- 40%	+ 8,8 ⁰	- 4,7 ⁰	+ 16,7 ⁰	+ 28,0 ⁰
IX. $\frac{1}{2}$	1,71			+ 4,1 ⁰		+ 15,4 ⁰	+ 28,6 ⁰

ven abermals eine ausgesprochene Ähnlichkeit. Im obigen Diagramm habe ich die Zunahmen der Larvenzahl auf eine Wasserprobe nicht in relativen, sondern in absoluten Zahlen angegeben, und zwar aus nachstehenden Gründen: 1) die Larvenzahl hängt in jedem nachfolgenden Zeitraum nicht von der Larvenanzahl im vorhergehenden Zeitraum sondern von der Anzahl der Imagines ab, und 2) ich vergleiche sie mit absoluten Temperaturzunahmen in Celsiusgraden.

Was die Zunahme der Larvenanzahl auf eine Wasserprobe, entsprechend einem Steigen des Temperaturminimum um 1°C , betrifft, so hängt diese von der Höhe der Temperatur ab. Bei niedrigeren Temperaturminima ist sie geringer, bei höheren — grö-

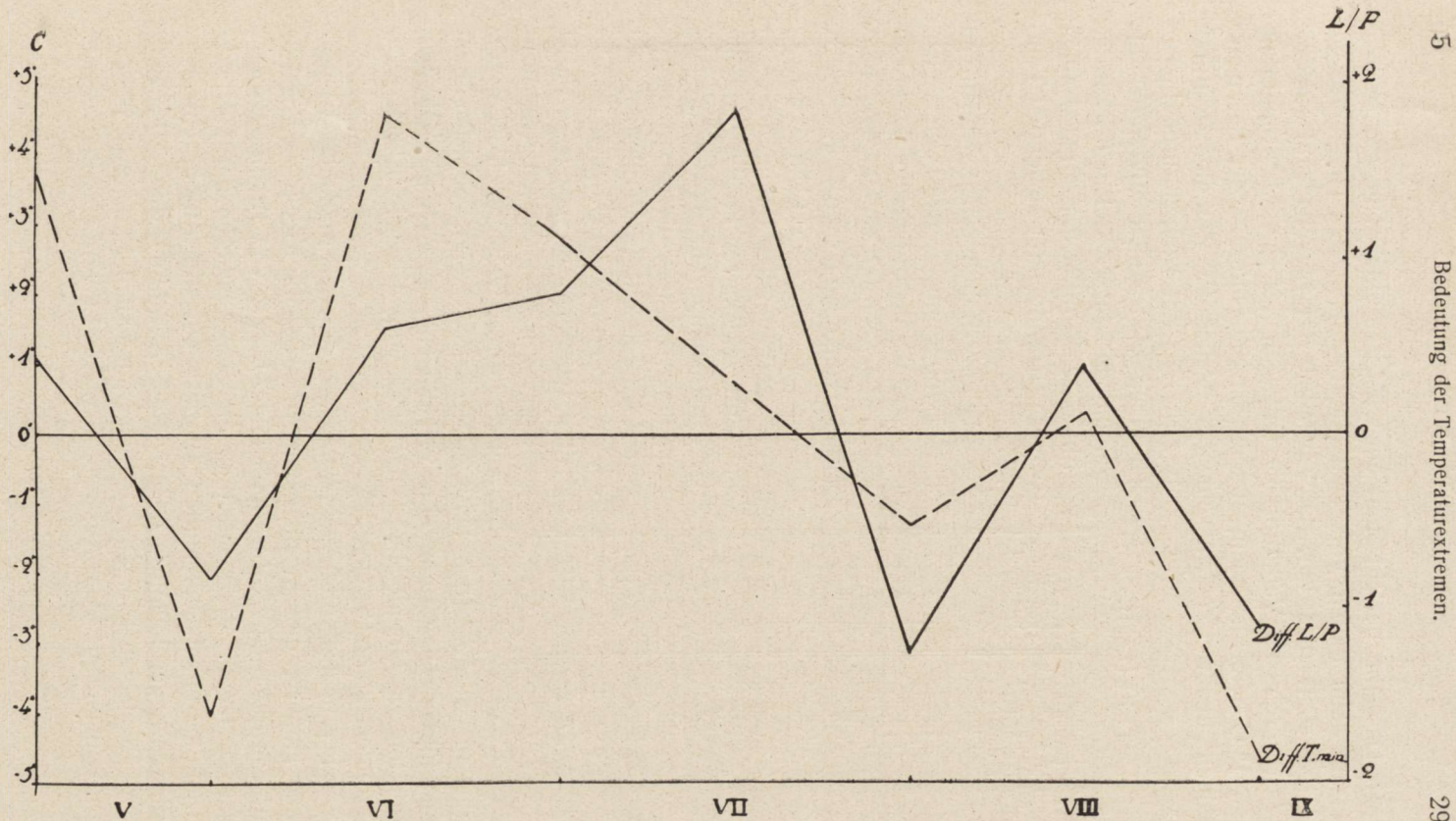


Fig. 2. Diff. L/P = Differenz der Larvenzahl auf eine Wasserprobe: Diff. T. min. = Differenz des Temperaturminimums.

sser. Dasselbe bezieht sich auch auf den Rückgang der Larvenanzahl beim Fallen von Temperaturminima. Das Diagramm auf Fig. 3 stellt dies vor. Die Zunahme der Larvenanzahl auf eine Wasserprobe im Verhältnis zum Steigen des Temperaturminimum um 1° C berechnete ich, indem ich die Differenz der Larvenzahlen in zwei neben einander stehenden Zeiträumen durch

die Differenz der Temperaturminima in denselben Zeiträumen dividierte; als Minimaltemperaturmittel nahm ich das arithmetische Mittel der Gradenzahlen zweier neben einander stehenden Temperaturminima an.

Tabelle 11.

Zunahme der Larvenzahl auf Wasserprobe bei Temperaturminimumveränderung um 1°C.	Mittleres Temperaturminimum °C
0,12	+ 3,95°
0,13	+ 4,0°
0,29	+ 7,7°
1,33	+ 8,65°
2,66	+ 9,45°
Abnahme der Larvenzahl auf Wasserprobe bei Temperaturminimumveränderung um 1°C	
0,20	+ 3,75°
0,24	+ 6,45°
0,97	+ 9,15°

Die durch mich erhaltenen Kurven ähneln vollkommen jenen, welche Kiselewa für die Entwicklungszeit von *A. maculipennis* und verschiedene Forscher (Buddenbrock u. Rohr, Cook, Krogh, Janisch, Heller) unter experimentellen Bedingungen bei anderen Insektenarten für die Zunahme der Entwicklungszeit, des Verbrauchs von Sauerstoff und des Ausscheidens von Kohlendioxyd in Verbindung mit der Temperatur der Umgebung feststellten. Es sei betont, dass jeder Punkt jener Kurven bei einer auf einer konstanten Höhe gehaltenen Temperatur

erhalten wurde. Dies lässt zu erwarten, dass, obgleich dem beigefügten Diagramm eine verhältnismässig geringe Zahl von Punkten zu Grunde liegt, dasselbe von der Wirklichkeit nicht besonders stark abweicht.

Ich beabsichtige keineswegs, indem ich die obigen Tatsachen anführe, den Mechanismus des Einwirkens der Temperatur auf das quantitative Vorkommen der Larven von *A. maculipennis* klar zu legen. Vielleicht üben die Schwankungen der Temperaturminima einen hemmenden Einfluss auf die Anzahl von Kopulationen der Imagines oder auf die Anzahl der durch die Weibchen abgelegten Eier aus, es kann aber auch sein, dass Temperaturminima auf das Ausschlüpfen der Larven einwirken, oder

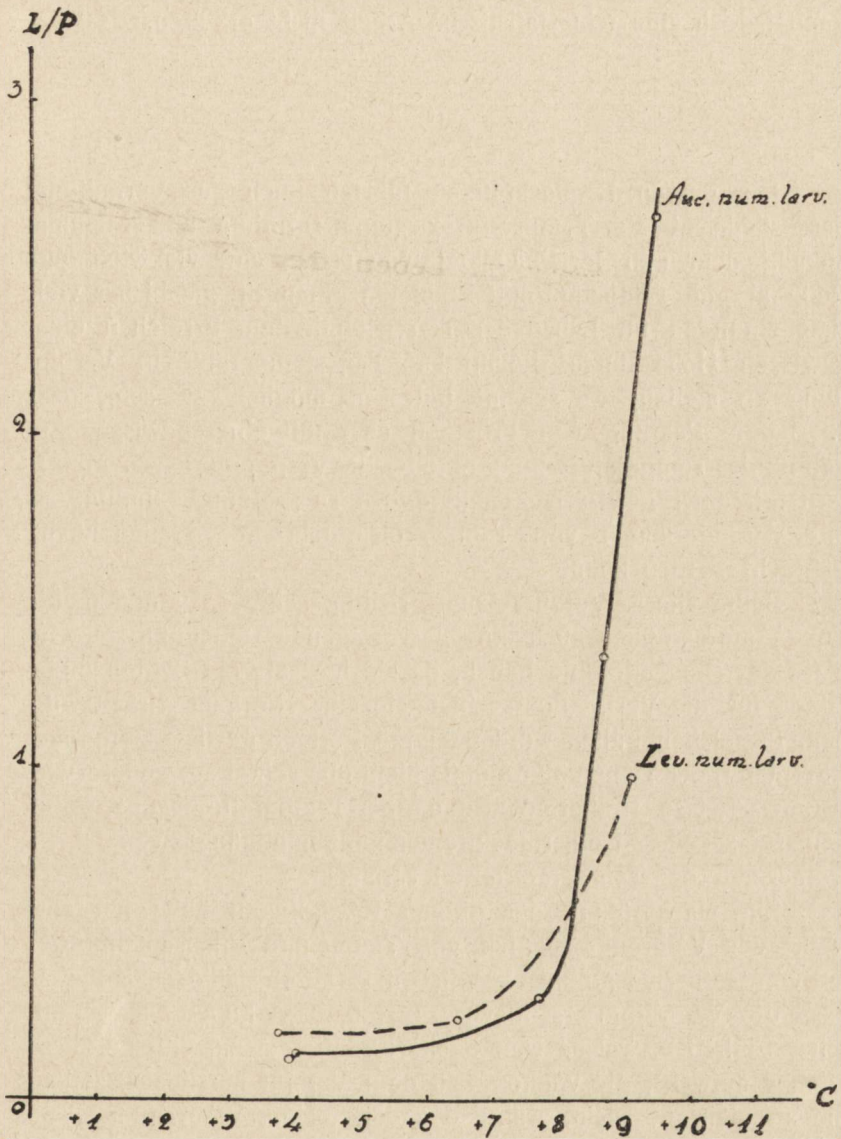


Fig. 3. Auc. num. Larv. = Zunahme der Larvenzahl; Lev. num. larv. = Abnahme der Larvenzahl.

auf die Anzahl überlebender Larven, indem ein Teil von diesen gewisse Minima nicht überträgt und zu Grunde geht. — Dieses kann jedoch eine rein statistische Arbeit nicht erklären.

II.

Die obigen Beobachtungen führten mich zur Vermutung, dass vielleicht die Temperaturextremen (Minima und Maxima) im allgemeinen in der Phänologie von Tieren eine viel wichtigere Rolle als die Temperaturmittel spielen. Man pflegte bisher viele Erscheinungen im Leben der Tierwelt mit dem Erreichen einer gewissen Höhe durch die mittlere Tagestemperatur in Verbindung zu stellen; es scheint indessen möglich zu sein, dass z. B. die Paarung von Fröschen eher mit einer gewissen Zunahme des Temperaturminimum, oder die Verpuppung von Maikäfern mit einer gewissen Zunahme des Temperaturmaximum, als mit Veränderungen von Temperaturmitteln in Zusammenhang gebracht werden könnte.

Sollte diese Voraussetzung richtig sein, so müssten die Temperaturextremen auch eine hervorragende Bedeutung im Gebiete der Biogeographie haben, da sie hier als ein Begrenzungsfaktor für die Verbreitungsgebiete einzelner Formen wirken würden. In solchen Fällen würden einige Formen gewisse Isothermoextremen ¹⁾ der Temperaturminima nicht überschreiten, andere wiederum gewisse Isothermoextremen der Temperaturmaxima, wobei bemerkt sei, dass Isothermoextremen ganz unabhängig von Jahresisothermen der Temperaturmittel verlaufen.

Zur Nachprüfung der obigen Erwägungen habe ich eine Reihe von Verbreitungskarten von Tieren und Pflanzen mit Karten von Isothermoextremen verglichen. Es ergab sich dabei sogleich, dass die Verbreitung sehr vieler Arten, bzw. höherer taxonomischer Einheiten, welche weit nach Norden reichen, eine nördliche Grenze aufweist, die vollkommen dem Verlauf maximaler Isothermoextremen entspricht, während anderseits die Verbreitungsgrenzen vieler Arten in zirkumtropischen Gegenden entsprechend minimalen Isothermoextremen verlaufen.

¹⁾ Isothermoextremen = Linien gleicher mittleren absoluten Jahresextreme.

Ich will einige diesbezügliche Beispiele anführen, wobei ich mich, was die Verbreitung der Tiere betrifft, hauptsächlich auf den zoogeographischen Teil des Bartholomew'schen Atlas, hinsichtlich der Pflanzenverbreitung auf die Karten von Drude sowie auf die Karte, die der kurzen Übersicht der Flora von Sibirien von Komarow beigelegt ist, stütze. Was den Verlauf von Isothermoextremen betrifft, so entnehme ich die entsprechenden Angaben den Karten aus den Arbeiten von Bebbler, ferner den durch den Verfasser selbst korrigierten Karten von Bebbler, die sich im meteorologischen Teile des Bartholomew'schen Atlas finden, schliesslich der Arbeit von Brooks und Miss Thorman. Ich will aber betonen, dass diese Angaben hinsichtlich des Verlaufs von Isothermoextremen recht viel zu wünschen übrig lassen. Die klassischen Karten von Bebbler waren gegen das Ende der vorigen Jahrhunderts zusammengestellt worden, zu einer Zeit, wo das meteorologische Weltnetz viel spärlicher als heute war. Die Karten in °F in der Arbeit von Brooks und Miss Thorman stützen sich ausschliesslich auf 12 Jahrgänge des „Réseau Mondial“, wobei nur solche Stationen berücksichtigt wurden, die während dieser Zeit (1910—1921) wenigstens sechsmal absolute Jahresmaxima bzw. Minima angegeben haben — durch das Ausserachtlassen der übrigen Stationen haben, selbstverständlich, die Zahlentabellen an Genauigkeit gewonnen, dafür führte jedoch die Beschränkung der Zahl von Punkten, welche die eigentliche Grundlage der Karten bilden, dazu, dass die Isothermoextremen recht willkürlich gezogen werden konnten. Es ist klar, dass dieser Umstand die Zuverlässigkeit der Karten sehr herabsetzt und sie für sämtliche Erdteile ausser Afrika und Südamerika viel weniger genau als die Karten von Bebbler erscheinen lässt. Nur für die zwei eben genannten Erdteile sind sie genauer als jene von Bebbler. Deshalb werde ich die Verbreitung von Organismen nur annähernd, mit einer Genauigkeit bis 5° C. angeben. Eine grössere Exaktheit würde die Herstellung neuer Isothermoextremenkarten, auf Grund nicht nur des „Réseau Mondial“ sondern auch anderer Stationen, welche da nicht berücksichtigt sind, fordern. Aus demselben Grunde füge ich auch vorläufig keine Karten der vorliegenden Arbeit bei.

So stimmen überein auf der nördlichen Halbkugel die nördlichen Verbreitungsgrenzen von:

<i>Sorex</i> (<i>Mammalia</i>)	mit der Maximalisothermoextreme	+ 15° C
<i>Lynx</i>	" "	+ 25° C
<i>Ursus</i>	" "	+ 25° C
<i>Castor</i>	" "	+ 20° C
<i>Alaudidae</i> (<i>Aves</i>)	" "	+ 15° C
<i>Picidae</i>	" "	+ 25° C
<i>Accipitrinae</i>	" "	+ 20° C
<i>Buteoninae</i>	" "	+ 20° C
<i>Cygnus</i>	" "	+ 15° C
<i>Rana</i> (<i>Amphibia</i>)	" "	+ 20° C
<i>Pupa</i> (<i>Mollusca</i>)	" "	+ 25° C
<i>Valvata</i> (<i>Mollusca</i>)	" "	+ 20° C
<i>Papilio</i> (<i>Lepidoptera</i>)	" "	+ 20° C
<i>Apatura</i>	" "	+ 30° C
<i>Carabus</i> (<i>Coleoptera</i>)	" "	+ 20° C
<i>Cicindela</i>	" "	+ 25° C

Für diese letzte Gattung stimmt auch die südliche Verbreitungsgrenze auf der südlichen Halbkugel mit derselben Isothermoextreme überein.

Wenden wir uns jetzt zur Verbreitung der Pflanzen, so werden wir leicht bemerken können, dass sowohl auf der nördlichen, wie auf der südlichen Halbkugel die Baumgrenze ziemlich genau der Maximalisothermoextreme + 25° C folgt. Ferner deckt sich z. B. die nördliche Verbreitungsgrenze der Kiefer in Sibirien exakt mit der Maximalisothermoextreme + 30° C, und jene von *Larix sibirica* L d b. mit der Maximalisothermoextreme + 25° C.

Am deutlichsten treten diese Tatsachen im Bereiche der Halbinseln Kola und Taimyr zu Tage. Die Maximalisothermoextreme + 25° C verläuft auf der Halbinsel Kola derart, dass sie deren nördliche Küste abtrennt, weiter zieht sie südlich von der Halbinsel Kanin, dann etwa parallel dem Polarkreise, wonach sie schliesslich bei etwa 150° östlicher Länge plötzlich in der Richtung SSW umbiegt und die Küste des Ochotskischen Meeres bei der Stadt Ochotsk schneidet. Die Maximalisothermoextreme + 20° C zeigt einen mehr nördlichen Verlauf: sie läuft nördlich von den Nordküsten Europas und trennt vom Festlande Asiens nur die Samojuden-Halbinsel, die der Halbinsel Taimyr anliegenden Gebiete, sowie die Tschuktschen-Halbinsel und den nördlichen Teil von Kamtschatka ab. Dementsprechend sehen wir nun, dass solche Arten, die in Europa die Küsten des Nördlichen Eismeres erreichen, in Asien, falls sie

sich bis zu diesem Meer nicht erstrecken, nur die Samojuden-Halbinsel, die Halbinsel Taimyr mit den benachbarten Gegenden und die Tschuktschen-Halbinsel frei lassen; jene Arten dagegen, welche in Europa eine durch die nördlichen Teile der Halbinsel Kola und südlich von der Halbinsel Kanin verlaufende Linie nicht überschreiten, zeigen auch in Asien eine viel weiter südwärts verschobene Verbreitungsgrenze.

Was andere Weltteile betrifft, werde ich mich auf die nachstehenden Beispiele beschränken. Die Familie *Ilysiidae* (*Ophidia*) tritt in Asien nur auf den Inseln des Malayischen Archipels, auf der Halbinsel Malakka, in den westlichen Teilen von Hinterindien und auf Ceylon, und ausserdem in Südamerika — nur in Venezuela und Guyana auf, und dies sind gerade die einzigen Gegenden der Erde, wo die Temperaturminima niemals unterhalb $+20^{\circ}\text{C}$ fallen. Die gegenwärtig lebenden *Sirenia* (*Mammalia*) halten sich ausschliesslich an Meeresküsten, wo die Temperaturminima niemals unter $+10^{\circ}\text{C}$ herabsinken. Die Gattung *Lucanus* (*Coleoptera*) besitzt ein Verbreitungsgebiet, das im Norden durch die Maximalisothermoextreme $+30^{\circ}\text{C}$, im Süden durch die Minimalisothermoextreme 0°C begrenzt ist.

Am merkwürdigsten ist jedoch die Verbreitung von *Plasmodium falciparum* (*Haemosporidia*). Betrachtet man die Karte der Malariaverbreitung von Doflein, so kann man bemerken, dass *P. falciparum* nur in solchen Gebieten auftritt, wo die Minimaltemperatur nicht unterhalb 0°C fällt. Es ist also verbreitet: in ganz Afrika mit Ausnahme von Sahara, Abessinien und des Kaplands, in Europa ist sein Verbreitungsgebiet auf die Küsten des Mittelmeeres beschränkt, in Asien verläuft seine nördliche Grenze über Kleinasien, Süd-Persien, das Himalaya-Gebirge und weiter östlich in der Richtung von Formosa, in Australien zieht wiederum seine Südgrenze den Nordküsten dieses Erdteils entlang, die Halbinsel York vom übrigen Festlande abtrennend; alle diese Grenzen entsprechen dem Verlauf der Isothermoextreme 0°C . Des gleichen stimmen die Verbreitungsgrenzen von *P. falciparum* in Nord- und Südamerika mit der Minimalisothermoextreme 0°C überein. *Plasmodium falciparum* bietet noch in anderer Hinsicht ein gutes Beispiel zur Illustration des Einflusses von Temperaturextremen auf die Verbreitung von Tierformen. Wie bekannt, hat nach dem Weltkriege in Verbindung mit verschie-

denen Migrationen grosser Menschenmassen die Intensität von Malaria in vielen Ländern Europas stark zugenommen, sie zeigte sich öfters selbst in solchen Gegenden, wo sie früher niemals beobachtet wurde. Ich kann z. B. angeben, dass in Polen, im Jahre 1921 über 51000 Malariafälle notiert wurden, während gegenwärtig diese Seuche so gut wie verschwunden ist (etwa 300 Fälle jährlich auf 32 Millionen Bevölkerung). Nach dem Kriege war Malaria selbst so weit nördlich wie Archangelsk, in Nordrussland beobachtet. Zu jener Zeit erfuhr auch das Verbreitungsgebiet von *P. falciparum* eine bedeutende, obgleich nicht so grosse, Erweiterung gegen Norden hin. Nichtdestoweniger genügten wenige Jahre zu seinem Rückgang in die früheren, natürlichen Verbreitungsgrenzen. Diese Erscheinung kann schwerlich anders als durch die Einwirkung des Klimas erklärt werden.

Die Methode des Vorausbestimmens von vermutlichen Verbreitungsgebieten der Organismen durch Vergleich ihrer Verbreitung mit Karten von Isothermoextremen erscheint viel einfacher als jene, welche Cook anwendet, indem er die Verbreitungsgrenzen von Insekten durch recht komplizierte „Klimatogramme“, die sich auf Temperaturmittel und Niederschlagsmengen stützen, zu bestimmen versucht. Cook's klassisches Beispiel, nämlich die Verbreitung von *Porosagrotis orthogonia* Morr. (*Lepidoptera*) in den Vereinigten Staaten lässt sich ebensogut durch den Verlauf der Isothermoextremen $+38^{\circ}\text{C}$ und -30°C , wie auf Grund seines komplizierten Klimatogramms erklären.

Die Vermutung, dass Temperaturextreme einen einschränkenden Faktor in der territorialen Ausbreitung von Organismen bilden, kann man übrigens schon längst in der Literatur hier und da wiederfinden. Auf diese Erscheinungen machten unter anderen in ihren Arbeiten Maas, Poliński, Kuntze aufmerksam, Dahl bemerkt in seiner „Ökologischen Tiergeographie“, dass die Verbreitungsgrenzen gewisser Arten zuweilen nicht von Temperaturmitteln sondern von Temperaturminima, bzw. -maxima abhängig sind, Sanderson behauptete bereits im Jahre 1908, dass in Nordamerika die nördliche Verbreitungsgrenze von *Crioceris asparagi* L. (*Coleoptera*) mit der Minimalisothermoextreme -23°C (-10°F) zusammenfällt.

Die Ursache, weshalb diese Vermutung nicht als allgemein gültige Regel anerkannt worden ist, liegt jedoch darin,

dass man bisher anzunehmen pflegte, dass der einschränkende Faktor in zirkumpolaren Gegenden durch die Temperaturminima, welche für Organismen tödlich sind, in tropischen dagegen durch die Maxima geliefert wird.

Man liess es aber ausseracht, dass die ökologische Temperatur, d. h. jene Temperatur, welche tatsächlich auf den Organismus einwirkt, zu gewissen Jahreszeiten von den durch meteorologische Stationen notierten Temperaturen stark abweicht. Wir wissen ja, dass eine grosse Anzahl von Tierformen sich dem Einwirken extremer Temperaturen in zirkumpolaren Gegenden im Winter, in tropischen im Sommer entzieht, indem die Tiere Schlupfwinkel aufsuchen, in welchen die Amplitude der Temperaturschwankungen viel kleiner ist. Auf diese Weise behält für solche Tierformen die Temperatur ihre Bedeutung nur zu jenen Jahreszeiten, wo ihr aktives Leben, in erster Linie wohl ihre Fortpflanzung stattfindet, da sie nur dann dem direkten Einfluss der Lufttemperatur ausgesetzt sind. Dasselbe hat übrigens in gewissem Masse auch für Pflanzen Geltung: Wintersaaten überstehen ja in unserem Klima ganz bedeutende Fröste im Winter, während ihnen im Frühjahr selbst geringe, ein Paar Grad unter Null fallende Temperatursenkungen stark schaden können.

Ferner erfordern bekanntlich viele Samen, sowie die Wintererier vieler Crustaceen, als unentbehrlichen Stimulationsfaktor ein Durchfrieren, während sich die Pflanze oder das Tier selbst nur bei ziemlich hoher Sommertemperatur fortpflanzen kann; es gibt auch ausserdem viele Formen, wie z. B. *Pieris brassicae* L. (*Lepidoptera*) welche sich der Temperatur auf solche Weise anpassen, dass im gemässigten Klima ihre Entwicklung im Sommer stattfindet, während sie in subtropischen Gegenden, in der Nähe ihrer südlichen Verbreitungsgrenze auf die Wintermonate fällt (Bodeheimer). — Ausgeschlossen ist das Auftreten solcher Formen nur in jenen Gebieten, wo entweder der Winter zu heiss, oder der Sommer zu kühl ist, mit anderen Worten, wo entweder zu hohe Jahresminima, oder zu niedrige Jahresmaxima herrschen.

Absolute Jahresminima spielen somit in der gemässigten Zone eine ziemlich untergeordnete Rolle, die Entwicklung wird durch die Sommermaxima ermöglicht, während die Sommerminima, wie ich es im ersten Teil dieser Arbeit gezeigt habe, als

ein das quantitative Vorkommen von Individuen regulierender Faktor von Bedeutung sind. Ähnlich wird in der tropischen Zone die Entwicklung durch die Winterminima ermöglicht, während vermutlich das quantitative Vorkommen von Individuen durch die Wintermaxima kontrolliert wird¹⁾.

Ähnliche Beobachtungen waren bereits in der letzten Zeit in Verbindung mit der vertikalen Verbreitung von Bäumen in Gebirgen durchgeführt worden.

Im Jahre 1919 stellte Brockmann-Jerosch einen deutlichen Parallellismus zwischen dem Verlauf der $+10^{\circ}\text{C}$ Isotherme des wärmsten Monats und der Baumgrenze fest. Noch früher hat Quervain die Übereinstimmung der oberen Baumgrenze in den Alpen mit der Höhe der Mittagstemperatur gefunden. Pearson zeigte neuerlich, dass in den Gebirgswäldern von Arizona und New Mexico die vertikale Verbreitung von Waldbäumen ausschliesslich von Tagesmaxima der Sommermonate abhängt, durch die Minima dagegen garnicht beeinflusst wird. Umso merkwürdiger ist es, dass Szymkiewicz jede Bedeutung der Temperatur in der geographischen Verbreitung von Bäumen ablehnte. Der Fehler dieses so hervorragenden Forschers scheint jedoch darin zu bestehen, dass er seine Aufmerksamkeit ausschliesslich auf die absoluten Jahresminima lenkte und die Maxima gänzlich unberücksichtigt liess. Hätte er die Waldgrenze auf der Halbinsel Kola, mit der er sich befasste, mit der Karte der maximalen Isothermoextremen, statt mit jener der minimalen, selbst in derselben Arbeit von Brooks und Miss Thorman, die ihm vorlag, verglichen, so würde ihm zweifellos, trotz der sehr geringen Genauigkeit dieser Karte für das Gebiet der genannten Halbinsel, die Ähnlichkeit des Verlaufs der beiden Linien auffallen.

¹⁾ Alles gesagte bezieht sich selbstverständlich ausschliesslich auf Landorganismen, oder wenigstens auf solche, die einen Teil ihres Lebens auf dem Festlande verbringen. Die Verbreitungsgrenzen von Wasserorganismen folgen vermutlich ganz anderen Gesetzen und es scheint sehr möglich zu sein, dass wenigstens für gewisse von ihnen sowohl die zirkumpolaren, wie die zirkumtropischen Grenzen mit minimalen Isothermoextremen zusammenfallen (*Gas, terosteus*).

Sollten sich die im vorliegenden Aufsatz geäußerten Meinungen als richtig erweisen, so könnten sie auch für ein Voraus-sagen der Verbreitung mancher organischen Formen von Bedeu-tung sein. Wäre z. B. die nördliche Verbreitungsgrenze einer gewissen Art in Europa genau erforscht, ausserdem aber nur ei-nige wenige, verezelte, über Sibirien zerstreute Standorte der-selben bekannt, so könnte man annähernd auch ihre nördliche Verbreitungsgrenze in Asien bestimmen. Extreme Temperaturen bilden selbstverständlich nur einen von den vielen Faktoren, welche die Möglichkeiten der Tierverbreitung einschränken, nimmt man jedoch in Betracht, dass die Schwankungsamplitude der Tempe-ratur in hohem Grade durch die Feuchtigkeit der Luft bedingt wird, dass ferner die Insolation unter anderen von dem Grade der Wasserdampfsättigung der Luft abhängt, dass andererseits die Temperatur in Verbindung mit der Feuchtigkeit, der Insolation und der Bodenbeschaffenheit für die Verbreitung der Pflanzen massgebend ist, wobei wiederum der Boden seinerseits nicht nur von dem Muttergestein sondern vielleicht noch mehr von der Vegetation, die ihn bedeckt und von deren abgestorbenen Teil-en er sich zum grössten Teil bildet, abhängt, so gelangt man zur Annahme, dass die Karten der Isothermoextremen in der Bio-geographie sich recht vielseitig verwerten lassen.

L I T E R A T U R.

- Bartholomew. Physical Atlas. Part III, Meteorology. London, 1899
 — Physical Atlas. Part V, Zoogeography. London, 1911.
- Bebber. Mittlere und absolute Wärmeextreme in Europa. Himmel u. Erde, Berlin, 1892.
 — Die Verteilung der Wärmeextreme über die Erdoberfläche. Petermanns Mitt. XXXIX, Gotha, 1893.
- Blank-Weissberg. Die Bekämpfung des Anophelismus in Polen im Jahre 1927. Pol. Pism. Ent., VI, Lwów, 1927.
- Brooks a. Thorman. The Distribution of mean annual maxima and mi-nima of temperature over the globe. Geophys. Mem., V, Nr. 44, London, 1928.
- Dahl. Ökologische Tiergeographie. Jena, 1921.
- Doflein. Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena, 1916.

- Drude. Atlas der Pflanzenverbreitung. Gotha, 1887.
- Komarow. Kratkij očerk rastitelnosti Sibiri. Petrograd, 1922.
- Kuntze. Studja porównawcze nad fauną kserotermiczną. Arch. Tow. Nauk. V, Lwów, 1931.
- Lundegårdh. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena, 1925.
- Maas. Lebensbedingungen und Verbreitung der Tiere. Leipzig, 1907.
- Pearson. Studies of climate and soil in relation to forest management in the south-western United States. Journ. of Ecol., XVIII, London 1930.
- Poliński. Anatomisch-systematische und zoogeographische Studien über die Heliciden Polens. Bull. Acad. Pol. Ser. B, Kraków, 1924.
- Spek. Carte géographique de la distribution actuelle de la malaria. Chininum Scriptiones Collectae. Amstelodami, 1925
- Szymkiewicz. Etudes climatologiques. XX. Acta Soc. Bot. Pol., VII, Warszawa, 1930.
- Uvarov. Insects and climate. Trans. Ent. Soc. London, LXXIX, 1931.
- Ward. The climates of the United States. Boston, 1925.

Weitere diesbezügliche Literatur ist in den zusammenfassenden Arbeiten von Uvarov und Lundegårdh zu finden.

Zoologisches Institut
der Hochschule für Bodenkultur zu Warschau.
Warschau, Juli 1931.

Znaczenie temperatur skrajnych w ekologii i biogeografii.

I.¹⁾

W związku z akcją przeciwwzimniczą, prowadzoną w Mokotowie i Czerniakowie pod Warszawą, wykonywane były regularne badania ilościowe na obecność larw widliszków 120 znajdujących się tam zbiorników wody. Mając do dyspozycji otrzymany materiał liczbowy, postanowiłem go wyzyskać dla zbadania związku między zmianami temperatury powietrza a ilościowym występowaniem larw *Anopheles maculipennis* Meig.

Jak wiadomo larwy widliszków żyją tuż pod powierzchnią wody, a temperatura wierzchniej kilkomilimetrowej warstwy wody zmienia się równoległe do zmian temperatury powietrza.

Obserwacje rozpoczęte były w początku maja i trwały do 15 września 1928 r.

Ilościowe występowanie larw widliszków w okresach półmiesięcznych określałem za pomocą przeciętnej ilości larw, znajdujących na jedną próbkę wody we wszystkich zbiornikach wymienionego terenu. — Próbkę pobierane były za pomocą płaskiego naczynia aluminiowego z rączką, o średnicy 15 cm i głębokości 3 cm²⁾. Ponieważ zbiorników badanych co piętnaście dni było 120, a próbek z każdego zbiornika pobierano 10, więc każda moja przeciętna półmiesięczna larw na próbkę wyliczona jest z około 1200 pobranych próbek. Jest to materiał, jak mi się wydaje, wystarczający do wyprowadzenia ogólniejszych wniosków.

¹⁾ Tabelki cyfrowe oraz wykresy odnoszące się do tej części niniejszej pracy znajdują się w tekście niemieckim.

²⁾ Dokładną metodykę pobierania próbek podałem w pracy umieszczonej w Pol. Pism. Ent. z r. 1927.

Na załączonym wykresie [rys. 1] wykreślone są krzywe:

- 1) zmian w ilościowym występowaniu larw widliszków,
- 2) temperatur przeciętnych w tymże okresie czasu, i
- 3) temperatur minimalnych.

Dane pomiarów temperatury otrzymałem z Państwowego Instytutu Meteorologicznego — pochodzą one ze Stacji Meteorologicznej na Stacji Pomp Rzecznych w Warszawie przy ul. Czerniakowskiej.

Temperatury przeciętne są to średnie arytmetyczne z rezultatów codziennych trzykrotnych pomiarów i obliczone są według wzoru $\frac{1}{4} (7h + 13h + 2 \times 2h)$ używanego stale przez polską sieć meteorologiczną; temperatury minimalne podaję w cyfrach rzeczywistych, t. j. punkty krzywej temperatur minimalnych na moim wykresie oznaczają rzeczywiste minima notowane w danych okresach. Wykres wskazuje, że nasilenie ilościowego występowania larw zależne jest nie od temperatur przeciętnych, a od temperatur minimalnych, które mogą wybitnie zahamować rozwój anofelizmu, jak np. w pierwszej połowie czerwca, kiedy to temperatura minimalna spadła z $+5,8^{\circ} \text{C}$ do $+1,7^{\circ} \text{C}$, a ilość larw na próbkę mimo podniesienia się temperatury przeciętnej o $0,9^{\circ}$ spadła o 67% poprzedniej. Podobnie a może jeszcze bardziej potwierdza poprzednie twierdzenie wzrost ilościowy larw w drugiej połowie lipca niezależnie zupełnie od spadku w tym czasie temperatury przeciętnej.

Co się tyczy temperatur maksymalnych, to jak widać z tabelki I (str. 290) wahania ich zupełnie na zmiany w ilościowym występowaniu larw widliszków nie wpływały.

Wzrost ilości larw na próbkę jest równoległy do wzrostu temperatur minimalnych, jeżeli te ostatnie nie przekroczyły $+9^{\circ} \text{C}$, t. zn., że wrazie szybszego wzrostu temperatur minimalnych szybciej też wzrasta ilość larw na próbkę, wrazie zaś powolniejszego wzrostu względnie spadku temperatur minimalnych powolniej wzrasta względnie spada ilość larw. Po przekroczeniu temperatury minimalnej $+9^{\circ} \text{C}$ ilość larw na próbkę wzrasta znacznie szybciej, mimo zwolnienia tempa wzrostu temperatury minimalnej.

Ilustruje to wykres następny [rys. 2]. Wykres ten przedstawia zmiany różnic przyrostów względnie spadków ilości larw na próbkę w związku ze zmianami przyrostów względnie spadków temperatur minimalnych w tych samych okresach. Zgodność obu krzywych

jest zupełna, oprócz dwu odcinków, które na wykresie 1 odpowiadają punktom temperatur minimalnych, znajdujących się ponad linią $+ 9^{\circ} \text{C}$; kiedy temperatura minimalna staje się znowu mniejsza od $+ 9^{\circ} \text{C}$, krzywe z powrotem się uzgadniają. — W wykresie powyższym uwzględniłem przyrost ilości larw na próbkę rzeczywisty, a nie stosunkowy, gdyż: 1) ilość larw w każdym okresie następnym nie zależy od ilości larw w okresie poprzednim, a tylko od ilości wyskrzydłych komarów i 2) porównuję go też z przyrostem temperatur absolutnych w stopniach Celsjusza.

Co się tyczy przyrostu larw na próbkę w stosunku do przyrostu temperatury minimalnej o 1°C , to zależny on jest od wysokości tej temperatury (patrz tabelka II, str. 292). Przy temperaturach minimalnych niższych jest on mniejszy, przy wyższych — większy. To samo dotyczy i zmniejszania się ilości larw przy spadkach temperatur minimalnych. Przedstawiam to na rys. 3. Przyrost larw na próbkę w stosunku do przyrostu temperatury minimalnej o 1°C obliczałem przez podzielenie różnicy ilości larw z dwu sąsiednich okresów przez różnicę temperatur minimalnych z tychże okresów — jako średnią temperaturę minimalną brałem średnią arytmetyczną z ilości stopni dwu sąsiednich temperatur minimalnych.

Krzywe przezemnie otrzymane podobne są zupełnie do krzywej czasu rozwoju *A. maculipennis* otrzymanej przez Kiselewą oraz krzywych czasu rozwoju, zużycia tlenu oraz wydzielania dwutlenku węgla otrzymanych w warunkach eksperymentalnych przez różnych autorów (Buddenbrock u. Rohr, Cook, Krogh, Janisch, Heller) dla innych gatunków owadów w związku ze zmianami temperatury otoczenia. Zaznaczyć należy, że każdy punkt tamtych krzywych otrzymywany był przy temperaturze utrzymywanej na stałym poziomie. Pozwala to więc przypuścić, że, mimo iż jako podstawa załączonego wykresu wzięta była stosunkowo mała ilość punktów, nie odbiega on zbytnio od rzeczywistości.

Podając powyższe fakty, nie wchodzę zupełnie w mechanizm oddziaływania temperatury na ilościowe występowanie larw *A. maculipennis*. Być może zmiany temperatury minimalnej wpływają hamująco na ilość kopulacji *imagingum* lub na składanie jaj przez samicę, lecz równie prawdopodobnym jest, że temperatura minimalna wpływa na wykluwanie się larw z jaj lub na ilość larw

przeżywających, podczas gdy część z nich pewnych minimów nie przetrzymuje i ginie. — Tę pracę czysto statystyczną wyjaśnić nie może.

II.

Powyższe rozważania nasunęły mi myśl, że może temperatury skrajne (minimalne i maksymalne) odgrywają w ogóle w fenologii zwierząt znacznie ważniejszą rolę od temperatur przeciętnych. Dotychczas wiele pojawów w świecie zwierzęcym wiązane było z dojściem temperatury przeciętnej dziennej do pewnej wysokości, tymczasem możliwe jest, że np. parzenie się żab łatwiej da się powiązać z pewną zwyżką temperatury minimalnej, a przepoczwarzanie się chrabąszczy z pewną zwyżką temperatury maksymalnej, niż ze zmianami temperatur przeciętnych.

Jeżeli to założenie było słuszne, to w takim razie temperatury skrajne powinnyby mieć także zasadnicze znaczenie w biogeografji, działając jako czynnik ograniczający możliwość zasięgu poszczególnych form organicznych. W takim razie, niektóre organizmy nie przekraczałyby pewnych izotermoekstremów¹⁾ maksymalnych, inne zaś izotermoekstremów minimalnych, a zarówno jedne jak i drugie przebiegają zupełnie niezależnie od izoterm przeciętnych rocznych.

Dla sprawdzenia powyższego wniosku porównałem pewną ilość map rozmieszczenia zwierząt i roślin z mapami izotermoekstremów. Odrazu na pierwszy rzut oka okazało się, że rozmieszczenie większości gatunków, względnie wyższych jednostek taksonomicznych dochodzących do dalekiej północy ma granicę północną zasięgu zupełnie zgodną z przebiegiem izotermoekstremów maksymalnych, granice zaś wielu gatunków w okolicach okołozwrotnikowych przebiegają zgodnie z izotermoekstremami minimalnymi.

Podam kilka przykładów, opierając się, jeżeli chodzi o rozmieszczenie zwierząt, przeważnie na części zoogeograficznej atlasu Bartholomew'a, w stosunku do rozmieszczenia roślin na mapach Drude'go i mapie załączonej do skrótu flory Syberji Komarowa. Co się tyczy wiadomości o przebiegu izotermoekstremów, to czerpię je z map załączonych do prac Bebbert'a, ze skorygowanych przez samego autora map Bebbert'a umieszczonych

¹⁾ Izotermoekstremy=linje równych średnich temperatur skrajnych rocznych

w części meteorologicznej atlasu Batholomew'a oraz z pracy Brooks'a i miss Thorman. Zaznaczyć muszę, że dane te o przebiegu izotermokstremów pozostawiają bardzo wiele do życzenia: klasyczne mapy Bebbber'a wykonane były w końcu ubiegłego stulecia, gdy światowa sieć meteorologiczna była znacznie rzadsza niż obecnie, a mapy w °F umieszczone w pracy Brooks'a i miss Thorman opierają się wyłącznie na 12 rocznikach „Réseau Mondial” uwzględniając z nich nb. tylko te stacje, które w tym czasie (1919—1921) podały przynajmniej sześciokrotnie absolutne roczne maksima względnie minima — przez odrzucenie pozostałych stacyj zyskały, ma się rozumieć, na ścisłości tabele liczbowe, ale zato ograniczenie ilości punktów, stanowiących podstawę wykresu doprowadziło do tego, że izotermokstremy można było przeprowadzać nader dowolnie, co oczywiście znacznie obniża ich ścisłość, stawiając je, poza Afryką i Ameryką Południową, znacznie poniżej map Bebbber'owskich — w tych dwu tylko częściach świata są one od Bebbber'owskich wierniejsze. Z tego też powodu będę podawał rozmieszczenie organizmów w stosunku do izotermokstremów tylko z przybliżoną dokładnością do 5° C — dokładność większa wymagałaby wykreślenia nowych map izotermokstremów, które byłyby oparte poza „Réseau Mondial” na innych jeszcze stacjach tam nieuwzględnionych. To jest też powodem, dlaczego nie załączam tymczasem do tej części artykułu mappek.

A więc na północnej półkuli północny zasięg:

	zgodny jest z izotermokstremą maksymalną
<i>Sorex (Mammalia)</i>	+ 15° C
<i>Lynx</i> "	+ 25° C
<i>Ursus</i> "	+ 25° C
<i>Castor</i> "	+ 20° C
<i>Alaudidae (Aves)</i>	+ 15° C
<i>Picidae</i> "	+ 25° C
<i>Accipitrinae</i> "	+ 20° C
<i>Buteoninae</i> "	+ 20° C
<i>Cygnus</i> "	+ 15° C
<i>Rana (Amphibia)</i>	+ 20° C
<i>Pupa (Mollusca)</i>	+ 25° C
<i>!Valvata</i> "	+ 20° C
<i>Papilio (Lepidoptera)</i>	+ 20° C
<i>Apatura</i> "	+ 30° C
<i>Carabus (Coleoptera)</i>	+ 20° C
<i>Cicindela</i> "	+ 25° C

Granica zasięgu południowego tego ostatniego rodzaju na południowej półkuli pokrywa się też z tą samą izotermoekstremą.

Jeżeli teraz zwrócić się do rozmieszczenia roślin, to zauważyć łatwo, że zarówno na północnej jak i na południowej półkuli granica zasięgu drzew pokrywa się dość dokładnie z izotermoekstremą maksymalną $+25^{\circ}\text{C}$. Pozatem północna granica zasięgu sosny w Syberji pokrywa się ściśle z izotermoekstremą maksymalną $+30^{\circ}\text{C}$, a granica *Larix sibirica* L d b. z izotermoekstremą maksymalną $+25^{\circ}\text{C}$.

Najbardziej wyraźnie widoczne jest to na półwyspie Kola i półwyspie Tajmyrskim. Izotermoekstrema maksymalna $+25^{\circ}\text{C}$ przebiega na półwyspie Kola w ten sposób, że odcina ona północne jego wybrzeże, następnie biegnie na południe od półwyspu Kanin, dalej mniej więcej równoległe do koła podbiegunowego i na długości 150° O skręca gwałtownie w kierunku SSW przecinając wybrzeże morza Ochockiego koło m. Ochocka. Izotermoekstrema maksymalna $+20^{\circ}\text{C}$ przebiega bardziej na północ od północnych brzegów Europy i odcina w Azji tylko północną część półwyspu Samojedów, ziemie przyległe do półwyspu Tajmyrskiego oraz półwysep Czuczów i północną część Kamczatki. Otóż gatunki, które w północnej Europie sięgają aż do wybrzeży Oceanu Lodowatego, jeżeli nie dochodzą do niego w północnej Azji, pozostawiają wolne tylko półwyspy Samojedów, Tajmyrski i okolice przyległe, oraz półwysep Czuczów; gatunki zaś, które w Europie nie przekraczają linii biegnącej przez północną część półwyspu Kola i na południe od półwyspu Kanin, mają granicę swą w Azji przesuniętą znacznie bardziej na południe.

Z innych okolic świata ograniczę się do następujących przykładów: rodzina *Ilysiidae* (*Ophidia*) występuje w Azji tylko na archipelagu Malajskim, półwyspie Malakka, w zachodniej części półwyspu Indochińskiego i na Celjonie, oraz w Ameryce Południowej wyłącznie w Wenezueli i Gujanie — są to jedyne kraje na kuli ziemskiej, gdzie temperatura minimalna nie spada nigdy poniżej $+20^{\circ}\text{C}$. Obecnie żyjące *Sirenia* (*Mamm.*) występują wyłącznie przy brzegach mórz, gdzie temperatura minimalna nie spada nigdy poniżej $+10^{\circ}\text{C}$. Rodzaj *Lucanus* (*Col.*) posiada rozsiedlenie ograniczone na północy izotermoekstremą maksymalną $+30^{\circ}\text{C}$, na południu zaś izotermoekstremą minimalną 0°C . Najbardziej jednak uderzające jest rozmieszczenie *Plasmodium falciparum* (*Haemosporidia*). Jeżeli spojrzeć na mapę rozmieszczenia malarji

Doflein'a, to stwierdzić można, że *P. falciparum* występuje tylko w tych okolicach, gdzie temperatura minimalna nie spada przeciętnie poniżej zera. Występuje więc ono w całej Afryce z wyjątkiem Sahary, Abisynji i Kraju Przylądkowego, w Europie zasięg jego ogranicza się do wybrzeża morza Śródziemnego, w Azji północna jego granica biegnie przez Azję Mniejszą, południową Persję, Himalaje w kierunku Formozy, w Australji zaś południowa granica biegnie wzdłuż północnego wybrzeża, odcinając półwysep York — są to wszystko linje przebiegu izotermoekstremy zerowej. Tak samo zgodny z izotermoekstremą minimalną 0° jest zasięg *P. falciparum* w Ameryce północnej i południowej. *Plasmodium falciparum* jest jeszcze z jednego względu dobrym przykładem wpływu temperatur skrajnych na rozmieszczenie zwierząt: wiadomo, że po wojnie w związku z migracjami wielkich mas ludzkich nasilenie malarji w wielu krajach Europy znacznie wzrosło, a nawet pojawiła się ona tam, gdzie jej przedtem nigdy nie obserwowano. Przytoczę chociażby, że w Polsce mieliśmy w r. 1921 przeszło 51000 wypadków malarji, podczas gdy obecnie praktycznie można powiedzieć, że malarji w Polsce niema (\pm 300 wypadków rocznie na 32000000 ludności), a notowano wypadki malarji i w Archan-gielsku. W tymże czasie i zasięg *P. falciparum* też, wprawdzie nie tak znacznie, lecz poważnie rozszerzył się na północ. Mimo to w przeciągu kilku lat zaledwie wrócił on do swych poprzednich granic — naturalnych granic zasięgu. Wytlumaczyć tego inaczej niż wpływem klimatu niesposób.

Metoda określania możliwości zasięgów geograficznych organizmów za pomocą porównywania ich rozmieszczenia z mapami izotermoekstremów jest znacznie prostsza od dotychczas istniejącej metody Cook'a, który wykreśla granicę zasięgu owadów za pomocą dość skomplikowanych „klimatogramów” opartych na temperaturze przeciętnej i opadach. Klasyczny przykład Cook'a, rozmieszczenie *Porosagrotis orthogonia* Morr. (*Lep.*) w Stanach Zjednoczonych da się równie dobrze wytłumaczyć izotermoekstremami +38°C i -30°C jak i skomplikowanym klimatogramem.

Hipoteza, że temperatury skrajne są czynnikiem ograniczającym możliwość ekspansji terytorjalnej organizmów, dawno już zresztą błąka się po literaturze. Dość wspomnieć, że zwracali na nią już uwagę m. i. Maas, Poliński, Kuntze; Dahl w swym

podręczniku zoogeografii ekologicznej wspomina o tem, że granice zasięgów niektórych gatunków zależne są czasami nie od temperatur przeciętnych, a od minimalnych względem maksymalnych; Sanderson w r. 1908 twierdził, że w Ameryce północnej północny zasięg *Crioceris asparagi* L. (Col.) pokrywa się z izotermą ekstremą minimalną — 23° C (— 10° F).

Powodem jednak, że przypuszczenie to nie zostało przyjęte jako ogólnie działająca reguła, jest to, że przyjmowano dotychczas, iż czynnikiem ograniczającym w okolicach podbiegunowych są minima temperatury, które działają na organizmy zabójczo, temperatury zaś maksymalne są czynnikiem ograniczającym w okolicach okołozwrotnikowych.

Nie zwrócono na to uwagi, że temperatura ekologiczna t. j. ta temperatura, która w rzeczywistości na organizm działa w pewnych porach roku, odbiega znacznie od temperatur notowanych przez stacje meteorologiczne. Wiemy przecież dobrze, że większość zwierząt w okolicach podbiegunowych w zimie, a w okolicach tropikalnych w lecie chroni się od działania temperatur skrajnych w ten sposób, że chowa się do kryjówek, gdzie skala wahań temperatury jest znacznie węższa, to też właściwie ważne są dla nich tylko temperatury tych pór roku, kiedy odbywa się ich rozród, gdyż wtedy tylko są one na działanie temperatury powietrza wystawione. To samo zresztą da się powiedzieć i o roślinach: oziminy w naszym klimacie przetrzymają bardzo znaczne mrozy w zimie, podczas gdy poważnie szkodzą im małe nawet, kilkostopniowe przymrozki wiosenne.

Zresztą wiele nasion, zarówno jak i zimowych jaj skorupiaków, wymaga jako koniecznego bodźca rozwojowego silnego przemarznięcia, podczas gdy sama roślina lub skorupiak mogą się rozmnażać tylko przy dość wysokiej temperaturze letniej, a więc nie mogą one przebywać w tych okolicach, gdzie są albo za wysokie minima, albo za niskie maksima roczne. Pozatem wiele organizmów, jak np. *Pieris brassicae* L. (Lep.), przystosowuje się do temperatury w ten sposób, że w klimacie umiarkowanym rozwój ich odbywa się w lecie, podczas gdy w okolicach podzwrotnikowych, tam gdzie przebiega ich południowa granica zasięgu, czas rozwoju przypada na zimę (Bodenheimer), to też i one wymagają klimatu, gdzie jest dostatecznie ciepłe lato lub dostatecznie zimna zima.

Absolutne roczne minima w strefie umiarkowanej odgrywają więc rolę względnie podrzędną, umożliwiając zaś rozwój maksima letnie, a minima letnie, jak to wykazałem w pierwszej części tej pracy, mają rolę regulatora ilościowego występowania osobników. Tak samo w strefie podzwrotnikowej umożliwiając rozwój zimowe minima, a według wszelkiego prawdopodobieństwa, kontrolerem ilościowego występowania osobników będą tam i temperatury zimowe maksymalne.¹⁾

Podobne obserwacje robione już były w ostatnich czasach dla drzew w związku z ich zasięgiem pionowych w górach.

Wr. 1919 wybitny paralelizm między izotermą najcieplejszego miesiąca $+10^{\circ}\text{C}$ a granicą drzew stwierdził Brockman-Jerosch. Przedtem jeszcze Quervain stwierdził zgodność górnej granicy drzew w Alpach z średnią temperaturą mierzoną w południe. Ostatnio Pearson w lasach górskich stanów Arizony i Nowego Meksyku stwierdził, że zasięg pionowy drzew leśnych zależy wyłącznie od maksimów dziennych miesiący letnich, a zupełnie jest niezależny od minimów. — Dlatego też wysoce dziwnem się wydaje, dlaczego Szymkiewicz odmówił temperaturze wszelkiego znaczenia w geograficznym rozmieszczeniu drzew. Błąd prawdopodobnie powstał stąd, że badacz ten zwrócił wyłącznie uwagę na minima absolutne roczne i zupełnie pominął maksima. Jeżeliby był porównał granicę lasu na półwyspie Kola, którą się zajmował, z mapą izotermoekstremów maksymalnych zamiast minimalnych nawet z tej samej pracy Brooks'a i Miss Thorman, którą się posługiwał, to niewątpliwie, nawet mimo bardzo małej dokładności tej mapy dla omawianego półwyspu, podobieństwo przebiegu obu linii musiałoby go zastanowić.

O ileby poglądy w niniejszym artykule zawarte okazały się słuszne, to miałyby one znaczenie dla przepowiadania zasięgu

¹⁾ Ma się rozumieć wszystko dotychczas napisane odnosi się wyłącznie do organizmów lądowych, lub takich, które część życia przynajmniej spędzają na lądzie. Granice zasięgów organizmów wodnych podlegają prawdopodobnie zupełnie innym prawom i jest bardzo możliwe, że granice niektórych z nich zarówno subarktyczne jak i subropikalne pokrywają się izotermoekstremami minimalnymi (*Gasterosteus*)

pewnych form organicznych. Np. jeżelibyśmy znali dokładnie północną granicę rozmieszczenia pewnego gatunku w Europie i wiedzieli tylko, że znajduje się on w kilku rozrzuconych punktach Syberji, to można by było z dużym przybliżeniem określić jego zasięg północny w Azji. Oczywiście zdają sobie dokładnie sprawę, że temperatury skrajne są tylko jednym z wielu czynników ograniczających możliwość rozsiedlenia zwierząt, ale jeżeli wziąć pod uwagę, że amplituda wahań temperatury uwarunkowana jest w znacznym stopniu wilgotnością atmosfery, że usłonecznienie zależy m. i. od stopnia nasycenia atmosfery parą wodną, że z drugiej strony temperatura warunkuje wraz z wilgotnością, usłonecznieniem i głębą rozmieszczenie roślin i że gleba zależna jest nie tylko od podglebia, ale bardziej może nawet od roślinności, którą jest pokryta i z której obumarłych części w znacznym stopniu się tworzy, to przypuścić można, że jednak mapy izotermoekstremów dadzą nam w biogeografji względnie dużo.

Zakład Zoologii
Szkoly Głównej Gospodarstwa Wiejskiego.
Warszawa, w lipcu 1931 r.
