

# Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden.

Von

Dr. August Weismann,  
Professor in Freiburg im Breisgau.

Abhandlung VI und VII.

---

Mit Tafel VIII—XIII.

---

## VI.

### Samen und Begattung der Daphnoiden.

Was bisher über die Samenelemente der Daphnoiden bekannt geworden ist, genügt wohl kaum, um irgend eine morphologische, oder physiologische Frage in Bezug auf diese Elemente zu beantworten, sobald dieselbe nicht nur in Bezug auf eine einzelne Art, sondern auf die ganze Thiergruppe gestellt wird. Wohl sind sehr verschiedenartig gestaltete Samenelemente von vielen Gattungen beschrieben worden, die Verschiedenheit schien aber so gross, dass man sich wohl fragen musste, ob sie nicht darauf beruhen könne, dass ein Theil dieser Samenkörper erst im weiblichen Organismus seine letzte Reife erhalte — wie das ja auch von andern Crustaceen bekannt ist. War es doch auch vermuthet worden, dass die »Strahlencellen« der Dekapoden sich in »Samenfäden« auflösen möchten, nachdem sie den Hoden bereits verlassen hätten und ähnliche Zellen kommen auch bei einzelnen Daphnoiden vor.

Andererseits waren aber auch die physiologischen Eigenschaften der Samenelemente nichts weniger, als sicher bekannt. Viele galten für »starr«, andere sollten »amöbenartige Bewegungen, rasches Aussenden feiner Fortsätze« zeigen, aber man wusste weder zu sagen, ob das Erstere denn eine Befruchtung ermögliche, noch wie das Zweite für eine solche verwerthbar sei.

Dies hing dann wiederum damit zusammen, dass die Begattung der Daphnoiden zwar von einigen Arten oft gesehen, aber nicht im Wesentlichen erkannt war. Wohin der Same bei der Begattung gelangt, war

äusserst zweifelhaft, einige vermutheten, er werde in den Brutraum entleert, andere postulirten eine »innere« Begattung, dachten aber, dass dafür ein besonderer, noch nicht erkannter Canal beim Weibchen vorhanden sein müsse, der sogar in einem Falle (*Bythotrephes*) auch wirklich nachzuweisen versucht wurde.

Ich beanspruche nun keineswegs, alle diese Fragen gelöst zu haben, aber vielleicht doch einen Theil derselben; auch knüpfen sich Fragen von allgemeinerer Bedeutung an dieses, wie an jedes Thema. Was mich daran besonders anzog, war der Gedanke, es könne hier vielleicht gelingen, einen Einblick in die Ursachen zu erhalten, welche die so sehr verschiedenen Formen der Samenelemente bestimmen, einen Einblick in den Zusammenhang zwischen der Grösse, Gestalt und Beweglichkeit der Samenzelle und der Art und Weise der Begattung und Befruchtung. Wenn auch solche Fragen nicht an einer einzelnen Thiergruppe völlig gelöst werden können, so ist es doch wohl möglich, sie von dieser oder jener Seite her zu fördern, und eine Thiergruppe, die in sich so compact und geschlossen dasteht, dabei aber zugleich eine so auffallende Verschiedenheit der Samenelemente besitzt, schien mir dazu nicht schlecht geeignet.

Es hat mir anfänglich fern gelegen, auch die Histogenese der Samenzellen mit in die Untersuchung zu ziehen. Erst nachträglich, als ich durch zufällig sich aufdrängende Beobachtungen erkannte, dass auch in dieser Hinsicht nicht uninteressante Resultate zu erlangen seien, wandte ich auch diesem Punkte einige Aufmerksamkeit zu. Damit möge die Lückenhaftigkeit gerade dieser Angaben entschuldigt sein. Wer selbst über Daphnoiden gearbeitet hat, weiss, dass man gerade in diesem Punkte nur schwer früher Versäumtes nachholen kann, weil die männlichen Thiere nicht zu jeder Zeit zu Gebote stehen.

Ich beginne mit einer speciellen Musterung der Haupttypen der Daphnoiden in Bezug auf die Beschaffenheit und Genese ihrer Samenelemente, sowie auf die Art und Weise, in welcher bei ihnen die Begattung vor sich geht. Auf diesen speciellen Theil folgt dann der allgemeine, der die gewonnenen Resultate zusammenfasst und unter allgemeinen Gesichtspunkten verarbeitet.

## I. Samen und Begattung bei den Sidinen.

### 1. Die Gattung *Daphnella* Baird.

Ich stelle diese Gattung voran, weil ich bei ihr mit vollkommenster Sicherheit den Vorgang der Begattung nachweisen kann.

Die Samenelemente bestehen aus rundlichen oder ovalen Zellen von

sehr bedeutender Grösse (Breite 0,042, Länge 0,049—0,055 mm). Der helle, mit punktförmigem Nucleolus versehene Kern ist klein, der Zellkörper sehr blass, fast ganz homogen und sehr weich, wie man bei den starken peristaltischen Contractionswellen, welche fortwährend über den Hoden des lebenden Thieres hinlaufen, sehr schön beobachten kann. Die Samenzellen verändern dabei ihre Form wie flüssiger Brei, werden abwechselnd dünn und wieder dick, bald vorn, bald hinten eingeschnürt, ohne aber dabei jemals ihre scharfen und dunkeln Grenzlinien zu verlieren (Fig. 10 a—e).

Bei der bedeutenden Grösse der Samenzellen, welche fast  $\frac{1}{10}$  der Länge des ganzen Thieres (4 mm) besitzen, können ihrer nur wenige gleichzeitig im Hoden Platz finden (Fig. 8), in der Regel liegen nicht mehr als zehn bis vierzehn reife Zellen in einreihiger Säule hintereinander, dann folgen noch ebensoviele halbwüchsige, und in der blinden Spitze, dem Keimlager (*Kl*) des Hodens, eine grössere Menge ganz jungen, noch nicht differenzirten Zellenmaterials, d. h. Kerne in homogenem Protoplasma eingebettet. Zellgrenzen konnte ich wenigstens hier so wenig sichtbar machen, wie an der entsprechenden Stelle des Ovariums, mit dem der Hoden auch in Form und Lage die grösste Aehnlichkeit besitzt. In Wasser verändern sich die Samenzellen rasch, quellen ruckweise, oft unter sonderbaren Verkrümmungen (Fig. 8 Sz''') auf, werden ganz blass und lösen sich schliesslich auf. Sehr auffallend war mir ihre Eigenschaft durch Druck im engen Vas deferens fein längsstreifig zu werden (Fig. 8 Sz' und Sz'').

Daphnella besitzt ein Begattungsorgan und zwar im Verhältniss zum Körper jedenfalls das grösste von allen Daphnoiden (Fig. 7 u. 8). Schon der Entdecker des Thierchens, LIÉVIN, hat die »stiefelförmigen Anhänge« des Männchens gesehen und richtig gedeutet<sup>1)</sup>. Seine Abbildung des sehr eigenthümlichen Organs ist allerdings ungenügend. Es sind ganz helle, dünnwandige Schläuche, von bedeutender Dicke und an Länge die Schwanzkrallen überragend. Sie entspringen nicht genau von der Stelle, an welcher bei Sida die Geschlechtsöffnung liegt, d. h. am Bauch an der Grenze zwischen Abdomen und Postabdomen, sondern etwas mehr an der Seite des Thieres.

LIÉVIN's Ausdruck »stiefelförmig« ist vollständig berechtigt, das Ende ist quer abgestutzt und in zwei Spitzen ausgezogen; unmittelbar hinter (nicht in) der medianen Spitze, dem Absatz des Stiefels, liegt die Mündung des Vas deferens. Wie ich schon bei früherer Gelegenheit

1) »Die Branchiopoden der Danziger Gegend«. Danzig 1848. p. 22 und Taf. IV, Fig. 5.

hervorgehoben habe, entspricht die Endfläche dieses Begattungsorgans genau dem quergestellten ovalen Wall, der die Oeffnung des Oviductes beim Weibchen umgibt und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Begattung durch Aufeinanderpressen der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen geschieht. Beide Stiefel werden dabei gleichzeitig wirken können, denn sie stehen ebenso weit auseinander, als die Eileitermündungen, und von der ringförmigen Vulva wird der Penis wie von einem Saugnapf festgehalten werden, wenn wenigstens die feinen Fäden, welche von dem Wulste nach allen Seiten hin abgehen, als Muskelfasern gedeutet werden dürfen. Ob auch das männliche Organ activ ansaugend wirken kann, muss ich unentschieden lassen. Muskeln konnte ich in demselben nicht erkennen; gefüllt ist es mit klarer Flüssigkeit, die wohl nichts Anderes sein wird als Blut, und sehr wahrscheinlich wird es bei der Begattung durch Blut noch mehr angeschwellt werden.

Dass nun wirklich die Begattung durch die Oeffnung des Eileiters geschieht, dass diese demnach als weibliche Geschlechtsöffnung zu bezeichnen ist, dass ferner beide Penis gleichzeitig wirken, das beweist Figur 13, welche die beiden Oviducte eines Weibchens darstellt, welches je ein reifes Winterei in jedem Eierstock enthielt<sup>1)</sup>. Ich habe schon früher den Theil *Rs* als Receptaculum seminis gedeutet. In diesem Falle liegt nun in jedem Receptaculum eine unzweifelhafte Samenzelle, in welcher durch Essigsäure auch der vorher unsichtbare Kern deutlich gemacht wurde. Die rechtwinklige Biegung, welche der Eileiter macht, wenn er vom Receptaculum zur Vulva emporsteigt, konnte in dieser Dorsalansicht nicht wiedergegeben werden.

Ende October ist es nicht schwer Weibchen aufzufinden, welche Samen im Receptaculum enthalten. Gewöhnlich ist es nur eine Samenzelle, doch habe ich auch Fälle beobachtet, in denen zwei oder drei Zellen vorhanden gewesen sein müssen, der Grösse der Samenmasse nach zu urtheilen, denn nicht immer gelingt es, die Kerne deutlich zu machen. Eine einzige Zelle würde übrigens zur Befruchtung genügen, da niemals mehr als ein Ei in einem Ovarium gebildet wird.

Die Begattung von *Daphnella* wird also so vor sich gehen, dass das Männchen sich mit seinen Fuss-Haken an dem unteren Schalenrand des Weibchens festklammert, und nun während Letzeres den ganzen Rumpf stark abwärts beugt, die geschwellten Begattungsorgane den Vulven aufheftet. Die Stellung des Männchens ist durch seine Klammerhaken des ersten Fusspaares gegeben.

Wenn LIÉVIN und Andere das Vorhandensein besonderer Copula-

1) Nachträglich wurde der linke Eileiter aus Mangel an Raum weggelassen.

tionsorgane daraus zu erklären suchen, dass »der Contact mit der weiblichen Geschlechtsöffnung bei der Kürze des Schwanzes« sonst unmöglich sein möchte, so ist dies deshalb nicht ganz richtig, weil bei den Sidinen niemals die männliche Geschlechtsöffnung an der Spitze des Postabdomen (»Schwanzes«) liegt, sondern vielmehr sehr weit davor an der Ventralseite des Abdomen. Die Kürze des Schwanzes ist also ganz gleichgültig in Bezug auf die Begattung und die Nothwendigkeit eines Copulationsorgans liegt offenbar nicht in einer Eigenthümlichkeit des männlichen Körpers, sondern vielmehr in der ausserordentlichen Länge der weiblichen Schale, welche noch über die Basis der Schwanzborsten hinausragt und welche eine directe Annäherung der männlichen Oeffnungen an die viel weiter nach vorn gelegenen Vulven unmöglich machen würde, lägen dieselben nicht auf dem weit vorstreckbaren Penis.

Beobachtet habe ich die Begattung so wenig, als LIÉVIN, obgleich ich die Thiere in Massen während ihrer Sexual-Periode vor mir hatte.

## 2. Die Gattung *Latona* Straus.

Die Samenelemente sind denen von *Daphnella* ähnlich, aber viel kleiner. Es sind blasse, kernhaltige Zellen (Durchmesser: 0,023 mm), welche in grosser Menge den nach vorn kolbig anschwellenden Hodenschlauch füllen (Fig. 6 B). Sie sind rundlich und zeigen die auffallenden, passiven Gestaltveränderungen nicht, wie bei *Daphnella*, vermuthlich eben wegen ihrer Kleinheit, die ein directes Quetschen durch die peristaltischen Bewegungen der Hodenwand nicht zulässt, da immer viele Zellen neben- und übereinander liegen und leicht ausweichen können. In Wasser quellen sie rasch auf.

Auch *Latona* besitzt zwei Copulationsorgane, die an derselben Stelle entspringen, wie bei *Daphnella*, d. h. an der Seite des Abdomen; G. O. SARS hat sie zuerst abgebildet<sup>1)</sup>. In Bezug auf ihre Länge stimmen sie ganz mit *Daphnella*, d. h. sie überragen die Spitze der Schwanzklauen um ein Geringes, in Bezug auf ihre Gestalt aber weichen sie bedeutend ab, denn sie sind walzig, nahe der Wurzel am dicksten, gegen das Ende hin verjüngt und dort schräg abgestutzt, ohne breite Saugfläche. Sie hilden zusammen etwa die Gestalt einer Leyer (von oben gesehen), da sie geschweift verlaufen und mit den Spitzen gegeneinander geneigt sind.

Das Alles lässt auf einen etwas verschiednen Modus der Begattung

1) G. O. SARS, Norges Ferskvandskrebssdyr. Christiania 1865. Taf. III, Fig. 16.

schliessen. Dennoch zeigt die weibliche Geschlechtsöffnung keine wesentliche Verschiedenheit weder von *Daphnella*, noch von *Sida*. Es ist derselbe quergestellte Doppelwulst, durch viele radiär ausgespannte Fäden an der Haut befestigt und zwischen den beiden Lippen der Vulva die schmale und lange Spalte, die sich aber sofort in einen engen Canal fortsetzt.

Auch hier folgt auf den rechtwinklig gebogenen engen Eileiter, den man seiner Function nach auch als Scheide bezeichnen könnte, ein weiter, sackförmiger Theil, das *Receptaculum seminis*, in welchem ich auch einmal und zwar Ende October einen Haufen Samenzellen liegen sah. Wenn auch ihre Kerne undeutlich blieben, so stimmte doch Form und Grösse vollständig.

Bei *Latona* ist es nicht so leicht, wie bei *Daphnella* sich über die Nothwendigkeit eines besonderen Copulationsorgans Rechenschaft zu geben. Die Schale reicht hier nicht weiter zurück, als bei *Sida*, die Vulven befinden sich nur Wenig vor dieser vom Schalenrand berührten Stelle und man sollte also erwarten, dass sie auch ohne weit vorragendes *Vas deferens* erreicht werden könnten, so gut wie dies bei *Sida* möglich ist.

Nun kann zwar ein und derselbe Zweck zuweilen gleich gut auf verschiedenem Wege erreicht werden, ich glaube aber doch, dass der Grund dieser Verschiedenheiten tiefer liegt, dass nämlich trotz der anscheinenden Gleichheit der Copulations-Bedingungen ein wesentlicher Unterschied stattfindet. Darauf deutet schon der Umstand, dass von allen näher bekannten *Sidinen*-Gattungen allein die männliche *Latona* des Greifhakens am ersten Fusspaarentbehrt. Dieser dient bekanntlich zum Anklammern an der Schale des Weibchens und zwar wird damit überall, wo man es beobachten konnte, der Schalenrand wie mit einer Scheere von beiden Flächen her gefasst. Schon aus dem Bau des Hakens, wie er z. B. bei *Sida*, aber auch bei *Daphninen* und *Lynceinen* überall vorkommt, kann man entnehmen, dass er die Fläche der Schale überhaupt nicht fassen kann. Wenn nun dieser Haken bei *Latona* fehlt, so klammert sich also hier das Männchen nicht am Schalenrand fest, und daraus kann geschlossen werden, dass es überhaupt eine andere Stellung bei der Begattung einnimmt, als die verwandten Arten, denn ohne sich festzuklammern könnte es nicht in der Stellung von *Daphnella* unten am weiblichen Körper hängen bleiben. Nimmt man nun hinzu, dass *Latona* im Gegensatz zu *Daphnella* wenig schwimmt, meist vielmehr sitzt, aber nicht wie *Sida* mit dem Rücken festgeheftet, sondern auf dem Bauch liegend, dass sie sogar auf dem Bauch umherrutscht,

so kann man — auch ohne je die Begattung direct beobachtet zu haben — mit Sicherheit schliessen, dass dieselbe in sitzender Stellung vorgenommen wird, dass dabei das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzt, und zwar weiter nach vorn, weil es sonst herunterrutschen müsste und dass die Nothwendigkeit eines Copulationsorgans darauf beruht, dass in dieser Stellung allerdings die männliche Geschlechtsöffnung die weibliche nicht erreichen würde, läge sie wie bei *Sida* an der Bauchfläche, anstatt auf der Spitze eines langen Begattungsgliedes. Hat man aber einmal dies erkannt, dann versteht man auch, warum der Penis hier spitz zuläuft, denn wie sollte er von oben her zwischen Schalenrand und weiblichem Rücken eindringen können, wenn er ein so voluminöses Organ wäre, wie bei *Daphnella*?

Es stimmt damit gut überein, dass die männliche *Latona* auch jeder Klammerorgane an der Antenne entbehrt, wie sie bei *Sida* sich finden.

### 3. Die Gattung *Sida* Straus.

Die Samenelemente von *Sida* sind ganz eigenthümlicher Art, wie sie sonst bei keiner Daphnoide wieder vorkommen. Es sind grosse, langgestreckte, blattförmige Zellen, deren etwas zerfaserte Enden wie gefranst aussehen, während in ihrer Längsmittle der eigentliche Zellkörper liegt als eine rundliche mit wenigen groben, stark lichtbrechenden Körnchen durchsetzte Protoplasmaanhäufung, in deren Centrum der Kern liegt (Fig. 5 *a, b, c*). Die Länge dieser Zellen beträgt 0,11 bis 0,2 mm, die Breite etwa 0,025 mm, der Kern misst 0,01 mm.

Das Sonderbare dieser Zellen liegt darin, dass der blattförmige Theil derselben sich in viele feine Längsfalten legt, wenigstens im lebenden Hoden, und dass auf diese Weise der Anschein von zahlreichen feinen Fäden zu Stande kommt. Beobachtet man den Hoden eines lebenden Thiers (Fig. 4), so hat man fast den Anblick eines wogenden Aehrenfeldes, nur unregelmässiger; grosse Büschel zarter, dichtgedrängter Fäden wogen durcheinander und man könnte wohl glauben, es handle sich hier um Büschel haarförmiger Spermatozoen. LEYDIG hat diese »Büschel von Fäden« schon beschrieben und ganz richtig erkannt, dass ihre Bewegung nur eine passive ist, indem sie nämlich nur durch die heftigen, peristaltischen Bewegungen des Hodens hin und her getrieben werden. »Strahlzellen« sind dieselben aber nicht; isolirt man sie, so sieht man zwar die beiden Enden in feine Zipfel auslaufen, allein man sieht auch, dass diese zur Erklärung jener Erschei-

nung der Fadenbüschel keineswegs ausreichen, denn der grösste Theil der Zelle erscheint jetzt völlig glatt und eben, ohne Spur einer Zerfaserung oder auch nur einer Streifung. Die Faserung ist also zum grössten Theil eine scheinbare und kann nur auf einer ungemein feinen Fältelung der Zellenplatte in der Längsrichtung beruhen.

Das oben erwähnte Verhalten der Samenzellen von *Daphnella* kann einigen Aufschluss geben. Diese sind völlig homogen, werden aber fein längsstreifig, wenn sie sich durch eine enge Stelle des Vas deferens durchquetschen; sie erscheinen dann wie ein Bündel feiner Samenfäden (Fig. 8 Sz''). Zuweilen sah ich auch die Streifung nur auf dem am stärksten eingeschnürten Theil der Zelle (Fig. 8 Sz'''). Bei *Daphnella* kann die Erscheinung nur auf einer Fältelung der Oberflächenschicht beruhen, denn die Zellen sind nicht platt, sondern von bedeutender Dicke.

Danach könnte man vermuthen, dass auch bei *Sida* die Erscheinung der Streifung nur von dem Druck herrührt, den die Wand des Hodens indirect auf die Samenzellen ausübt. Jedenfalls ist dieselbe für die Befruchtung des Eies ohne jede Bedeutung, denn sie verschwindet vollständig im Receptaculum seminis. Auch die zerschlissenen Enden der Samenzellen sind dann nicht mehr zu erkennen. Vielleicht haben sie nur die Bedeutung, den Austritt des Samens weniger stürmisch zu machen, als er hier bei dem sehr kurzen Vas deferens und dem Mangel eines langen Begattungsorgans sein würde. Dass die platten, zerfaserten Zellen leicht dem Glase, wie jedem andern Objecte anhängen, lässt sich direct beobachten. In Wasser quellen dieselben noch rascher, als die Samenzellen von *Latona* und verschwinden bald vollständig.

Bei jungen Thieren stellt der Hoden eine wurstförmige, vollkommen solide Zellenmasse dar ohne jedes Lumen. In der Gegend des vierten Beinpaares wird er nach hinten zu dünn, wie ein Ausführungsgang, der aber auch noch kein Lumen besitzt. Später beginnt dann ein merkwürdiger Abspaltungsprocess. Der Hodenschlauch als Ganzes wächst gewissermassen schneller, als die einzelnen Zellen, welche ihn zusammensetzen, es entstehen Lücken zwischen Letzteren, welche zuerst nur spaltförmig sind (Fig. 2), bald grösser werden und dann als Maschenräume eines Netzwerks von Protoplasma-Fäden und -Brücken erscheinen, welche die Zellen untereinander, oder mit der gegenüberliegenden Wand verbinden (Fig. 4). Diese Brücken werden dann dünner, reissen durch und nun hat man Zellen, welche einerseits noch der Wand aufsitzen, andererseits halbkuglig ins Lumen vorspringen (Fig. 3). Sie

wachsen dann noch weiter vor, ihr Stiel schnürt sich ein und sie lösen sich zuletzt ganz los.

Oft sieht man die verschiedenen Stadien dieses Processes in demselben Organ hintereinander. Der vorderste Abschnitt ist noch am weitesten zurück, weiter nach hinten sieht man den Klüftungsprocess und ganz hinten liegen reife Samenzellen (Fig. 4 zeigt zwei dieser Stadien).

Erst während die Zellen sich loslösen, um dann frei ins Lumen zu fallen, wachsen sie nach zwei Seiten hin aus, bekommen die Zerfaserung ihrer Enden und die feine Längsstreifung. Die Samenzellen entstehen also hier auf die denkbar einfachste Weise: durch Abschnürung von den Epithelzellen der Hodenwand. Ihre Zahl ist geringer als bei *Latona*, da die einzelnen Zellen viel grösser sind, als bei jener, aber sie sind doch viel zahlreicher, als bei *Daphnella*.

Die Begattung von *Sida* habe ich zwar so wenig direct beobachtet, als die eines andern Mitgliedes dieser Familie, allein ich glaube sie erschliessen zu können.

Dass auch hier ein *Receptaculum seminis* vorhanden ist, ganz ebenso wie bei *Daphnella* und *Latona* zwischen Eierstock und Eileiter eingeschoben, habe ich schon früher angegeben und auch abgebildet<sup>1)</sup>. Nicht selten fand ich im Spätherbst dieses *Receptaculum* mit einer hyalinen, weichen protoplasmatischen Masse gefüllt, welche sich freilich nicht mit Bestimmtheit als aus Samenzellen bestehend erkennen liess, da die Streifung fehlte, und auch Kerne nicht sichtbar zu machen waren, welche ich aber jetzt nach dem ganz bestimmten Nachweise von Samenzellen im *Receptaculum* von *Daphnella* nicht anstehe, für Samenzellen zu erklären.

Es muss also der Samen aus der männlichen Geschlechtsöffnung in die weibliche direct gelangen können und dem steht auch von Seiten der Grössen- und Bauverhältnisse der Thiere Nichts im Wege.

Das Männchen besitzt an der Spitze seines ersten, sehr langen Fusspaares einen kurzen krummen Haken nebst Widerlager<sup>2)</sup>. Mit diesem klammert es sich an den untern Rand der Schale des Weibchens und wird nun bei starkem Abwärtsbeugen des weiblichen Rumpfes seine Geschlechtsöffnungen denen des Weibchens aufpassen können.

Die Lage beider ist bekannt, ebenso auch dass die männliche Öffnung auf einer papillenartigen Erhebung mündet. Unbekannt dagegen ist es, dass die beiden Geschlechtspapillen des Männchens zusammen-

1) Siehe diese »Beiträge«. Abhandlung II. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII. p. 134 u. f.

2) Siehe die Abbildung von LEYDIG, Daphniden. Taf. VI, Fig. 50.

hängen und eine Art Saugnapf darstellen, mittelst dessen dasselbe sich dem Rücken des Weibchens aufheften kann (Fig. 9). Ein breiter, bandartiger, platter Wulst verbindet die beiden Papillen, und die beiden spaltförmigen Oeffnungen stehen schräg und müssen allem Anschein nach genau auf die Vulven des Weibchens passen, die sehr ähnlich denen von *Daphnella* und *Latona* gestaltet sind.

#### 4. Die Gattung *Holopedium*.

Im Süden von Deutschland scheint *Holopedium gibberum* nicht vorzukommen, ich besitze deshalb keine eignen Beobachtungen über sie. Nach G. O. SARS und P. E. MÜLLER ist ein Begattungsorgan hier nicht vorhanden, wohl aber ein Haken am ersten Fusspaar. Man wird daher kaum irre gehen mit der Annahme, dass die Begattung hier, wie bei den übrigen Sidinen, mit Ausnahme von *Latona*, in schwimmender Stellung vor sich geht und zwar ähnlich wie bei *Sida*.

Die Samenzellen sind möglicherweise von SARS<sup>1)</sup> beschrieben worden; leider ist mir der Text seiner Abhandlung — weil dänisch geschrieben — nicht zugänglich.

## II. Samen und Begattung bei den *Daphninae*.

#### 5. Die Gattung *Moina* Baird.

Ich stelle diese Gattung voran, weil ich mit LEYDIG und KURZ in ihren nächsten Anschluss der *Daphninen* an die *Sidinen* sehe. Dies bezieht sich nicht nur auf die Form und Grösse der Schale, die grössere Gleichförmigkeit der Füsse, sondern wie KURZ<sup>2)</sup> sehr richtig hervorhebt, vor Allem auch auf »die Mündungsstelle der Samengänge, welche an *Sida* erinnert«. Dieselbe liegt als doppelte Oeffnung am Bauch, etwas weiter nach hinten, als bei *Sida*, aber doch noch an der Beugungsstelle zwischen Abdomen und Postabdomen. Vorher bildet das schlauchförmige Vas deferens eine Art von Samenblase, in der der reife Samen sich ansammelt und von welchem dann ein je nach dem Füllungszustande dieser Samenblase verschwindend kurzer oder längerer Gang zu der weiter nach vorn gelegenen Mündungsstelle hinführt<sup>3)</sup>.

1) Norges Ferskvandskrebssdyr. Christiania 1865.

2) Dodekas neuer Cladoceren nebst einer kurzen Uebersicht der Cladocerenfauna Böhmens. Sitzungsber. der Wien. Akademie. 11. Juni 1874. Separatdruck. p. 6.

3) Vergleiche: GRUBER und WEISMANN, Ueber einige neue oder unvollkommen gekannte *Daphnoiden*, Verhandl. der Freiburger naturforsch. Gesellschaft Bd. VII.

Die beiden Oviducte öffnen sich wie bei den übrigen Daphninen unmittelbar vor der Verschlussfalte in den Brutraum. Ich war lange Zeit der Meinung, dass diese Mündungen zugleich als Vulven functionirten, dass also die Samenentleerung wie bei den Sidinen in den Eileiter erfolgte, bin aber schliesslich doch zu anderer Ansicht gekommen.

Ehe ich indessen diese Ansicht darzulegen versuche, schicke ich voraus, was mir über Bau und Entstehung der Samenzellen bekannt ist.

Die Samen e l e m e n t e von *Moina rectirostris* sind schon von LEYDIG beschrieben worden. Es sind sogenannte »Strahlzellen«, d. h. grosse, kugelige, gekernte Zellen mit sonnenartig ausstrahlenden, feinen, unbeweglichen Fäden. Ueber die Entwicklung derselben habe ich früher schon einige Angaben gemacht<sup>1)</sup>. »Sie bilden sich nur in der Spitze des Hodens, woselbst auch LEYDIG ein in Wucherung befindliches Zellenlager erkannt und abgebildet hat<sup>2)</sup>, und zwar von der Wandung aus. Einzelne der Wandungszellen schwellen an, ihr Kern vergrössert sich bedeutend, die Zelle tritt immer stärker in das Lumen vor, wird kugelig und muss sich wohl zuletzt ganz loslösen, wie daraus geschlossen werden darf, dass man ganz ebensolche kugelige, klare Zellen in unmittelbarer Nähe der Wandungszellen frei in der Flüssigkeit des Hodens flottiren sieht. Diese Zellen werden aber nicht direct zu Samenzellen, sondern bringen dieselben nur hervor; sie sind Spermatoblasten, in deren Innerm die Samenzellen entstehen. Man beobachtet nämlich Kugelzellen, welche in ihrem wasserklaren Inhalte zwei, auch drei kleine, granulirte Kugeln enthalten, welche genau das Aussehen und die Grösse der Samenzellen besitzen, aber noch ohne Strahlen sind. Ein Kern konnte zwar jetzt noch nicht an ihnen beobachtet werden, wohl aber später, wenn dieselben frei geworden waren. Dass dies durch Platzen oder Schwund der Mutterzelle geschieht, ist nur Vermuthung, doch kann es kaum anders sein, da man dieselben körnigen Kugeln einzeln, oder in kleinen Haufen beisammen auch frei im Hoden vorfindet«. — — »Dass diese körnigen Zellen sich nun durch Ausstrecken von Protoplasma-Fortsätzen allmähig zu den fertigen Samenzellen umwandeln, unterliegt wohl keinem Zweifel, da die Zwischenformen zur Beobachtung kamen. Zellen mit fünf, sechs unregelmässig gestellten und ungleich langen Ausläufern kommen vor.«

p. 79. 1877. Wenn wir dort die Mündung des Samenganges von *Moina* als noch unbekannt beschrieben, so muss dies hier dahin verbessert werden, dass dieselbe bereits in der oben citirten, uns damals nicht bekannten Schrift von KURZ richtig angegeben ist.

1) An demselben Ort. p. 80.

2) A. a. O. Taf X, Fig. 77.

Ich kann jetzt noch hinzufügen, dass die ganz jungen Hoden solide Zellstränge sind, ganz ähnlich wie sie später bei *Daphnia* beschrieben werden sollen (Fig. 44), dass sich sodann ein Lumen bildet und die Wandungszellen nicht bloß in der Spitze, sondern im ganzen Verlauf des Hodens zu Samenbildungszellen werden. Eine jede bildet in sich — auf welche Weise blieb mir unbekannt — 2 bis 5 Tochterzellen. Durch Platzen der Mutterzelle werden diese Letzteren frei und man findet oft ganze Haufen von ihnen der Wand anliegen (Fig. 42, Sz). Nicht selten beobachtet man — wie in Fig. 42 — Mutterzellen, freie, aber noch strahlenlose Tochterzellen und fertige Strahlencellen in ein und demselben Hoden.

In Wasser quellen die Samenzellen von *Moina rectirostris* rasch und zerfallen bald vollständig.

Die Samenelemente von *Moina paradoxa* wurden an demselben Orte bereits beschrieben<sup>1)</sup>. Es sind längliche, an beiden Enden zugespitzte, halbmondförmig gebogene Zellen (Fig. 22) von bedeutender Grösse (Länge etwa 0,05 mm, grösste Dicke etwa 0,04 mm), deren klarer, ovaler Kern nebst Kernkörperchen in der Mitte liegt. »Sehr deutlich lässt sich eine dünne, homogene, stark lichtbrechende Rindenschicht von einer wasserklaren, mit spärlichen feinen Körnchen durchsetzten Marksubstanz unterscheiden und der optische Querschnitt (Fig. 22 b) beweist, dass es sich hier nicht um platte Bänder handelt, denn derselbe ist kreisrund und zwar an jeder Stelle der Zelle.«

Im Wasser bleiben sie einige Minuten scheinbar unverändert, dann aber quellen sie plötzlich unter sonderbarem Winden und Krümmen auf, die Rinde platzt an einer Stelle und das gequollene Mark tritt in Form einer wässrigen Blase hervor; sehr bald folgt dann vollkommener Zerfall. Ich erwähne diese Quellungserscheinungen besonders deshalb, weil sie zum Verständniss der noch weit auffallenderen Folgen der Wassereinwirkung bei den Polyphemiden-Samenzellen beitragen, die man bisher irrthümlich als Lebensäusserungen der Zellen aufgefasst hat.

Active Bewegungen der Samenzellen kamen weder bei *Moina rectirostris* noch bei *paradoxa* zur Beobachtung.

Ich wende mich jetzt zur Besprechung der Begattungsform.

Vor Allem muss festgestellt werden, dass überhaupt nur zwei Möglichkeiten vorliegen: entweder wird der Samen in den Eileiter entleert, oder in die Höhle des Ehippiums. Als drittes könnte man an eine unbekannte Geschlechtsöffnung an irgend einer andern Stelle des Körpers, etwa an der Bauchseite denken. Ich kann indessen bestimmt an-

1) A. a. O. p. 94.

geben, dass eine solche nicht existirt, dass vielmehr die Eileiter den einzigen Zugang zu den Ovarien bilden, hier, wie bei allen Daphnoiden.

Auf den ersten Blick scheint Alles gegen eine Ejaculation in die Ephippialhöhle zu sprechen. Zuerst die Lage der Samenleiteröffnungen, welche auf keinerlei Vorsprung stehen, der in den Brutraum vorgeschoben werden könnte, dann die Empfindlichkeit der Samenzellen gegen Wasser. Man sollte denken, dass der in die Ephippialhöhle entleerte Samen beim Zurückziehen des männlichen Postabdomens sämmtlich wieder herausfliessen müsste und dass selbst die wenigen Samenzellen, welche in ihm zurückbleiben könnten, durch das eingedrungene Wasser sofort zerstört werden müssten.

Wenn man aber ein Weibchen mit Ephippium darauf ins Auge fasst (vergleiche z. B. Fig. 17 in Abhandlung II dieser Beiträge<sup>1)</sup>), so erkennt man, dass nur ein sehr geringes Abwärtsbeugen des weiblichen Abdomens, also eine nur sehr geringe Oeffnung des Ephippialraums nöthig ist, um dem mit Heftigkeit ausgespritzten Samen Zugang zu verschaffen. Andererseits ist nun aber im Ephippialraum kein reines Wasser enthalten, sondern eine, wenn auch schwache Proteinlösung, dem Daphnidenblute in ihrer Zusammensetzung vermuthlich nabestehend und in dieser müssen sich die Samenzellen jedenfalls längere Zeit hindurch unverändert erhalten.

Eine Ejaculation in die Eileiter scheint mir aus zwei Gründen nicht annehmbar. Erstens, weil sie auf mechanische Hindernisse stösst. Die Moinaweibchen, auch die mit Ephippien, besitzen eine stark vorragende und sehr breite Verschlussfalte des Brutraumes. Gerade vor dieser liegen aber die Eileiteröffnungen und es ist kaum denkbar, wie die Oeffnungen der Samenleiter sich ihnen aufheften sollten. Der zweite Grund gegen diese Annahme aber liegt in der sonderbaren Gestalt der Samenzellen. Dass strahlenförmige Zellen, wenn sie in eine weite Höhle ausgestossen werden, leichter an dem eintretenden Ei hängen bleiben, als kugelige, ist leicht ersichtlich und auch die sichelförmigen Samenzellen von *Moina paradoxa* werden weniger leicht am Ei vorbeigleiten, als wenn sie bei gleicher Grösse Kugelform besässen. Wir können somit unter der Voraussetzung einer Ephippialbegattung uns einigermaßen Rechenschaft über die sonderbare und von den übrigen Samenzellen abweichende Gestalt dieser Elemente geben, während die Annahme einer Eileiterbegattung jedes Verständniss abschneidet und diese Zellen als zwecklose Naturspiele erscheinen liesse.

Sicherer als auf derartigen Erwägungen würde man freilich auf der

1) Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII. Taf. VIII.

einfachen Beobachtung fussen, allein es ist mir trotz vieler Mühe nicht geglückt, den Moment der Ejaculation zu beobachten und ebensowenig, den ejaculirten Samen im Ephippium oder aber im Eileiter nachzuweisen. Dennoch bieten auch die Beobachtungen mehrfachen Anhalt für die hier vertheidigte Annahme.

Man kann die Begattung bei *Moina* leicht hervorrufen, wenn man solche Weibchen mit Männchen zusammenbringt, welche ein reifes Winterei im Ovarium tragen. Allerdings werden oft auch solche Weibchen angegriffen, welche bereits Eier im Ephippium enthalten, aber wirkliche Begattung erfolgt hier nicht. Niemals sah ich, dass sich die Männchen an Jungfernweibchen vergriffen, doch kann dies die einfache Folge davon sein, dass in den meisten *Moina*-colonien die Geschlechtsweibchen an Zahl überwiegen.

Ich habe öfters den ganzen Verlauf der Begattung unter der Loupe und dem Mikroskop verfolgt. Dieselbe beginnt damit, dass das Männchen von oben her auf das Weibchen stösst und es mit seinen langen, mit Haken gekrönten Antennen umklammert. Das ergriffene Thier sucht sich nun los zu machen, schießt rasch umher, ergiebt sich aber schliesslich in sein Schicksal und nun rutscht das Männchen schräg nach unten über die Schale herüber und klammert sich mit seinen Fusshaken am Schalenrand fest, während es zugleich mit seinen Antennen das Weibchen umarmt. Es ist mir einmal gelungen, ein Pärchen durch rasches Eintauchen in absoluten Alkohol in der Begattungsstellung zu fixiren. Dabei war das Männchen mit dem Kopf gerade nach vorn gerichtet, hatte mit den Klammerantennen die Schale umfasst und trug das Postabdomen krampfhaft zusammengebeugt. Bei lebenden Pärchen zeigten beide Thiere, besonders aber das Männchen, die grösste Beweglichkeit. Oft liess das Letztere die Antennen ganz los und hielt sich nur mit dem Fusshaken fest, während es zugleich den Körper schräg stellte, bald sass es wieder in der Längsrichtung fest. Dabei spielte das Postabdomen unaufhörlich auf und ab und suchte das Postabdomen des Weibchens herabzudrücken. Der Moment der Samenentleerung muss ganz kurz sein, denn mehrmals sah ich die erwähnten stürmischen Bewerbungen des Männchens in einem Moment noch in vollem Gang, im nächsten verschwand das Paar aus dem Gesichtsfeld, und wenn ich es wieder gefunden, war es schon getrennt, und — wie der weitere Verlauf lehrte — war die Begattung schon erfolgt. Dies spricht gewiss nicht für eine Begattung in den Eileiter, welcher doch ein Aufeinanderheften der Geschlechtsöffnungen vorhergehen müsste.

Bei *Moina rectirostris* scheint der Eiaustritt der Begattung auf dem Fusse nachzufolgen; bei *M. paradoxa* ist dies keineswegs immer der

Fall. Es können darüber mehrere Stunden vergehen. Am 30. November beobachtete ich ein Paar wiederholt in Begattungsstellung. Das Weibchen wurde hierauf isolirt; es trug im rechten Eierstock ein nahezu reifes Ei, im linken ein unreifes. Am folgenden Tag war ein Ei in die rechte Loge des Ehippium getreten, welches auch am 2. December noch kuglig blieb, nicht zerfiel, folglich befruchtet war<sup>1)</sup>.

Am 3. December trat auch das Ei aus dem linken Ovarium ins Ehippium, zerfiel aber rasch, ein Zeichen, dass es nicht befruchtet war!

Auch diese Beobachtung spricht für Ehippialbegattung, denn es ist ja bei *Bythotrephes* und *Polyphemus* festgestellt (siehe unten), dass die ejaculirten Samenzellen nach einigen Tagen im Brutraum zerfallen, sie werden also auch bei *Moina* nicht auf unbegrenzte Dauer sich intact und befruchtungsfähig erhalten, während bei der Voraussetzung einer Eileiterbegattung sich dieser Fall nur durch die künstliche Annahme erklären liesse, dass die Ejaculation ausnahmsweise nur in den einen Eileiter erfolgt sei.

## 6. Die Gattung *Daphnia*.

Innerhalb dieser Gattung scheinen die Samenelemente sehr uniform gestaltet zu sein. Ich kenne sie allerdings nur von vier Arten, die zufällig dieselben sind, von welchen schon LEYDIG sie beschrieben und abgebildet hat, nämlich von *D. Pulex* Baird, *D. longispina* O. F. Müller, *D. hyalina* Leydig und *D. magna* Strauss. Bei diesen Arten sind dieselben sehr kleine (Länge bei *D. hyalina* 0,012 mm, Dicke 0,002 mm) und in ungeheurer Masse producirt Stäbchen oder Cylinderchen mit abgerundeten Enden, welche ein ebenfalls stäbchenförmiges Kerngebilde enthalten. Letzteres wurde bereits von LEYDIG bei *D. magna* nachgewiesen. Es ist also nicht zu zweifeln, dass diesen Gebilden der morphologische Werth einer Zelle gebührt.

In Bezug auf den Ort, an welchen sie bei der Begattung gelangen, ist die Thatsache von Bedeutung, dass sie weit resistenter gegen die Einwirkung von Wasser sind, als die Samenzellen irgend einer der bisher besprochenen Arten. Ins Wasser entleert halten sie sich mehrere Minuten lang unverändert (Fig. 39 B, a und b), erst nach 10 Minuten konnte ich eine deutliche, wenn auch geringe Quellung erkennen, die allmähig zunahm und nach einer halben Stunde das Samenstäbchen in eine äusserst blasse grosse Kugel verwandelte, deren Peripherie einseitig der noch immer stäbchenförmige Kern anlag (Fig. 39 B, c und d).

<sup>1)</sup> Vergleiche: Diese »Beiträge«. Abhandlung IV. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. p. 212 u. f.

Die Entwicklung der Samenzellen schliesst sich insofern an die von Moina an, als auch hier die Hodenwandzellen nicht direct zu Samenzellen sich umwandeln, sondern als Samenbildungszellen functioniren.

In jungen Thieren bildet der Hoden einen soliden Zellenstrang, in dem die Zellen meist zweireihig lagern (Fig. 44 A). Mit dem Wachsthum entsteht eine Spalte in der Achse: das Lumen (Fig. 44 B). Später nimmt die Zahl der Zellen noch sehr bedeutend zu, so dass Bilder zu Stande kommen, wie sie in Fig. 46 von Simocephalus dargestellt sind, nur dass es dort noch nicht zur Bildung des Lumens gekommen ist. Die Samenzellen entstehen nun in den zu Mutterzellen werdenden Hodenzellen und zwar von hinten (dem distalen Ende) nach vorn (dem proximalen) vorschreitend. In der flottirenden Samenmasse jüngerer Männchen bemerkt man stets auch grössere Samenbildungszellen, wie sie später von Simocephalus näher geschildert werden sollen. Bei Daphnia habe ich eine nähere Einsicht in diese Vorgänge nicht erlangen können.

Dagegen glaube ich den Begattungsmodus nachweisen zu können. Der Samen kann hier nur in die Ehippialhöhle entleert werden und ganz ebenso verhält es sich bei allen Daphninen und Lynceinen. Bei allen darauf untersuchten Arten hat auch die männliche Geschlechtsöffnung eine ähnliche Lage, sie liegt auf der Spitze des Postabdomen.

Bei allen Arten von Daphnia, welche ich kenne, ist eine Ejaculation in die Eileiter ganz unmöglich. Dies geht mit Sicherheit aus der näheren Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen hervor. Dieselbe befindet sich nämlich (bei *D. pulex*) nicht genau da, wo LEYDIG sie zeichnet (a. a. O. Taf. I, Fig. 5), sondern etwas nach vorn von der Krallenbasis, also auf der Seitenfläche des Postabdomen. Sie bildet einen rundlichen Vorsprung und steht so entfernt von der Ventralfläche, dass auch bei der stärksten (passiven) Beugung der Schwanzkrallen eine Berührung der beiden Öffnungen mit den beiden Eileiteröffnungen des Weibchens unmöglich ist.

Nun könnte man an eine bisher unbekannte weibliche Geschlechtsöffnung an der Bauchseite, etwa an der Basis des letzten Fusspaares denken, und CLAUS hat eine solche Vermuthung auch ausgesprochen, die ja durch eine ähnliche Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung bei andern Crustaceen an und für sich nicht unstatthaft war. Allein es existirt kein weiterer Zugang zu den Ovarien als durch die Eileiter, wie ich bestimmt versichern kann, so dass also nur die Alternative vorliegt: Ejaculation in die Eileiter oder in die Ehippialhöhle.

Nun wäre gewiss das Aufsuchen der kleinen Eileiteröffnungen mit

den auf der Spitze eines langen Hebelarms (des Postabdomen) gelegenen Oeffnungen der Vasa deferentia eine etwas unsichere Sache, sie wird aber — selbst wenn sie möglich wäre — doch in Wirklichkeit deshalb nicht stattfinden, weil dabei das männliche Postabdomen ziemlich weit in den Brutraum hineingestreckt werden müsste. Dabei aber müsste das Weibchen verletzt werden, da die Afterzähne des Männchens ebenso lang, scharf und zahlreich sind als beim Weibchen. Es wird sich weiter unten zeigen, dass das Postabdomen solcher Lynceidenmännchen, welche dasselbe in den Brutraum des Weibchens hineinstrecken, der scharfen Afterzähne entbehrt. Es findet also kein Hineinstrecken hier statt und somit kann die Ejaculation nur in die Ephippialhöhle stattfinden.

Einen weiteren Beleg zu diesem Schluss finde ich in dem Bau des Samenleiters. Dieser ist im grössten Theil seines Verlaufs so, wie ihn LEYDIG schon abgebildet hat, weit und dünnwandig, dann aber folgt ein dickwandiges kurzes Endstück, dessen Lumen nur beim Durchtritt von Samen sichtbar ist (Fig. 39 A, *Dej*). Dieses Stück stellt einen Ductus ejaculatorius vor, dessen Ringmuskulatur deutlich zu erkennen ist. Ob Dilatatoren vorhanden sind, konnte ich nicht sicher entscheiden.

Bei Thieren, welche einem mässigen Druck durch das Deckglas unterworfen sind, füllt sich das eigentliche Vas deferens bis zum Ductus ejaculatorius prall mit Samen an, ohne dass aber auch nur eine Samenzelle ins Wasser austritt. Es findet eine Stauung des Samens im Vas deferens statt. Erst wenn der Druck stärker wird (oder der Wille des Thieres hinzukommt) überwindet er die Ringmuskulatur und eine ganz plötzliche und heftige Ejaculation findet statt, bei welcher eine grosse Menge Samenzellen weit hervorgeschleudert werden.

Die Begattung von Daphniaarten ist schon von Vielen beobachtet worden, freilich nur die äusserliche Vereinigung der Geschlechter: das Anklammern des Männchens und das gemeinsame Umherschwimmen. Schon JURINE und nach ihm manche Andere bemerkten von *D. pulex*, dass die begattungslustigen Männchen beinahe jedes Weibchen attackirten, mochte dasselbe schon Wintereier tragen, oder Embryonen. Dies ist zwar insoweit richtig, als die Männchen sich in der That häufig an trüchtige Weibchen anklammern, aber immer lassen sie bald wieder los und wirkliche Begattung findet — soweit ich urtheilen kann — nur mit solchen Weibchen statt, welche ein Winterei im Ovarium tragen. Zum Theil sind die Männchen auch nicht so hitzig und warten den richtigen Moment ab. So brachte ich am 2. September 1875 mehrere Männchen von *Daphnia pulex* mit einem Weibchen zusammen, welches reife Embryonen im Brutraum trug, in jedem Ovarium aber ein nahezu reifes Winterei. Den ganzen Morgen über machten die Männchen keinen

Begattungsversuch. Erst am Nachmittag 4 $\frac{1}{2}$  Uhr, nachdem das Weibchen seine Jungen geboren hatte, klammerte sich ein Männchen hinten an der Bauchseite an, und bald folgte noch ein zweites, um sich weiter vorn anzuhaken. Das Weibchen wehrte sich nicht, sondern schwamm ruhig und langsam umher, lag auch manchmal still am Boden. Länger als eine Viertelstunde liess keines der Männchen los. Leider musste ich die Beobachtung unterbrechen und als ich eine Stunde später sie wieder aufnehmen wollte, war die Begattung bereits vollzogen, die Männchen hatten beide sich entfernt und im Brutraum, der noch nicht zum Ephippium umgebildet war, lagen zwei befruchtete Wintereier. Es war also hier der Austritt der Eier unmittelbar auf die Begattung gefolgt. Erst am 4. September war das Ephippium fertig, wie ich denn auch sonst noch öfters beobachtet habe, dass die Winterei- und die Ephippiumbildung nicht immer gleichen Schritt hält. Für *Moina rectirostris* habe ich früher schon angegeben, dass bei ausbleibender Begattung das Ephippium leer abgeworfen wird und dass sich dies zwei, ja drei Mal wiederholt, bis zuletzt das Winterei im Ovarium zerfällt und das Thier zur Sommereibildung übergeht. Das Umgekehrte kommt also ebenfalls vor, dass nämlich die Wintereier früher ausgebildet werden, als die für sie bestimmte Hülle, immer aber bleiben sie dann ruhig in der Bruthöhle liegen, bis das Ephippium zu Stande gekommen ist.

Der äussere Vorgang der Copulation ist bereits von JURINE so vortrefflich beschrieben worden, dass ich mich darauf beschränke, seine Worte anzuführen. Am 24. November 1797 fand er in einem Sumpf eine grosse Anzahl von *Daphnia pulex* beiderlei Geschlechtes, an welchen er Folgendes beobachtete: »Le mâle s'élançe sur le dos de la femelle qui quelquefois lui échappe; mais lorsqu'il peut la saisir avec les longs filets de ses pattes antérieures, et la cramponner avec ses harpons (der feine Haken an der Spitze der vorderen Antenne), il la retient solidement; bientôt après il se promène rapidement sur la surface de la coquille jusqu'à ce qu'il en ait atteint le bord inférieur; alors se trouvant placé de manière à ce que les deux coquilles soient opposées l'une à l'autre par leur ouverture, il y introduit très promptement ses harpons, et les filets (Geisseln) de ses pattes antérieures, avec lesquels il enveloppe et lie pour ainsi dire celles de la femelle. Quand il s'est affermi dans cette position, il courbe sa queue en avant, et la fait sortir assez pour aller chercher celle de la femelle; dès que celle-ci a senti cette partie, elle s'agite beaucoup et emporte le mâle en fuyant avec une telle vitesse qu'on a de la peine à suivre ce couple amoureux dans le vase qui le contient; enfin cette agitation cesse, et la femelle avance à son tour sa queue pour rencontrer celle du mâle;

à peine se sont-elles bien touchées qu'elles se séparent. Au moment ou cet attouchement a lieu, le mâle est agité de mouvements convulsifs qui donnent à ses bras des vibrations remarquables. C'est pendant ce contact que s'opère, à mon avis, la copulation.

Dieser letzten Ansicht bin ich auch, halte auch die Stellung, welche JURINE dem Männchen giebt (Taf. XI, Fig. 3), für die richtige. Ohne Zweifel kann die Begattung nur stattfinden, wenn die Bauchseiten und die Köpfe beider Thiere einander zugekehrt sind. Zuweilen sieht man zwar das Männchen auch in anderer Stellung, aber niemals dauernd. Dagegen bezeichnet die starke Beugung des männlichen Postabdomens, wie sie JURINE darstellt, jedenfalls nicht den Moment der Ejaculation, vielmehr nur einen der vielen vergeblichen Versuche, welche stets der wirklichen Begattung vorausgehen, den Hinterleib des Weibchens soweit herabzudrücken, um die Spitze des eignen Hinterleibs zwischen die Schalenhälften des Weibchens einführen zu können. Während der Ejaculation muss das männliche Postabdomen lang ausgestreckt sein, so wie es in Fig. 19 von einem Lynceiden (*Peracantha truncata*) dargestellt ist.

Da unmittelbar nach der Begattung das Dauerei aus dem Ovarium tritt, so wird der Same nur einer kurzen und unschädlichen Einwirkung des Wassers ausgesetzt sein und da bei *Daphnia* stets nur zwei Eier gleichzeitig austreten, so werden unter der grossen Menge ejaculirter Samenzellen immer leicht einige in Contact mit den grossen, den Ephippialraum beinahe ausfüllenden Eiern kommen.

## 7. Die Gattung *Ceriodaphnia* Dana.

Ueber die Samenkörper dieser Gattung liegt — soviel mir bekannt — nur die Aeusserung von LEYDIG vor, dass dieselben »äusserst klein und selbst bei ganz starker Vergrösserung kaum mehr als punktförmig« seien<sup>1)</sup>.

Dies ist in Bezug auf *C. quadrangula* gesagt. Bei dieser Art finde ich sie stäbchenförmig und zwar bündelweise beisammenliegend; sie sind 0,04 mm lang und etwa 0,004 dick und die Bündel, deren jedes wahrscheinlich einer Bildungszelle entsprungen ist, liegen im Hodenlumen die Kreuz und Quer durcheinander, eingebettet in hyaline, zähe Schleimmasse (Fig. 44 A und B). Auf dem optischen Querschnitt sind die Stäbchen kreisrund, einen Kern konnte ich mit dem HARTNACK'schen System VIII (dem stärksten, welches mir damals augenblicklich zur Verfügung stand) nicht erkennen.

1) A. a. O. p. 182.

Bei *C. reticulata* Jurine sind die Samenelemente so, wie sie LEYDIG schildert: sehr kleine Körnchen (Fig. 40), denen man übrigens den Werth von Zellen auch ohne directen Nachweis des Kerns per analogiam wird zusprechen müssen (siehe bei Simocephalus).

Die männliche Geschlechtsöffnung ist bisher nicht richtig angegeben worden. Sie hat eine Lage, welche die Annahme einer Ejaculation in die Oviducte ganz ausschliesst; sie liegt nämlich vollständig auf der Dorsalseite des Postabdomens, unmittelbar vor dem ersten Afterzahn (Fig. 40, ♂ sex.). Wie bei *Daphnia* so findet sich auch hier ein muskulöser Ductus ejaculatorius.

Die äussern Copulationsorgane (Haken am ersten Fusspaar und an den Antennen) bedingen die gleiche Begattungsstellung wie bei *Daphnia* und es kann — wie mir scheint — nicht zweifelhaft sein, dass auch hier die Ejaculation in die Höhle des Ehippiums erfolgt. Dass die männliche Geschlechtsöffnung hier auf die Dorsalfläche gerückt ist, mag seinen Grund in der ausserordentlichen Kürze des Postabdomens haben. Eine starke Beugung desselben wird im Stande sein, diese Oeffnung genau dem hintern Schalenwinkel des Weibchens anzupressen und da gerade hier ein Ausschnitt in der Verdickung der Ehippialwand liegt (Fig. 48), so wird der Same direct in die Höhle einströmen.

Dass die Begattungsstellung wirklich die angenommene ist, wird durch eine Beobachtung von LEYDIG im Allgemeinen bestätigt, dem es glückte, Paare in coitu auf den Objectträger zu bringen. Er sah dabei, »dass das Männchen, welches seine Bauchseite der des Weibchens zukehrte, letzteres wie umhalsend mit dem langen Endfortsatz der Antennen festhielt«.

Bei *Ceriodaphnia quadrangula* tragen die langen vordern Antennen bekanntlich einen starken Haken und es ist interessant, dass uns die Uebergangsstufen von der gewöhnlichen kurzen Geissel, wie sie auch *Daphnia*arten zukommt, bis zu diesem ausgebildetsten Fangorgan in einer Reihe von *Ceriodaphnia*arten erhalten sind. Bei *C. reticulata* Jurine ist die Geissel schon ziemlich lang, aber noch ohne wirklichen Haken, nur gekrümmt an der Spitze, bei *C. pulchella* Sars ist diese Krümmung schwächer und bei *C. rotunda* Straus fehlt sie ganz und die Geissel ist nicht länger, als z. B. bei *Daphnia longispina*.

## 8. Die Gattung *Scapholeberis* Schödler.

Die Samenkörper dieser Gattung werden von LEYDIG »als fast nur punktförmig bezeichnet, und in der That gehören sie zu den kleinsten der ganzen Ordnung. Bei 400facher Vergrösserung machen sie noch

den Eindruck von kleinen, rundlichen Körpern (Durchmesser 0,001 mm). Bei der schlechten Novemberbeleuchtung, bei welcher ich diese Art beobachtete, konnte ich einen Kern nicht nachweisen.

Ueber ihre Entstehung sah ich nur so viel, dass sie in den grossen Wandungszellen des Hodens in Menge sich bilden. Hier lagen sie — wie es schien — in Menge im Protoplasma dieser Zellen (Fig. 43).

Im Lumen des Hodens zeigen sie keine Molekularbewegung trotz ihrer Kleinheit, müssen also in einem etwas zähen Schleim eingebettet sein.

Die Oeffnung des Samenleiters muss vor der Basis der Schwanzkrallen liegen, doch habe ich sie an den wenigen Männchen, welche mir vorkamen, nicht mit Sicherheit wahrnehmen können.

Die Aehnlichkeit aller morphologischen Verhältnisse lässt annehmen, dass die Begattung wie bei *Daphnia* und *Ceriodaphnia* vor sich gehe.

### 9. Die Gattung *Simocephalus* Schödler.

Die Samenelemente dieser Gattung sind bei verschiedenen Arten verschieden, bei *S. vetulus* fand ich sie kugelig, bei einer andern, leider nicht bestimmten Art (*S. serrulatus*?) stäbchenförmig. LEYDIG bezeichnet sie bei *S. vetulus* als »keilförmig« und bildet sie auch so ab. Meine Beobachtungen an *S. vetulus* wurden im Frühjahr (Mai) angestellt, die von LEYDIG im Herbst (September, October). Schwerlich wird eine Art von Saisondimorphismus der Samenzellen vorkommen, und es wird somit wohl eine Art-Verwechslung hier zu Grunde liegen.

In jeder Bildungszelle liegen mehrere grosse helle Kerne, die von einer dünnen Protoplasmarinde umhüllt sind, mit dieser zusammen also Tochterzellen darstellen. In dieser Rinde entstehen die Samenstäbchen und es schien mir, als ob die Zahl der Samenstäbchen, welche innerhalb einer Mutterzelle sichtbar waren, stets der Zahl der Tochterzellen entspräche, so dass also jede Tochterzelle nur ein Samenstäbchen hervorbrächte.

Die Samenstäbchen, welche ich bei *S. serrulatus* (?) beobachtete waren 0,008 mm lang und 0,0008 etwa dick und stark lichtbrechend. Sie entstehen in Bildungszellen der Wand, welche sich später lösen und dann frei zwischen reifen Samenstäbchen im Lumen flottiren.

Ganz ähnliche Samenmutterzellen fand ich auch bei *S. vetulus* (Fig. 38, B), ohne dass ich aber über die Art und Weise, wie die Samenzellen sich in ihnen bilden, ganz ins Klare gekommen wäre. Man findet kugelige Zellen verschiedener Grösse, in welchen theils nur ein, theils bis zu sechs helle, vacuolenartige Räume (Kerne?) liegen, umgeben vom

Zellprotoplasma. Die Samenzellen selbst sind kleine stark lichtbrechende rundliche Körner von 0,003 mm Durchmesser, in welchen sich durch anhaltende Einwirkung von Wasser oder durch Essigsäure ein Kern leicht nachweisen lässt (Fig. 38 A und B, Sz).

Die Begattung habe ich niemals beobachtet, obgleich ich vielfach beide Geschlechter in kleinen Gefässen zusammenbrachte und auch die früheren Beobachter scheinen darin nicht glücklicher gewesen zu sein. Es ist möglich, dass die Stellung beim Coitus eine andere ist, als bei den vorher betrachteten Daphninae, da der Haken am ersten Fusspaar fehlt. Jedenfalls aber muss die Ejaculation auch hier in den Ephippialraum erfolgen, da ein Aufpressen der männlichen Geschlechtsöffnungen auf die Eileitermündungen wohl in jeder Stellung ohne Zerreiſsung des weiblichen Rückens unmöglich ist. Ich finde nämlich die männliche Oeffnung hier ähnlich wie bei Ceriodaphnia gelegen, auf der Dorsalseite des Postabdomens gerade vor (oder über) der Afteröffnung auf einem kleinen warzenförmigen Vorsprung (Fig. 38 A). Auch hier ist das Vas deferens ein ziemlich weiter Schlauch (*Vd*), der dann in einen kurzen mit Ringmuskeln versehenen Ductus ejaculatorius übergeht. An diesen setzt sich von vorn her ein fächerförmiger Muskel und auf diesem liegt eine grössere, rundliche blasse Zelle, welche wohl eine Ganglienzelle sein könnte (*G?*). Auch geht ein feiner Nerv aus dem grossen Ganglion (*Sg*) unter den Schwanzborsten (*Sb*) hervor, der sich gegen den Ductus ejaculatorius hin dem Auge entzieht. .ei

#### 40. Die Gattung *Bosmina* Baird.

Die Seltenheit der Männchen ist wohl die Ursache, weshalb es bisher an Angaben über ihre Samenelemente gänzlich gefehlt hat. Auch ich kann nur Wenig darüber mittheilen. Im Hoden des lebenden Thieres erkennt man nichts, als sehr kleine, stark lichtbrechende Körner, die ziemlich spärlich in einer hyalinen Grundsubstanz zerstreut liegen. Wird der Inhalt des Hodens durch Druck entleert, so treten mit ihnen zugleich viel grössere, hyaline Bänder aus, welche, offenbar durch Quellung, im Wasser einen Augenblick sich hin- und herwinden, dann still liegen, immer blasser werden und schliesslich ganz vergehen. In jedem dieser Bänder waren mehrere solche Körner eingebettet, ein Zellkern war nicht sichtbar. Ich halte die Bänder für die Samenzellen, die Körner für Bestandtheile des Zellkörpers, wie sie auch bei andern Samenzellen (*Moina*, *Sida*) vorkommen und glaube, dass der Zellkern übersehen wurde. Doch gebe ich diese Deutung mit allem Vorbehalt, da ich nur ein einziges Männchen zur Untersuchung verwenden konnte.

Leider hat die Seltenheit der Männchen auch nicht erlaubt, Begattungsversuche anzustellen, und ich vermag deshalb nicht, meine früher ausgesprochene Vermuthung <sup>1)</sup> durch Beobachtung zu bekräftigen, dass nämlich die männliche *Bosmina* ihre Antennen wie eine Gabel mit beweglichen Zinken zum Einfangen und Festhalten des Weibchens benutzt. Aller Wahrscheinlichkeit nach verhält es sich so, da diese hörnerartig gebogenen Organe nur beim Manne beweglich am Kopfe eingelenkt, beim Weibe aber demselben fest angewachsen sind.

Die Begattung muss in der Bauchlage vor sich gehen. Das beweist die Anwesenheit von Klammerhaken am ersten Fusspaar in Verbindung mit einer sehr tiefen Lage des hintern Schalenwinkels beim Weibchen. Die Stellung des Männchens muss also ungefähr so sein wie bei *Daphnia*. Damit stimmt auch die Lage der männlichen Sexualöffnung auf der Spitze des Postabdomen unmittelbar an der Basis der sehr kleinen Krallen, schon auf dem sogenannten Krallenträger (Fig. 41). Das Postabdomen des Mannes zeigt wesentliche Unterschiede von dem des Weibes, die aber alle — soweit ich sie kenne — auf eine grössere Beweglichkeit desselben und eine geringere Dicke hinauszielen. Bei dem Männchen von *Bosmina diaphana* articulirt sogar nach dessen Entdecker P. E. MÜLLER das ganze Postabdomen am Abdomen, wie bei den Lynceiden und läuft ausserdem gegen die Krallen hin ganz spitz zu. Beides lässt sich leicht verstehen, da bei allen *Bosmina*arten der Schalenwinkel weit nach unten gerückt, der Raum zwischen Schale und weiblichem Rücken also schmal ist und das Männchen bei der Kürze seines Postabdomens dasselbe sehr stark beugen muss.

#### 11. Die Gattung *Pasithea* Liévin.

Die kleinen, unregelmässig rundlichen Samenzellen (Durchmesser etwa 0,005 mm) wurden kürzlich von GRUBER und mir beschrieben und abgebildet <sup>2)</sup>. Sie erscheinen, wenn sie in Masse den Hoden erfüllen, hell kastanienbraun, eine Färbung, die auf kleinen gelbbraunen Körnchen beruht, welche den Zellkern umgeben (Fig. 12 A und B).

Lage und Gestalt des Hodens sind ganz, wie bei andern Daphninen, die Mündungsstelle aber konnte ich nicht sicher erkennen, das Vas deferens liess sich bis neben den After verfolgen, der hier etwa wie bei *Bosmina* liegt, d. h. hinter den Schwanzkrallen.

Das ausserordentlich kurze und seltsam geformte Postabdomen ist

1) Diese »Beiträge«. Abhandlung V.

2) »Neue Daphniden«. Taf. IV, Fig. 15.

in beiden Geschlechtern gleich, so dass sich daraus keine Schlüsse auf die specielle Form der Begattung ziehen lassen. Der Klammerhaken am ersten Fusspaar fehlt auch hier dem Manne nicht, und daraus und aus der Gestalt der weiblichen Schale lässt sich abnehmen, dass die Begattungsstellung ähnlich sein muss, wie bei *Daphnia*, d. h. das Männchen klammert sich mit dem Kopf voran an den Bauchrand der Schale an. Da die Stelle, an welcher beide Schalen zusammenstossen (der hintere Schalenwinkel), beim Weibchen sehr weit abwärts liegt, so wäre keine andre Stellung denkbar, in welcher das Männchen zugleich den Schalenrand packen und mit der Spitze des Postabdomen in den Brutraum eindringen könnte.

#### 42. Die Gattung *Macrothrix* Baird.

Auch über diese Gattung kann ich nur Dürftiges mittheilen. Die Männchen sind bisher nur von GRUBER und mir beobachtet worden und ihre Seltenheit, sowie ihre Kleinheit (0,4 mm) und relative Undurchsichtigkeit erschwerte die Untersuchung sehr. Wir fanden<sup>1)</sup>, dass »die Hoden auch hier die gewöhnliche Schlauchform haben und die bekannte Lage zu Seiten des Darmes. Wie bei *Moina*, so sieht man auch hier bei den fast ununterbrochen andauernden peristaltischen Bewegungen des Hodens die Samenmasse auf- und absteigen. Auch bei starker Vergrösserung erkennt man übrigens die Samenzellen selbst nicht, sondern nur ihre Kerne, welche als dunkle Körner erscheinen, die nicht unmittelbar aneinander stossen, also durch die vermuthlich äusserst helle Zellsubstanz auseinander gehalten werden. Die Samenelemente können danach weder Strahlzellen, wie bei *Moina rectirostris* und *brachiata*, noch Sichelzellen, wie bei *Moina paradoxa* sein, noch auch stäbchenförmige Körperchen, wie bei den *Daphnia*-arten, sondern sie müssen nahezu kugelige kleine Zellen mit hellem Protoplasma und kleinem dunkeln Kern sein, ähnlich den Samenelementen von *Pasithea*. Isolirung derselben gelang nicht.«

Auch hier ist das Schwanzende beider Geschlechter nahezu gleich und die Mündungsstelle des Vas deferens konnte nicht sicher gestellt werden, auch hier sind die Antennen gleich bis auf zwei Sinnesborsten, die das Männchen mehr besitzt, auch hier fehlt schliesslich der Klammerhaken am ersten Fusspaar nicht und dies in Zusammenhang mit dem übrigen Bau lässt auf die gleiche Begattungsform schliessen.

1) A. a. O. p. 403.

### III. Samen und Begattung bei den Lynceiden.

#### 43. Die Gattung *Eurycercus* Baird.

Im Gegensatz zu den andern Daphnoidenfamilien herrscht bei den Lynceiden eine grosse Einförmigkeit der Samenelemente. Ueberall sind es sehr kleine nahezu kugelige Zellen, deren Kern sich bei den grösseren Arten ganz wohl nachweisen lässt.

Bei *Eurycercus lamellatus*, dem Riesen unter den Lynceiden, dessen Männchen im November sehr zahlreich anzutreffen sind, besitzen sie eine relativ bedeutende Grösse, ihr Durchmesser beträgt 0,005 mm. Sie sind kugelig, wasserklar und enthalten einen klaren, ebenfalls kugeligen Kern, in welchem noch ein stark lichtbrechendes central gelegenes Kernkörperchen deutlich zu erkennen ist (Fig. 29 B). Sie sind also unzweifelhafte Zellen, eine Erkenntniss, die für die Beurtheilung der meist ganz winzigen Samenelemente der übrigen Lynceiden nicht ohne Bedeutung ist. Gegen Wasser sind sie nicht sehr empfindlich, verändern zunächst ihre Form gar nicht und quellen erst nach längerer Zeit auf, um schliesslich zu platzen und sich aufzulösen.

Der Hoden besitzt auch hier die Gestalt eines weiten Schlauches, der aber vielfache Aussackungen aufweist, auch nicht, wie bei den Daphniden gerade gestreckt verläuft, sondern entsprechend dem eine Schlinge bildenden Darmcanal mehr oder weniger gebogen (Fig. 29 A). Die Wand des Hodens ist sehr dünn und man findet im November das Organ prall gefüllt von einer unglaublichen Menge von Samenzellen, welche schon auf geringen Druck durch die Mündungen der kurzen Samenleiter ausströmen. Diese Mündungen liegen — abweichend von allen andern Lynceiden — an der Basis des Postabdomen, natürlich an der Bauchseite und zwar auf vorspringenden, zweilippigen Papillen, welche gegen die Schwanzspitze zu schauen, so dass also der Samen in der Richtung gegen die Schwanzkrallen hin ausströmt.

Die Begattung wurde noch von Niemand beobachtet. Ich halte ein Aufeinanderpassen der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen auch hier nicht für möglich, die colossale Höhe des mit zackigem Rande versehenen Postabdomen schliesst wohl eine Einführung desselben in den Brutraum aus; jedenfalls müsste man erwarten — falls eine solche stattfände — dass beim Manne diese Höhe geringer sei, als beim Weibchen, oder die Zacken abortiv, wie Aehnliches bei allen andern Lynceiden vorkommt; dem ist aber hier nicht so. Da nun andererseits die Begattungsstellung wiederum durch die Haken am ersten Fusspaar gegeben ist, so kann der Samen wohl nur in den Brutraum entleert werden und zwar wird dies

so geschehen, dass die männliche Geschlechtsöffnung gerade in den Schalenwinkel des Weibchens zu liegen kommt, während das mächtige Postabdomen sich mit seiner Ventralfläche dem Schalenrücken auflagert.

Wir kennen nicht die Bedeutung der Kämmen auf dem Postabdomen; dass sie aber eine nicht ganz unwichtige Rolle spielen, beweist wohl ihre Beibehaltung beim Männchen. Aus dieser Beibehaltung resultirte dann die Nothwendigkeit, die ursprüngliche Lage der männlichen Geschlechtsöffnung beizubehalten, da diese Oeffnung auf der Spitze des Postabdomens zwecklos und unbrauchbar gewesen wäre.

Ueber die Genese der Samenelemente kann ich nur so viel sagen, dass auch hier dieselben in grösseren Mutterzellen entstehen, welche man zuweilen mitten zwischen den reifen Samenzellen im Lumen des Hodens flottiren sieht (Fig. 29 A, unmittelbar vor dem Vas deferens).

#### 14. Die übrigen Lynceiden.

Um Wiederholungen zu vermeiden, fasse ich die Beobachtungen über diese Gruppe zusammen.

Die Samenzellen sind stets denen von *Eurycercus* ähnlich und werden, wie bei diesem, in Masse hervorgebracht. Bei den kleinen Arten sind sie ungemein klein.

In der Litteratur finde ich nur die Samenelemente eines einzigen Lynceiden erwähnt und zwar bei Kurz, der von *Pleuroxus hastatus* beiläufig bemerkt, »er habe recht grosse, kugelförmige Spermatozoen«<sup>1)</sup>. Ich vermuthe, dass hier eine Täuschung mit untergelaufen ist, wenigstens würde dieser *Pleuroxus* sich anders verhalten, als alle übrigen mir bekannten Arten.

Ich selbst habe die Samenzellen von folgenden Arten beobachtet:

1. *Camptocercus rectirostris* Schödler; sie messen 0,0016 mm, das ganze Thier dagegen misst in der Länge etwa 0,6 mm; die Samenzellen verhalten sich also zur Länge des Thiers wie 4 : 370. Kerne der Samenzellen als helle Flecke mit HARTNACK System VIII ganz wohl zu erkennen.

2. *Acroperus leucocephalus* Koch. Die Samenzellen messen 0,003 mm, besitzen einen deutlichen Kern und kleine Körnchen im Zellprotoplasma; Länge des Männchens 0,5 mm; die Samenzellen verhalten sich also zur Körperlänge wie 4 : 150.

3. *Alonella pygmaea* Sars: Die Samenzellen messen 0,0014 mm, die Körperlänge beträgt 0,25 mm; das Verhältniss ist also wie 4 : 180.

1) »Dodekas etc.« p. 67.

4. *Alona testudinaria* Schödler. Samenzellen nur 0,002 mm, dennoch der Kern als heller centraler Fleck erkennbar. Länge des Männchens = 0,4 mm, also Samenzellen wie 1 : 200.

5. *Peracantha truncata* Baird. Samenzellen nur 0,0005 mm etwa! Kerne nicht mehr erkennbar. Länge des Männchens = 0,5 mm, also ergibt sich hier ein Verhältniss von 1 : 4000.

6. *Chydorus sphaericus*. Samenzellen unmessbar kleine, stark lichtbrechende Körnchen; Kern nicht erkennbar. Dass die Genese dieser winzigen Samenzellen eine ähnliche ist, wie sie für *Eurycercus*, *Simocephalus*, *Daphnia* festgestellt wurde, beweist das Vorkommen mehrkerniger Mutterzellen im flüssigen Hodeninhalte.

Eine directe Beobachtung der Begattung bei irgend einem Lynceiden liegt nicht vor. Kurz allein sah wenigstens die Vorbereitungen dazu und zwar bei *Chydorus sphaericus*. Er sagt darüber: »Die Begattung habe ich oft beobachtet. Sie findet statt an Weibchen, welche noch kein Ehippium<sup>1)</sup> haben, ja es sind manchmal im Brutraum noch Sommereier in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden. Das Männchen klammert sich mit den Haken in dem Schalenwinkel fest, welchen die beiden Hinterränder beim Weibchen bilden. Die beweglichen Haken klemmen den Schalenrand des Weibchens gegen die Widerlager so fest, dass sich das Männchen vom Weibchen fortschleppen lassen kann. Dabei überlässt sich das Männchen seinen gewöhnlichen vitalen Verrichtungen. Obzwar ich nun die conjugirten Thiere oft stundenlang unter dem Mikroskop hatte, so gelang es mir doch nie, den Moment der Begattung zu beobachten«<sup>2)</sup>.

Es wäre irrig, wollte man die von Kurz hier gesehene Stellung des Männchens für die Begattungsstellung nehmen. Bei allen Daphnoiden, deren Begattung mir bekannt ist, wechselt das Männchen seine Stellung, so lange das Weibchen noch keinen Ernst zeigt und klammert sich häufig in einer Stellung an, die sehr verschieden von der eigentlichen Begattungsstellung ist. Weibchen aber, welche Sommereier oder Embryonen tragen, nehmen niemals Männchen an.

Ich glaube nun nachweisen zu können, dass die Begattungsstellung für die Lynceiden eine andre sein muss, dieselbe nämlich, wie sie bei den Daphninen beobachtet wurde und möchte deshalb die von Kurz beobachtete Stellung nur als erste Angriffsstellung des Männchens betrach-

1) Nach Kurz wird bei *Chydorus* eine Art von Ehippium gebildet, wie denn auch bei einigen andern Lynceiden während der Bildung von Wintereiern Umwandlungen der Schale vorkommen, Bildung logenartiger Vertiefungen, wenn auch keine förmlichen Ehippien, siehe: unten p. 84.

2) Dodekas neuer Cladoceren. Wiener Sitzungsberichte. Bd. LXX. p. 72. 1874. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. XXXIII. Bd.

ten, die sich von selbst daraus ergibt, dass die Weibchen meist auf dem Boden umherlaufen, nicht schwimmen, also auch nicht anders als von hinten her gepackt werden können.

Nach meiner Ansicht findet bei allen Lynceinen die Ejaculation in den Brutraum statt und zwar in der Weise, dass das männliche Postabdomen nicht bloß an die Oeffnung desselben aussen angelegt wird, wie bei den meisten Daphnien, sondern tief in denselben eingeführt wird.

Diese Ansicht lässt sich in folgender Weise erhärten.

Bei allen Arten liegt die männliche Geschlechtsöffnung auf der Spitze des Postabdomen. Daraus folgt, dass diese Spitze mindestens in den Anfang des Brutraumes eingeschoben wird und dies wird weiter noch gestützt durch die Thatsache, dass bei allen Arten das männliche Postabdomen sich vom weiblichen unterscheidet, theils durch grössere Länge, theils durch geringere Dicke (Zuspitzung) theils durch Verkümmern der scharfen Zähne, welche beim Weibchen auf der Dorsalfläche stehen, theils durch alles Dieses zusammen.

Fig. 32 *B* stellt das männliche Postabdomen von *Alonella pygmaea* dar, *C* das weibliche, Fig. 35 das männliche Postabdomen von *Camptocercus rectirostris*, Fig. 36 das weibliche. Fig. 37 *A* zeigt das conisch zugespitzte, völlig dornenlose Postabdomen der männlichen *Alona testudinaria*, Fig. 30 das ebenfalls dornenlose männliche Postabdomen von *Acroperus leucocephalus*, Fig. 34 dasjenige von *Peracantha truncata*, auf welchem die scharfen Dornen des Weibchens in ganz kurze, biegsame Borsten umgewandelt sind. Noch auffallender sind die Unterschiede bei den Chydorusarten, bei welchen das weibliche Postabdomen sehr breit abgestutzt endet, das männliche aber sich fein zuspitzt.

Alles dieses beweist indessen nur, dass das Postabdomen ziemlich tief in den Brutraum des Weibchens eingeführt wird, lässt aber die Möglichkeit einer Ejaculation in die Einleitermündungen noch offen.

Diese wird dadurch ausgeschlossen, dass die Lage der männlichen Oeffnungen zum Theil eine solche ist, dass unmöglich ein Contact mit den weiblichen stattfinden kann.

Obwohl nämlich die Oeffnungen der Samenleiter bei allen Arten auf der Schwanzspitze liegen, so finden doch grosse Unterschiede in der specielleren Lage derselben statt. Bei *Alonella pygmaea* münden beide Samenleiter durch eine gemeinsame Oeffnung an der ventralen Basis der Schwanzklauen (Fig. 32 *A* und *B*); bei *Alona pygmaea* verhält es sich ähnlich, nur dass die beiden Oeffnungen nicht völlig verschmolzen sind und die ganze Breite der Klauenbasis einnehmen (Fig. 37 *A* und *B*). Bei *Acroperus leucocephalus* sind zwei getrennte Oeffnungen auf je einem

Vorsprung an der Ventralseite der Klauenbasis vorhanden (Fig. 30). Bei *Camptocercus rectirostris* befinden sich die beiden Oeffnungen ziemlich weiter nach vorn und ohne warzenförmigen Vorsprung (Fig. 35). Bei *Pleuroxus* sp. endlich (Fig. 33) und bei *Peracantha truncata* (Fig. 34) liegen die beiden Oeffnungen auf der Seitenfläche des Postabdomen.

Die Begattungsstellung lässt sich nun für solche Arten, deren hinterer Schalenwinkel weit abwärts steht, leicht bestimmen, sie kann keine andere sein, als sie bei *Moina* oder *Daphnia* durch Beobachtung festgestellt ist. Da das Männchen mit seinen Fusshaken nur den Rand, nicht die Fläche der Schale packen kann, so ist jede andere Stellung, als die in Fig. 19 abgebildete ausgeschlossen. Klammerte sich das Männchen in Schalenwinkel an, so könnte es unmöglich sein Postabdomen in den Brutraum einführen. Nun sieht man aber leicht, dass eine Berührung der Samenleiteröffnungen auch nur mit dem Rücken des Weibchen, geschweige denn mit den winzigen Eileiteröffnungen bei der als Beispiel gewählten *Peracantha* unmöglich ist. Der Samen wird also etwa so wie in Fig. 19 angedeutet ist, in den Brutraum entleert werden. Die Abbildung zeigt zugleich, dass dadurch für die Befruchtung der wahrscheinlich unmittelbar nach der Begattung austretenden Eier hinlänglich gesorgt sein muss, denn wenn auch beim Zurückziehen des männlichen Postabdomen ein Theil des ejaculirten Samens verloren geht, so wird von der grossen Menge von Samenzellen immer noch viel mehr zurückbleiben, als zur Befruchtung der wenigen Wintereier erforderlich ist.

Wenn nun auch bei andern Lynceinen die Lage der Samenleiteröffnungen eine so bestimmte Zurückweisung innerer Begattung nicht zulässt, so spricht doch Alles dafür, dass die Begattungsform bei Allen dieselbe ist. Ueberall sind diese Oeffnungen so gelegen, dass der austretende Strom in gerader Richtung in die Tiefe der Bruthöhle getrieben wird und das Einzige, was auf den ersten Blick für eine Ejaculation in die Eileiter bei einigen Arten zu sprechen scheint, ist das Vorkommen eines sogen. Penis bei *Leydigia* (*Alona*) *quadrangularis* und *Alona linearata*. Leider konnte ich mir die Männchen dieser Arten bisher nicht verschaffen, muss aber bezweifeln, dass diese Verlängerungen der Samenleiter, welche bei *Leydigia quadrangularis* z. B. als schlaffer, kurzer unpaarer Schlauch zwischen den Klauen herabhängt, in dem Sinne Begattungsorgan ist, dass es in die Eileiteröffnung eingeführt würde. Ich glaube, dass schon die Lage zwischen den Klauen dagegen spricht und sehe in dem Organ eher einen Apparat zur Verstärkung der Ausströmungsgeschwindigkeit. Eine Einführung in den Eileiter würde auch voraussetzen, dass beide Eileiter in einer gemeinsamen Oeffnung ausmündeten, dieses ist jedoch noch bei keiner Daphnoide beobachtet wor-

den und ist auch — soviel ich sehe — bei *Alona quadrangularis* nicht der Fall, vielmehr liegt hier — wie auch bei den übrigen Daphniden — eine kleine ovale Oeffnung mit geradem Spalt in der Mitte jederseits in einiger Entfernung von der Mittellinie.

Nachdem das Manuscript bereits abgeschlossen war, bot sich mir zum ersten Mal die Gelegenheit, Geschlechtsweibchen von *Chydorus sphaericus* zu untersuchen und diese lieferten eine unerwartete Bestätigung der hier entwickelten Ansicht über die Lynceidenbegattung.

Bei *Chydorus* besitzen die Männchen ein sonderbar geformtes Postabdomen, das auf eine ganz specielle Anpassung an die Theile des Weibchens hinzudeuten scheint. Dasselbe ist nämlich an seiner Rückenfläche tief bogenförmig ausgeschnitten, so dass es von der Aftergegend an ganz dünn wird. Dies erklärt sich nun ganz einfach, wenn man das von KURZ entdeckte Ephippium dieser Art kennt. Während nämlich bei den meisten Lynceiden die Schale keine oder nur geringe Veränderungen erleidet, um sich zur Aufnahme der Dauereier geschickt zu machen, bildet sich hier, — wie KURZ es ganz richtig beschreibt aber nicht ganz richtig abbildet <sup>1)</sup> — »im Rückentheil der Schale ein scharfer Höcker«, der offenbar dem Ei als fester Halt zu dienen hat. Dieser Wulst nun liegt in der Medianebene und entspricht in seiner Gestalt dem geschweiften Ausschnitt auf dem Rücken des männlichen Postabdomens — vorausgesetzt, dass dasselbe in der Stellung gegen die Ephippialhöhle vorgeschoben wird, wie es oben angenommen wurde.

#### IV. Samen und Begattung bei den Polyphemiden.

##### 15) Die Gattung *Bythotrephes* Leydig.

Die Samenzellen dieser Art sind schon von MÜLLER beschrieben worden, es sind sehr grosse (Durchmesser 0,11—0,13 mm) hüllenlose, sphäroide Zellen mit bläschenförmigem Kern und einem Kernkörperchen (Fig. 20 C). Der flaschen- oder birnförmige Hoden (Fig. 21, H) enthält nur eine geringe Zahl derselben, höchstens etwa zwanzig, oft aber nur sechs oder acht. Das Protoplasma der Samenzellen ist ungemein weich und schmiegsam; beim Durchgang durch den engen Canal des Penis

1) Die Fig. 9 von KURZ auf Taf. III giebt eine förmliche Ecke auf dem Schalenrücken an und lässt ihn von da gegen den Schalenwinkel allzu gerade abfallen. Ich finde in der Wölbung der Schale keinen Unterschied von den Jungfernweibchen, wohl aber in der enormen Verdickung der Hypodermis und der von ihr ausgeschiedenen Chitinschicht an der Stelle des in Frage stehenden Schalenwulstes.

streckt sich die Zelle dermassen, dass sie denselben in wurst- oder bandförmiger Gestalt wieder verlässt, aus der sie sich aber dann rasch wieder zur Kugelform zusammenzieht (Fig. 20 B, d und e).

Durch geringen Druck des Deckgläschens kann man leicht eine Anzahl von Zellen zum Austreten bringen und man beobachtet dann jene, allerdings sehr seltsamen Bewegungserscheinungen, welche LEYDIG zuerst an Polyphemus gesehen und folgendermassen beschrieben hat <sup>1)</sup>. »Es quellen die Samenelemente in Form einfacher, cylindrischer, feingranulärer Körper hervor, welche sich, von dem umgebenden Wasser berührt, rasch an beiden Polen ausziehen und damit spindelförmig werden.« — »Nun fangen die Enden an sich langsam zu bewegen und jedes Ende drillt sich in eine Anzahl feiner Fäden auf. Dann erfolgen amöbenartige Zusammenziehungen und Ausdehnungen des ganzen Zoosperms, die zuletzt damit aufhören, dass das Zoosperm zu einer Kugel sich umgestaltet hat, welche an mehreren Stellen Büschel zarter Strahlen abgibt. Auf dieser Stufe angekommen, sind sie den Strahlencellen im Samen der Decapoden vergleichbar und bleiben auch wie jene vollkommen starr. Die amöbenartigen Bewegungen sind schon nach einigen Minuten erloschen.«

CLAUS hat neuerdings dieselben Erscheinungen an den Zoospermien von Evadne beobachtet. Bei Bythotrephes habe ich sie oft gesehen und muss danach glauben, dass wir es hier nicht mit Lebensäusserungen dieser Zellen zu thun haben, wie man bisher annahm, sondern mit rein physikalischen Vorgängen. Ich halte die ganze Reihe der Formänderungen dieser Zellen nicht für active, sondern für passive, theils für reine Quellungserscheinungen, theils für die Folge mechanischer Zerrung und Zerrei- sung der Zellen.

Wenn eine Samenzelle als langer band- oder wurstförmiger Körper (Fig. 21 Sz) aus dem Penis hervorgeschossen ist, zieht sie sich sofort wieder zur Eiform zusammen (Fig. 20 e), wenn sie nicht irgendwo hängen bleibt. Letzteres passirt aber sehr häufig, da das gedrückte Thier heftig mit den Füßen arbeitet. Daher kommt es, dass die Zellen sich häufig »an den Polen ausziehen und spindelförmig werden«; das klebrige, weichflüssige Protoplasma der Samenzelle wird durch die mächtigen Fussborsten zerfetzt, die Zellen in lange Zipfel ausgezogen, oft auch in mehrere kurze; zugleich wirkt das Wasser auf das zerrissene Protoplasma und es beginnt ruckweise zu quellen. Es bilden sich so die merkwürdigsten bandartigen Knäuel oder auch Formen, welche »Strahlencellen« ähneln (Fig. 20 A, B, D), es wäre aber irrig, diesen

1) Naturgeschichte der Daphniden. p. 243.

sonderbaren Gebilden irgend welche Bedeutung etwa in Beziehung auf den Befruchtungsvorgang oder auf die Lebenseigenschaften der Zelle zuzuschreiben: sie sind Kunstproducte. Alle Samenzellen, welche an geschützter Stelle der Wassereinwirkung unterliegen, bilden keine Ausläufer, sondern bleiben lange Zeit oval mit dichter, runzlicher Rindenschicht (Fig. 20 *D, m*), quellen dann plötzlich auf und zerfallen schliesslich zu einem Häufchen feinkörniger Masse (*n*), in deren Mitte der Kern noch längere Zeit intact bleibt. Sie verhalten sich also ganz so, wie die Samenzellen von *Bosmina* oder von *Moina paradoxa*, bei welchen nur die geringere Grösse der Zellen die Quellungserscheinungen minder auffallend macht.

Dass jene »Strahlen« und Spitzen mit der Befruchtung Nichts zu thun haben, geht übrigens schon daraus hervor, dass die Samenzellen im Körper des Weibchens als dieselben eiförmigen Gebilde erscheinen, als welche sie aus dem Hoden des Männchens bekannt sind.

Bei solchen Weibchen nämlich, welche vor Kurzem Wintereier in den Brutraum entleert haben, findet man nicht selten, wie bereits P. E. MÜLLER gesehen hat, mehrere Samenzellen (bis fünf) im Brutraum, gewöhnlich den beiden Eiern dicht anliegend (Fig. 15 *A* und *B*). Die Befruchtung muss während oder unmittelbar nach dem Eintritt der Eier in den Brutraum erfolgen, weil unmittelbar danach die Bildung der Eischale beginnt. Ich habe niemals Samenzellen im Brutraum gesehen, bevor die Eier eingetreten waren, obgleich mir sehr oft Weibchen mit reifen Eiern im Ovarium vorgekommen sind und ich oft das künstliche Ueberfliessen des Eies in den Brutraum durch Druck erzielt habe. Auch fand ich einmal ein Weibchen, bei welchem in der Gefangenschaft bei ausgeschlossener Begattung die Wintereier in den Brutraum übergetreten waren, sich aber dort nicht kuglig zusammengezogen hatten, sondern zerfallen waren. Es stimmt dies vollständig mit den Beobachtungen an *Daphnia pulex* und *Moina paradoxa*, bei welchen die Eier ebenfalls zerfallen, wenn die Befruchtung ausbleibt. Nach allem Diesem muss also die Begattung mit dem Eintritt der Eier zeitlich zusammenfallen.

Wie sie vor sich geht, ist mir nicht mehr zweifelhaft, seitdem ich bemerkt habe, dass bei den Geschlechtsweibchen eine kleine Oeffnung am Schalenrand frei bleibt und nicht mit der Rückenhaut verwächst. Bei Weibchen, welche die Begattung schon vollzogen haben, ist sie schon äusserlich kenntlich durch kleine pelottenförmig vorspringende Lippen, welche von einer Vorstülpung der Wand des Canals herrühren, in welchen die Oeffnung führt. Bei Weibchen, die die Begattung noch

nicht vollzogen haben, treten diese Lippen noch nicht so hervor. Ich bezeichne die Oeffnung ihrer Function nach als Vulva, den Canal als Vagina (Fig. 14 *A* und *B*, *Vv*). Derselbe ist seiner Genese nach nichts weiter als ein offen gebliebener Spalt zwischen Rückenhaut und Schalenrand und führt direct in den Brutraum hinein. Als ich einmal stärkeren Druck ausübte, um das im Ovarium liegende Winterei in den Brutraum übertreten zu lassen, stülpte sich die ganze Vagina als ein Zapfen nach aussen vor (Fig. 14 *B*), doch bezweifle ich, dass dies im natürlichen Zustand je so vollständig geschieht.

Ich muss noch hinzufügen, dass ich niemals im Innern des Oviductes eine Samenzelle gesehen habe, wie dies P. E. MÜLLER gesehen zu haben glaubte; eben so wenig konnte ich die von demselben Forscher angegebene Vulva<sup>1)</sup> auffinden, die am Bauch des Thieres hinter dem letzten Fusspaar gelegen sein soll. Wohl habe ich oft einen hellen Streifen von jener Stelle aufwärts gegen das Ovarium hinziehen sehen, aber bei genauerem Zusehen erwies derselbe sich stets als eine Lücke zwischen den Muskeln, nicht als ein selbständiger Gang. Ich kann mit Bestimmtheit sagen, dass diese Vulva und Vagina MÜLLER's auf einer Täuschung des vortrefflichen Forschers beruht.

Die oben beschriebene wahre Vulva kann keinem andern Zweck dienen als der Begattung, da sie viel zu klein ist, um etwa die Eier durch sich austreten zu lassen. Die fertigen, d. h. die bereits mit ihrer dicken gelben Schale umgebenen Wintereier lassen sich durch keinen, noch so starken Druck aus dieser Oeffnung herausdrücken; sie zerplatzen entweder, oder quetschen sich in den Körper des Thieres hinein. Einmal fand ich den ganzen Brutraum angefüllt mit dem abnormerweise in Masse abgeschiedenen Eischalensecret. Aber auch von dieser halbflüssigen Masse drang nur ein unbedeutender Theil durch den Begattungscanal nach aussen (Fig. 17). Um die Sache ganz sicher zu stellen, brauche ich nur noch anzuführen, dass die Wintereier durch den ganz gleichen Vorgang nach aussen gelangen, durch welchen die Embryonen der Jungfernweibchen: sie werden frei durch Zerfall des Brutsackes, nachdem sich zuvor eine neue Schale (Brutsackwand) unter ihnen gebildet hat (Fig. 16). Bei Weibchen mit fertigen Wintereiern im Brutraum findet man die Hypodermis der Hinterwand des Brutsackes (Schale des Thieres) in Zerfall, am Boden des Brutraumes aber liegt, demselben dicht angepresst, eine dicke Hypodermisduplicatur: die neue Schale. Sobald nun die alte Chitinschale durch eine Häutung des Thieres entfernt wird,

1) Danmarks Cladocera. Taf. V, Fig. 6.

sind die Eier frei. Nicht selten befindet sich dann schon ein neues Winterei in jedem Ovarium, bereit in den neugebildeten Brutraum einzutreten, und man kann dann sehr leicht die neue Schale als solche erkennen an dem mächtigen Binnenraum zwischen ihren beiden Lamellen (Fig. 14 BS), der sich erst dann verkleinert, wenn er durch die eintretenden Eier zusammengedrückt wird.

Das einzige Bedenken, welches man gegen die Deutung des Schalenporus als der Begattungsöffnung anführen könnte, wäre dies, dass die Oeffnung nicht doppelt, sondern einfach ist, während doch die Männchen einen doppelten Penis besitzen. Der kurze Canal, der von der Vulva zum Lumen der Bruthöhle führt, lässt in günstiger Lage ganz deutlich eine äussere und eine innere Mündung erkennen. Die äussere (die Vulva) ist um ein Drittel weiter, als die Spitze des Penis, die innere dagegen um ein Kleines enger, als dieselbe. Die Lage des Penis bei der Begattung ist somit gegeben: die Spitze desselben legt sich in die innere Mündung der Vagina und die Samenzellen werden also ganz direct in den Brutraum hineingeschleudert. Nach einer sogleich anzuführenden Beobachtung ist es übrigens wahrscheinlich, dass der Penis bei der Begattung sich fadenförmig verlängert und dann also bis in den Brutraum hineinragt. Eine doppelte Begattung — wie sie bei den andern Daphnoiden mit doppeltem Begattungsorgan meist stattzufinden scheint — kann hier nicht vorkommen. Die Vagina ist zu enge, um gleichzeitig zwei Penis aufnehmen zu können; bei der geringen Anzahl von Eiern (zwei), die befruchtet werden sollen, bei der Einheit des Raums, in welchem die Befruchtung geschieht und bei der Unfehlbarkeit, mit welcher hier eine jede entleerte Samenzelle zum Ei gelangen muss, wäre die gleichzeitige Entleerung der beiden an Samenzellen so armen Hoden auch nur ein unmotivirter Luxus. Gerade bei den Daphnoiden kommt ja übrigens auch ein Alterniren der beiden Eierstöcke vor, so bei kleinen Lynceiden.

Die Begattung habe ich nur ein einziges Mal beobachtet (am 30. October 1874). Leider konnte ich die Stellung der beiden Thiere zu einander nicht mit Sicherheit erkennen, doch schien das Männchen mit nach oben umgeklapptem Schwanzstachel am hintern Rückentheile des Weibchens festzusitzen. Die Stellung wechselte übrigens während des Umherschwimmens; öfters auch liess das Männchen los, um bald darauf wieder von Neuem das Weibchen zu umklammern. Auf den Objectträger gebracht, trennten sie sich, ich sah aber, dass der Penis des Männchens fadenförmig verlängert war und dass eine geldbeutelartige Samenzelle noch nachträglich austrat. Es ist mir übrigens trotz dieser letzteren Beobachtung doch wahrscheinlich, dass hier keine Begattung,

sondern nur ein Begattungsversuch vorlag. Das Weibchen trug nämlich fertige, beschalte Eier im Brutraum, die also längst befruchtet waren.

Später sah ich noch oft zwei *Bythotrephes* sich umarmen, allein dann war jedesmal die Sache umgekehrt, die Umarmung ging vom Weibchen aus und hatte zum Zweck: die Verzehrung des Männchens! In Aquarien mit vielen *Bythotrephes* sind solche Scenen des Cannibalismus nichts Seltenes; grosse Weibchen fangen oft die kleineren Männchen, oder auch kleine Weibchen, um sie zu fressen. Der Räuber beginnt regelmässig mit dem Wegfressen des enormen Auges, dessen schwarzes Pigment man in seinem Magen deutlich wiedererkennt. Dabei lebt das Opfer noch, das Herz schlägt noch nach Verlust des ganzen Kopfes!

Ich glaube einmal auch ein Stück des Befruchtungsvorgangs gesehen zu haben; ich fand nämlich bei einem frisch eingefangenen Weibchen zwei Eier im Brutraum, welche bereits mit dünner, durchsichtiger und noch farbloser Schale umgeben waren und von denen das eine einen hellen fast kugeligen Körper vom Aussehen einer Samenzelle im Innern der Schale eingeschlossen enthielt und zwar unmittelbar unter der Schale und ziemlich tief in die Dottermasse hineinragend. Ein sehr blasser in der Mitte eingeschnürter Kern schien in der vermuthlichen Samenzelle darin zu liegen. Im Verlauf von 30 Minuten rückte dieselbe tiefer in den Dotter hinein, zugleich verengte sich das Loch in der Dottermasse, durch welche sie eindrang und die feinen dunklen Dotterkörnchen, welche schon vorher dichtgedrängt die eingedrungene Zelle umgaben, hüllten dieselbe bis zum Verschwinden eines scharfen Contours ein. Doch liess sich erkennen, dass jetzt zwei solcher dunkeln Centren im Dotter vorhanden waren, die dicht aneinander stiessen und später mit einander verschmolzen. Zugleich schloss sich die Stelle, durch welche die Samenzelle eingedrungen war und die eine helle von dunklem Dotter dicht umhüllte Kugel näherte sich dem Centrum des Eies. Leider schnitt der Tod des Thieres weitere Beobachtungen ab!

So sehr unvollständig diese Beobachtung auch ist, so lehrt sie doch wenigstens so viel, dass die ganze Masse der Samenzelle mit der Eizelle verschmilzt. Ob man im Uebrigen aber das Beobachtete als einen Theil des normalen Befruchtungsvorgangs auffassen darf, wage ich nicht zu sagen, da ich nie wieder Aehnliches gesehen habe. Begreiflicherweise lässt sich ein solcher glücklicher Zufall bei einem Thier mit innerer Befruchtung, welches in Gefangenschaft sich nicht begattet, kaum wieder erwarten. Unter einigen Hunderten frisch gefangener Thiere mögen sich im besten Falle vielleicht zwei oder drei frisch begattete Weibchen befinden, aber wer wäre im Stande, sie

sofort herauszufinden? und wie häufig fällt der Fang viel spärlicher aus! Thiere, welche sich während des Fanges in coitu befanden, werden sich sofort wieder trennen und meist bekommt man nur Weibchen, welche schon vor längerer Zeit begattet worden waren. Auch in solchen lassen sich meist noch Samenzellen im Brutraum nachweisen, aber schon mehr oder weniger verändert. Zuerst verliert das Protoplasma seine homogene Beschaffenheit, wird körnig in der Umgebung des Kerns bis zu vollständiger Verhüllung desselben; dann verflüssigt sich der ganze Zellkörper und es bleibt nur ein Haufen dunkler Körner zurück (Fig. 18 A und B).

In einer Beziehung noch scheint mir *Bythotrephes* wichtig und geeignet, Licht auf die Vorgänge bei den Daphnoiden im Allgemeinen zu werfen.

Dass die Wintereier der Befruchtung bedürfen, steht zwar jetzt ausser Zweifel, keineswegs aber, dass die Sommereier nicht befruchtungsfähig sind! Ich habe früher schon hervorgehoben, dass es noch niemals bewiesen worden ist, dass nicht eine grosse Zahl von Sommereiern auch befruchtet wird! Wir wissen nur, dass sie sich auch ohne Befruchtung entwickeln, nicht aber, dass sie nie befruchtet werden. Der Umstand, dass bei manchen Arten die Männchen früher auftreten, als die Weibchen Dauereier hervorbringen, scheint sogar sehr für eine zeitweise Befruchtung der Sommereier zu sprechen und wir wissen ja, dass die Männchen (von *Daphnia pulex*) jedes Weibchen attainieren, auch solche, die nur Sommereier tragen, im Brutraum oder im Ovarium.

Hier bietet nun *Bythotrephes* ein Mittel der Entscheidung.

Es fehlt nämlich den Weibchen, welche in Sommerbildung begriffen sind, die oben beschriebene Vulva und Vagina, die Sommereier können also hier nicht befruchtet werden und so wäre wenigstens für diese Art der Nachweis geliefert, dass eine Befruchtung der Sommereier nicht vorkommt.

Die Wintereier von *Bythotrephes* durchlaufen die Furchung im Brut-sack, wie denn überhaupt bei den Daphnoiden die ersten Entwicklungsstadien immer unmittelbar nach der Befruchtung durchlaufen zu werden scheinen.

#### 16. Die Gattungen *Podon* Lilljeborg und *Evadne* Lovén.

Wie im ganzen Bau, so schliessen sich diese beiden Gattungen auch in der Form und Grösse ihrer Samenzellen, sowie in der Art ihrer Begattung zunächst an *Bythotrephes* an.

Die Samenzellen sind hier im Verhältniss zum Körper des Thiers noch grösser und scheinen nach CLAUS<sup>1)</sup> beim Austritt ins Wasser dieselben seltsamen Trugbilder zu liefern, welche LEYDIG für Polyphemus geschildert hat und deren Ursachen ich oben für Bythotrephes nachzuweisen versuchte.

Die Begattung geht hier ganz ähnlich wie bei Bythotrephes vor sich. Directe Beobachtungen derselben liegen mir zwar nicht vor, aber aus dem Bau der Sexualthiere lässt sich dieser Schluss mit Sicherheit ableiten. Ich selbst habe nur Jungfernweibchen frisch untersuchen können, allein Herr Dr. SPENGLER hatte die Güte, auf meine Bitte eine Reihe von Beobachtungen an Sexualweibchen anzustellen, welche mich über die entscheidenden Punkte vollkommen ins Klare setzten. Ich statue ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank ab.

Bei Evadne und Podon liegt der Brutsack in dem weiten Blutraum der Rückenschale, die von starrer Chitinhaut gebildet, also nicht nachgiebig ist, wie bei Bythotrephes. Diese Schale ist deshalb von vornherin so gross angelegt, damit der Brutsack den rasch heranwachsenden Embryonen frei nachgeben könne, wie denn derselbe auch wirklich zuletzt den ganzen Schalenraum völlig ausfüllt. Während also im Beginn der Embryonal-Entwicklung der Brutsack in einem mächtigen Blutsinus schwimmt, verdrängt er selbst nach Massgabe seines Anschwellens das Blut immer mehr und mehr aus dem Schalenraum und es nimmt also die Zufuhr von Nährmaterial für die Embryonen ganz in demselben Maasse ab, als dieselben heranwachsen. Es verhält sich hier also ganz ebenso, wie bei Polyphemus und Bythotrephes, bei welchen das Fruchtwasser im Beginn der Embryonalentwicklung so reich an Proteinsubstanzen ist, dass es sich mit Osmiumsäure schwarz wie Tinte färbt, während es gegen die Reife der Embryonen hin nicht einmal einen leichten grauen Stich mehr bekommt.

Bei diesen beiden letzten Arten wird nun das Fruchtwasser von einer besondern drüsigen Zellenlage abgesondert, der umgewandelten Hypodermis des Rückens, dem Boden der Bruthöhle, den ich ebendeshalb als Nährboden bezeichnet habe. Bei Podon und Evadne ist natürlich auch ein zelliger Boden, wie überhaupt eine zellige Wand des Brutsacks vorhanden, aber diese Zellen werden weder am Boden, noch an der Decke zu Drüsenzellen, so lange das Thier Brut trägt, vielmehr ist die zellige Wand sehr dünn und für rein endosmotische Prozesse jedenfalls sehr günstig. Offenbar war hier die Entwicklung eines Nähr-

1) Zur Kenntniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Wien 1877. p. 24.

bodens deshalb überflüssig, weil das blosse Durchschwitzen des Blutes (der Blutflüssigkeit, denn Blutkörperchen habe ich bei beiden Arten nie gesehen) zur Ernährung der Embryonen genügte und dies konnte genügen, weil der Brutsack gewissermassen im Blute schwimmt. In der That fand ich, dass zu keiner Zeit der Embryonalentwicklung das Fruchtwasser nahrungsreicher gewesen wäre, als das umgebende Blut. Osmiumsäure liess Beides ungefärbt.

Ich habe mich schon früher, ehe mir noch die beiden Gattungen aus eigener Anschauung bekannt waren, dahin ausgesprochen, dass »der nach hinten gerichtete Stachel der Schale von *Evadne spinifera* in Wahrheit die höchste Höhe des Rückens« bezeichnet. Daraus ergiebt sich denn — wie das auch CLAUS später bestätigt hat — dass die Hinterwand der Evadneschale der eigentlichen Schale der übrigen Daphnoiden entspricht. Der zarte Strang (Stiel des Brutsackes, Fig. 23—28 *St*) nun, welcher den Brutsack an diese Schale anheftet, kann somit nichts Anderes sein, als einerseits die Umschlagstelle der Schalenduplicatur und andererseits die Rückenwand des Thieres, die Stelle also, an welcher beide Theile aufeinanderstossen: Schalenrand und Rücken.

So lange die Brut noch jung und der Brutsack wenig ausgedehnt ist, erscheint dieser »Stiel« lang und dünn; ein Lumen besitzt er nicht oder doch nur in seinem Anfang am Brutsack. Am andern Ende hat er bei Jungfernweibchen niemals die geringste Spalte im Innern, ist völlig gleichmässig und setzt sich nach beiden Seiten hin in die Hypodermis fort, während die Chitinbaut der Schale glatt über seine Anheftungsstelle wegläuft ohne jede Spur einer Oeffnung (Fig. 27 *St*).

In dem Maasse als der Brutsack sich vergrössert, verkürzt und verbreitert sich der Strang, erhält aber auch jetzt kein Lumen.

Ganz anders bei Weibchen mit Wintereiern. Bei diesen existirt — wie ich den brieflichen Mittheilungen Herrn Dr. SPENGLER's entnehme — ein förmlicher Canal, der durch die Cuticula nach aussen mündet und den ich nach den Erfahrungen an *Bythotrephes* nicht anstehe, als den Begattungscanal zu bezeichnen.

Auch bei diesen Weibchen ist er aber nicht sofort da, sondern bildet sich erst während der Reifung des Eies im Ovarium, denn bei *Evadne* bildet sich — wie es scheint — stets nur 1 Winterei gleichzeitig aus; die Ovarien alterniren. Während nun bei jungen Thieren, in deren vierzelliger Keimgruppe die Dotterbildung noch nicht begonnen hat (Fig. 23 *Kgr*), der »Stiel« des Brutsacks noch ohne Spur eines Lumens ist, fängt etwas später das Lumen des Brutsackes an, sich spaltförmig in den Stiel fortzusetzen und erreicht bei der Reife des Eies die Hypodermis der

Schale (Fig. 24, 25, 26). »Nach dem Eintritt des Eies in den Uterus« — so schreibt mir Herr Dr. SPENGLER — »hat die vollständige Durchbrechung des Uterusstieles stattgefunden. Die Mündung ist immer von einer kleinen Lippe umgeben« (Fig. 28). — »Ich habe diese Thatsache (die Durchbrechung des Stiels) ohne Ausnahme in allen Fällen beobachtet, in welchen das Ei bereits im Uterus lag; ja manchmal habe ich kleine Körnchenballen, wie man sie in der Uterushöhle antrifft, in dem Lumen des Stieles liegen sehen.«

Wie ist es aber möglich, — so wird man fragen — dass dieser Canal nach aussen die ziemlich derbe und harte Chitinhaut durchbricht? — Natürlich nur vermittelt einer Häutung, deren ja alle Daphnoiden eine grosse Anzahl durchmachen, *Daphnia pulex* z. B. deren drei, ehe die erste Trächtigkeit oder die Entleerung der ersten Wintereier in den Brutraum stattfindet. Der Zusammenhang der Ereignisse wird also dieser sein: Während der Reifung des Eies bildet sich der Canal im Stiel, dann erfolgt eine Häutung und nun bleibt eine von kleinen Lippen eingefasste Oeffnung in der Chitinhaut, durch welche die Begattung geschieht. Evadne sowohl als Podon besitzen einen Penis, der dem von *Bythotrephes* ganz ähnlich ist. Wahrscheinlich tritt während, oder unmittelbar nach der Begattung das Ei in den Brutsack.

Wie bei *Bythotrephes* so verläuft auch hier der Furchungsprocess noch innerhalb des Brutsacks und das Ei erhält während desselben seine Hüllen. Die erste dünne Eihaut wird hier, wie überall, eine vom Ei selbst producirt Cuticula sein, die zweite aber entsteht, wie bei *Bythotrephes* aus einem gelben Secret, welches von der drüsigen Wandung des Brutsackes geliefert wird. Die Wandungszellen der Geschlechtsweibchen verhalten sich nämlich sehr anders als die der Jungfernweibchen.

Noch ehe die Dotterablagerung im ersten Winterei begonnen hat, bestehen »die Wandungen des Uterus, welche sich jetzt noch fast berühren, schon aus grossen, dicken Zellen, die mit in frischem Zustande wie Tröpfchen erscheinenden Körperchen erfüllt sind; nach Behandlung mit Essigsäure werden diese Körnchen fein punktirt, fast wie Zellkerne aussehend. Doch sind die wirklichen Zellkerne ungeheuer viel grösser, von etwa dem halben Durchmesser der Zellen selbst.« Wenn dann später das Ei in den Brutsack tritt »sind die Wandungszellen desselben stark mit Tröpfchen erfüllt. Nach Beendigung der Schalenbildung sind die Tröpfchen verschwunden und die Zellen sind hell und flach geworden.« (SPENGLER.)

Ein wesentlicher Unterschied von *Bythotrephes* liegt hier nur darin, dass sämtliche Zellen der Wandung des Brutsacks das Secret

für die Schale liefern, während bei *Bythotrephes* nur die Zellen des Bodens als Schalendrüse functioniren.

Dass die hier versuchte Darstellung der Begattungsvorgänge bei den marinen Polyphemiden die richtige ist, könnte nur dann zweifelhaft scheinen, wenn man die entsprechenden Vorgänge bei *Bythotrephes* nicht kennte. Man würde dann im Zweifel sein können, ob der sich bildende Canal im Brutsackstiel nicht etwa zur Entleerung des Eies diene? Da aber bei *Bythotrephes* derselbe Canal existirt und dort zweifellos nicht zur Ausleitung der Eier dient, sondern nur zur Begattung, so wird dies auch hier anzunehmen sein und dies um so sicherer, als auch hier ein Austritt des grossen Eies durch den engen Canal (die Vagina) kaum stattfinden könnte.

Wahrscheinlich wird die Ablage der Dauereier auch hier von einer Zerstörung der alten Schale und der Entstehung einer neuen begleitet sein. Für die Geburt der Embryonen bei den Jungfernweibchen giebt es jedenfalls keinen andern Weg, und CLAUS bezweifelt mit Unrecht die Angabe von LOVÉN, der im Wesentlichen schon zu dieser Erkenntniss gekommen war. Dass die Jungen nicht — wie CLAUS will — durch »das für gewöhnlich geschlossene Lumen des engen« Brutsackstiels den mütterlichen Körper verlassen, geht schon daraus hervor, dass dieses Lumen bei Jungfernweibchen überhaupt nicht vorhanden ist. LOVÉN wird deshalb im Wesentlichen wohl Recht haben, wenn er angiebt, dass die reifen Jungen »durch eine Spalte an der oberen Fläche des Uterus in den grossen Raum unter der Schale« treten, nur dass diese »Spalte« keine vorgebildete oder regelmässige ist, sondern besser als Zerfall der Uteruswand bezeichnet wird. Diese »obere Fläche« ist, morphologisch gesprochen nichts anderes als das innere Blatt der Schalenduplicatur. Bei *Bythotrephes* zerfallen beide Blätter dieser Duplicatur und bilden sich von der Schalenwurzel aus aufs Neue; man wird mit der Annahme nicht fehlgehen, dass es sich bei *Evadne* und *Podon* ähnlich verhält.

In einer Beziehung noch verhalten sie sich jedenfalls ebenso: auch bei ihnen ist eine Befruchtung der Sommereier unmöglich, da der einzige Weg, welcher beim Geschlechtsweibchen von aussen in den Brutsack führt, bei den Jungfernweibchen geschlossen ist: der Uterusstiel.

#### 17. Die Gattung *Polyphemus* O. F. Müller.

Der Hoden von *Polyphemus pediculus* ist relativ grösser als bei *Bythotrephes* und enthält auch bedeutend mehr Samenzellen, vielleicht über 50 gleichzeitig, was freilich immer noch eine sehr geringe Zahl ist gegen-

über den Tausenden im Hoden anderer Daphnoiden. Die Samenzellen sind von eiförmiger Gestalt, besitzen einen kleinen Kern mit Nucleolus und verhalten sich ganz ähnlich wie bei *Bythotrephes*. Sie bestehen aus einem ungemein weichen und klebrigen Protoplasma, welches leicht an andern Gegenständen hängen bleibt und dann in Fäden der verschiedensten Länge ausgezogen werden kann. Die »amöboiden Bewegungen«, welche solche von den strampelnden Füßen des Thieres zerfetzte Zellen darbieten, beruhen auf Quellungserscheinungen, welche heftiger und plötzlicher bei der verzerrten Zelle eintreten, als bei der kuglig oder eiförmig zusammengesetzten.

Ein Unterschied des Hodeninhaltes von dem des *Bythotrephes* liegt in der reichlichen Anwesenheit einer flüssigen, körnigen Substanz zwischen den Zellen. Sie gerinnt beim Austritt ins Wasser zu dunkeln körnigen Klumpen und verstopft dann leicht die Geschlechtsöffnung, so dass keine weiteren Samenzellen austreten können. LEYDIG erwähnt ihrer bereits.

*Polyphemus* besitzt keinen Penis, dennoch geht die Begattung wesentlich ebenso vor sich, wie bei *Bythotrephes*, *Podon* und *Evadne*, d. h. die kleine Papille, auf welcher das Vas deferens mündet, legt sich an die Schalenöffnung des Weibchens an und der Samen wird direct in den Brutraum entleert.

Es geht dies mit Sicherheit aus der Anatomie des Thieres in Verbindung mit der Thatsache hervor, dass die Samenzellen im Brutraum nachweisbar sind. Ich habe schon früher<sup>1)</sup> angegeben, dass zwischen den frisch übergetretenen Eiern stets eine Gruppe von kleinen, hellen, kugeligen Zellen liegt, welche nach Grösse und Aussehen sowie nach der Beimengung jener körnigen Zwischensubstanz aus dem Hoden nichts Anderes sein können, als Samenzellen. Es giebt nun keinen andern Weg, auf dem sie dorthin hätten gelangen können, als den durch die Schalenöffnung. Es wurde früher schon dargethan, dass hier nicht wie bei *Bythotrephes* der Schalenrand ganz verwächst, dass vielmehr selbst bei den Jungfernweibchen ein breiterer Spalt bleibt, durch welchen ich die Jungen habe austreten sehen. Ein solcher Spalt besteht nun auch bei den Geschlechtsweibchen und allein durch ihn kann die Begattung stattfinden. Da es sich hier noch nicht um einen engen Canal, wie bei *Bythotrephes* oder gar wie bei *Evadne* und *Podon* handelt, sondern um einen breiteren und nicht tiefen Schlitz, so genügte die einfache männliche Geschlechtspapille und ein wirkliches Begattungsorgan war überflüssig. Es wird nur nöthig sein, dass das Weibchen sein

1) Siehe diese »Beiträge«. Abhandlung II. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. Taf. IX, Fig. 34 und 33.

gewöhnlich aufgerichtetes Postabdomen gegen die Füsse hinunterklappt, um diesen Schlitz der Schale für die Papille des am Rücken des Weibchens festgeklammerten Männchens zugänglich zu machen.

Die Entleerung der Eier erfolgt durch dieselbe Oeffnung der Schale, wie ich ebenfalls direct beobachtet habe.

#### 18. Die Gattung *Leptodora* Lilljeborg.

Ehe mir die Samenzellen der andern Polyphemiden bekannt waren, glaubte ich, dass die befruchtenden Elemente des *Leptodora*-Hodens nicht die grossen kugeligen Zellen selbst wären, welche den Hauptinhalt desselben bilden, sondern spiralförmige Fäden, welche ich im Innern dieser Zellen häufig wahrzunehmen glaubte<sup>1)</sup>. Dies war ein Irrthum, veranlasst durch die Beobachtung spiralig oder kreisförmig verlaufender feiner Falten der Rindenschicht der Zelle. Ich wüsste wenigstens den blossen feinen Streifen, welche über die Zellenoberfläche verlaufen, welche bald fehlen, bald vorhanden sind, keine andere Deutung zu geben. Sie sind nicht etwa Kunstproducte, sondern treten im Hoden des lebenden Thieres auf und oft mit grosser Schärfe und Deutlichkeit (Fig. 50 a, a, a). Vielleicht sind sie nur Druckerscheinungen und wären dann der Längsstreifung gleichzusetzen, welche bei den Samenzellen von *Sida* regelmässig, bei denen von *Daphnella* ausnahmsweise vorkommen. Jedenfalls haben sie keine functionelle Bedeutung. Auf Zusatz von Essigsäure verschwinden sie vollständig, während das etwas gequollene Protoplasma sich nicht merklich trübt und nur der sehr kleine (0,004 mm) Kern mit dunkelm Kernkörperchen scharf hervortritt (Fig. 50 A, b).

Diese Zellen sind die Samenzellen, sie sind plastisch, weich, aber ohne Eigenbewegung und von recht verschiedener Grösse (Durchmesser 0,014—0,026 mm). Ausser ihnen flottiren in der Hodenflüssigkeit häufig noch andere, grössere Zellen, welche im lebenden Thier schwache, amöboide Bewegungen ausführen (Fig. 50, c, c, c stellt dieselbe Zelle dar). Sie sind grösser als jene andere (Durchmesser 0,024—0,039 mm), ihr Protoplasma enthält mässig viele blasse Körnchen und ihr Kern ist sehr viel grösser (Durchmesser: 0,015 mm und mehr), als bei jenen.

Bei jugendlichen Männchen besteht das blinde Ende jedes der beiden, durch eine mediane Brücke verbundenen kurzen Hodenschläuche aus solider Zellenmasse, der Matrix der Samenzellen (Fig. 49 A), während der übrige Theil des Hodens ein leerer, d. h. mit Flüssigkeit gefüllter, dünnwandiger Sack ist (Fig. 49 L, das Lumen). Bei älteren

1) »Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Diese Zeitschrift. Bd. XXIV. p. 404.

Thieren ist die Matrix grossentheils verbraucht, so dass sie dann nur noch als geringe Verdickung der Hodenwand erscheint.

Die Samenzellen entstehen nicht direct aus den Zellen der Matrix, vielmehr in ihnen durch endogene Zellbildung. Man findet nicht selten grosse, kugelige Mutterzellen, in denen 2—4 Samenzellen enthalten sind (Fig. 49 B, a). Den nähern Vorgang, wie die Letztern entstehen, habe ich nicht beobachtet. Die Mutterzellen dagegen — Spermatoblasten, wenn man will — lassen über ihren Ursprung aus den Wandungszellen kaum einen Zweifel. Tödtet man ein junges Thier mit schwacher Essigsäure, so erkennt man, dass die Wandungszellen in starker Proliferation begriffen sind (Fig. 49 A, die Partie bei Ac ist nach Essigsäure-Wirkung gezeichnet) und dass vom Rand her gegen die Mitte der Matrix hin die Grösse derselben zunimmt. Allerdings lässt sich nicht beweisen, dass nicht auch eine directe Umwandlung der Matrixzellen in Samenzellen vorkommt, doch ist eine doppelte Entstehungsweise der Samenzellen wohl unwahrscheinlich.

Die eben beschriebenen, seltenen amöboiden Zellen möchte ich für Spermatoblasten halten, in denen es noch nicht zur Bildung von Samenzellen gekommen ist.

Die Bildungsgeschichte der Samenzellen erinnert sehr an diejenige von Branchipus, wie sie NITSCHÉ<sup>1)</sup> bekannt gemacht hat und wie ich sie als richtig bestätigen kann. Ein Unterschied findet hauptsächlich nur in der Lage der Spermatoblastenzellen statt; bei Branchipus liegen sie in der überall gleich dünnen Wand des Hodens, bei Leptodora aber liegen sie in jungen Thieren mit mächtigem Keimlager nur zum Theil nahe dem Lumen, zum grösseren Theil in der Dicke der Matrix drin. Die Samenzellen gelangen deshalb auch nicht durch Entleerung der Spermatoblasten in das Lumen, wie ich dies für Branchipus angeben kann, sondern dadurch, dass die Matrix im Ganzen flüssig wird, d. h. dass die vorher zu einem festen Gewebe verbundenen Spermatoblasten sich von einander lösen und zu einem flüssigen Gewebe umwandeln. Den Act des Lösens selbst habe ich nicht direct beobachtet, da Leptodoren viel zu rasch absterben, um derartige Vorgänge längere Zeit hindurch an einem und demselben Individuum verfolgen zu können. Bei jungen Thieren fand ich die Spermatoblasten an der freien Fläche der Matrix kugelig in das Hodenlumen vorspringen (Fig. 49 Sp), und bei älteren Thieren war dann die Matrix — soweit sie früher Spermatoblasten enthalten hatte — verschwunden und das um soviel vergrösserte Hodenlumen war dicht erfüllt mit Samenzellen und Spermatoblasten.

1) Ueber die Geschlechtsorgane von Branchipus Grubii. Diese Zeitschr. Suppl. zu Bd. XXV. p. 284. 1875.

Bei alten Leptodoramännchen, deren Matrix beinahe völlig aufgebraucht ist, sieht man in der dünnen Hodenwand einzelne Epithelzellen zu enormer Grösse halbkugelig aufgebläht (Fig. 50 B). Sie enthalten in ihrem Innern grosse mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen (V) und in ihrem Protoplasma zahlreiche kleine rundliche Körper, welche vielleicht Kerne sind ( $\alpha$ ). Ich halte auch diese Vacuolenzellen für Spermatoblasten, da sie lebhaft an die vacuolenhaltigen Samenbildner von *Moina*, *Simocephalus* und andern Daphnoiden erinnern.

Somit werden also im Hoden von *Leptodora* gleichzeitig eine grosse Zahl (einige Hundert) Samenzellen gebildet, welche im Verhältniss zur Körpergrösse der Art viel kleiner sind, als bei *Polyphemus* und *Bythotrephes*; sie verhalten sich zu ihr etwa wie 4 : 90. Die Begattung muss denn auch hier in ganz anderer Weise vor sich gehen, als dort, wie aus dem Bau der beiden Geschlechter abgeleitet werden kann. Der Brutraum nimmt zwar auch hier zuerst die Wintereier in Empfang, damit sich dort die Eischale bilde, allein die Ejaculation des Samens kann nicht in ihn erfolgen, da die Schale zwar hermetisch schliessend, aber doch nur lose, d. h. bloss durch Adhäsion haftend, dem Rücken aufliegt und kein Canal vorhanden ist, der bei geschlossenem Schalenraum von aussen in denselben hineinführte.

Der Samen wird hier vielmehr in die sehr weiten und langen Oviducte entleert. Ich habe wiederholt Weibchen gefangen, bei welchen beide Oviducte mit kugeligen blassen Zellen dicht angefüllt waren, die wohl nichts Anderes sein konnten, als Samenzellen und Spermatoblasten. Dass auch die letzteren — grosse Mutterzellen mit mehreren Tochterzellen im Innern bei der Begattung entleert werden, kann nach dem oben Gesagten nicht Wunder nehmen, da sie wie die Samenzellen selbst frei in der Samenflüssigkeit des Hodens schwimmen und es also ganz vom augenblicklichen Entwicklungszustand des Samens abhängt, ob ihrer viele, oder wenige vorhanden sind. Das Aussehen der blassen kugeligen Zellen, ihre Grösse, sowie ihr Kern stimmen völlig mit den Samenzellen des Hodens überein und selbst die feine spiralförmige Faltung der Membran konnte in mehreren Fällen constatirt werden.

Die Masse der Samenzellen, welche bei einer Begattung entleert wird, ist ungleich grösser, als bei allen andern *Polyphemiden*; es waren wohl ein Paar Hundert Zellen, die ich im Oviduct beobachtete. Die Begattung scheint auch nicht, wie bei Jenen, erst im Moment des Eiaustrittes stattzufinden, denn die Weibchen, in deren Scheide ich Samen beobachtete, enthielten keine reifen Eier im Ovarium. Gewiss vermag sich der Samen im Körper des Weibchens längere Zeit intact zu erhalten, ja es ist nicht unmöglich, dass er sich sogar noch weiter entwickelt, dass viele

Samenzellen frei werden, welche noch in der Mutterzelle eingeschlossen ejaculirt wurden.

Dass Begattung und Eiaustritt hier nicht zusammenfallen, ist leicht verständlich, weil beides durch dieselbe Oeffnung vor sich geht. Es muss somit der Same vor Reifung der Eier in den Oviduct gelangen und, da die austretenden Eier die gesammte Samenmenge vor sich her-treiben werden, so wird schliesslich der Befruchtungsvor-gang auch hier im Brutraum vor sich gehen, wo sämmtliche ausgetretene Eier mit der ganzen in beiden Oviducten vorhandenen Samenmenge in Berührung treten. Die Befruchtung wird stattfinden, nachdem sich die in Wurstform ausgetretenen Eier zur Kugelform wieder zusammengezogen haben.

Leptodora besitzt kein Begattungsorgan; ist es nun möglich, dass der Samen in die Oviducte ejaculirt werde? — Ohne allen Zweifel, da die Geschlechtsöffnungen des Männchens am Bauch liegen und zwar in demselben Abstand von einander, wie die am Rücken gelegenen weiblichen Oeffnungen. Wenn das Männchen — wie die übrigen Polyphc-miden — sich auf dem Rücken des Weibchens festklammert, werden die beiderseitigen Geschlechtsöffnungen aufeinanderpassen. Es kommt dazu, dass die weibliche Oeffnung papillenartig vorgestülpt werden kann, so dass sie dann leicht die kurze, conische Papille des Männchens umfassen und nach Art eines Saugnapfes ansaugen kann. Eine feine Muskel-lage umspinnt den Hoden und strahlt auf dessen kurzen, conischen Aus-führungsgang zusammen.

Ich vermuthe, dass auch bei Leptodora eine Begattung der Jungfern-weibchen unmöglich ist. Es fiel mir nämlich stets auf, dass die Oviducte bei Jungfernweibchen viel dünner waren, als bei Weibchen mit Winter-eiern, dass das Lumen bei Ersteren stets zusammengefallen, bei Letz-teren dagegen auch dann weit geöffnet war, wenn kein fester Inhalt darin war (Samenzellen oder Eier). Ob diese Verschiedenheit auf einem Unterschied des Baues beruht, und ob dieser sich etwa auch auf die weibliche Geschlechtspapille erstreckt, habe ich leider versäumt festzustellen.

## V. Zusammenfassung der Beobachtungen und Schlüsse daraus.

Aus Vorstehendem ergibt sich, dass bei den Daphnoiden sowohl sehr verschiedene Samenelemente vorkommen als auch sehr verschiedene Begattungsformen und es fragt sich nun zunächst, ob etwa die Ei-genthümlichkeiten der befruchtenden Elemente in einem nachweisbaren Zusammenhange mit den Eigenthümlich-keiten der Begattung stehen, ob die grossen Unterschiede in

Form, Grösse und Resistenz der Samenelemente sich aus den Unterschieden des Begattungsmodus verstehen lassen.

Ich beginne die Untersuchung mit derjenigen Eigenschaft der Samenelemente, welche allen Daphnoiden gemeinsam ist, welche sie aber von vielen andern Thierformen unterscheidet, ich meine die negative Eigenschaft der Unbeweglichkeit. Sie ähneln in dieser Hinsicht den meisten andern Crustaceen. Bei keiner Daphnoide besitzen die Samenelemente die Form lebhaft sich schlängelnder Samenfäden, wie sie doch sonst in den verschiedensten Gruppen des Thierreichs so weit verbreitet sind. Bei weitem die meisten Gattungen haben Samenelemente von gewöhnlicher Zellform, sphäroide Protoplasmakörper mit Kern und Kernkörperchen, eine geringere Anzahl besitzt sichelförmige, stabförmige oder strahlige Samenzellen, oder auch solche von Blattform (*Sida*) mit ausgefranzten Enden. Alle diese Formen aber zeigen weder im Hoden, noch in den weiblichen Geschlechtswegen — soweit sie dort beobachtet wurden — active Bewegungserscheinungen; was man bisher bei einigen von ihnen, wenn sie ins Wasser gelangen, dafür gehalten hat, beruht auf mechanischer Verletzung und auf Quellung, denn die Samenzellen aller Daphnoiden quellen im Wasser und werden durch dasselbe zerstört. Auch die Idee, dass die strahlenförmigen Zellen (*Moina*) oder die zerfaserten blattförmigen (*Sida*) sich etwa erst innerhalb des weiblichen Körpers zu ihrer definitiven Form entwickelten, dass sie sich vielleicht erst dort in eine Anzahl von gewöhnlichen »Samenfäden« auflösen, muss ganz verlassen werden. Lebhaft active Bewegungen, vergleichbar denjenigen der Samenfäden anderer Thiere, kommen bei den Samenelementen der Daphnoiden überhaupt nicht vor, womit natürlich die Möglichkeit gewöhnlicher amöboider Bewegungen, wie sie bei jeder lebensfrischen, rein protoplasmatischen Zelle vorkommen, besonders für den Moment der Befruchtung nicht geläugnet werden soll. Die Samenzellen der Daphnoiden müssen deshalb zu den sogenannten »starren« Samenelementen gerechnet werden, eine Bezeichnung, die freilich sehr wenig passend erscheint, wenn man an die ausserordentliche Weichheit und Plasticität aller grösseren Formen unter ihnen denkt. Diese sind alle nackte, weiche Protoplasmaklumpen, nur bei *Leptodora* besitzen sie eine dichtere Rindenschicht.

Stellen wir die Frage warum hier überall die Samenzellenförmig und nicht fadenförmig, passiv und nicht activbeweglich sind, so wird die Antwort darauf vielleicht leichter zu geben sein, wenn man die Frage so wendet: warum war es nicht

nöthig, die Samenelemente hier mit activer Beweglichkeit auszustatten?

Die Antwort hängt davon ab, welche Functionen man der Beweglichkeit der sogenannten »Samenfäden« der meisten Thiere zuschreibt. Sehr wahrscheinlich erfüllen dieselben den doppelten Zweck, das entfernte Ei zu erreichen und die Hüllen desselben zu durchdringen. Wir werden also überall da bewegliche Samenfäden anzutreffen erwarten müssen, wo der ejaculirte Samen nicht unmittelbar mit dem Ei in Berührung kommt, wo er noch einen Weg zurückzulegen hat, sei es im Körper selbst, oder ausserhalb desselben und wo dieser passiv nicht durchwandert werden kann. Offenbar können die Samenfäden in bestimmter Richtung sich fortbewegen, offenbar auch übt das Ei eine anziehende Wirkung auf sie aus, sonst wäre es unmöglich, dass sie sich in solcher Masse gerade auf dem Ei ansammeln, wie dies thatsächlich in vielen Fällen geschieht.

Mehrfach sind in der Literatur Fälle verzeichnet, in welchen das zu befruchtende Ei auf seiner Schale einen wahren Pelz von Samenfäden aufwies, vergleichbar etwa einem Magnet, den man in Eisenfeilspäne gelegt hat. Nicht minder wichtig aber wird die Beweglichkeit der Samenfäden dadurch, dass sie das Eindringen in das Ei selbst ermöglicht, ein Durchschlüpfen durch Micropylen oder ein Durchbohren schleimiger oder gallertartiger Eihüllen (Seesterne).

Von allem Diesem ist nun hier nicht die Rede und daraus wird es abzuleiten sein, dass wir hier nirgends activ beweglichen Samenelementen in Fadenform begegnen. Der Samen wird bei allen Daphnoiden von dem Männchen schon in so nahe Berührung mit dem Ei gebracht, dass eine Wanderung zu demselben hin nicht mehr stattzufinden braucht; er wird entweder in die Eileiter, oder in den Brutraum entleert und in beiden Fällen kommt das Ei mit ihm ohne sein Zuthun in Contact. Gelangt er in den Eileiter, der dann auf kürzere oder längere Zeit als Receptaculum seminis functionirt, so wird er vor dem oder den in den Brutraum austretenden Eiern hergeschoben und gelangt also gleichzeitig mit diesen in den Brutraum. Kommt er aber schon durch die Begattung in den Brutraum (Bythotrephes und verwandte Polyphemiden), so wird das Zusammentreffen beider Zeugungskörper dadurch bewirkt, dass während oder unmittelbar nach der Begattung auch die Eier das Ovarium verlassen und in den Brutraum treten.

Dort geschieht also in allen Fällen die Befruchtung, nicht im Ovarium. Man kann dies mit Sicherheit daraus abnehmen, dass bei manchen Arten gleichzeitig mehr als ein Dauerei in jedem Ovarium gebil-

det wird (Sida, Latona), während der im Receptaculum des Eileiters aufgespeicherte Samen doch nur mit einem Ei in Berührung kommen könnte. In Wahrheit kommt er aber auch mit diesem nicht in Berührung, sondern bleibt durch eine dünne Scheidewand von ihm getrennt.

Ebenso überflüssig, wie ein actives Wanderungsvermögen, wäre für die Samenzellen der Daphnoiden die Fähigkeit, sich in das Ei einzubohren, die Eier aller Daphnoiden kommen völlig hüllenlos in den Brutraum und die Befruchtung erfolgt, ehe noch eine Hülle gebildet ist, wenigstens beginnen die Befruchtungsvorgänge vorher und unmittelbar danach bildet sich die Dotterhaut durch Erhärten der Oberflächenschicht des Eies; es ist sehr wohl denkbar, dass in manchen Fällen (Bythotrephes) die rasche Bildung der Dotterhaut ein Schutz gegen Superfötation ist, wie dies Fol<sup>4)</sup> für den Seestern nachzuweisen versuchte, in andern Fällen scheint allerdings ein solcher Schutz überflüssig, dann nämlich, wenn in jedem Ovarium nur ein Ei gleichzeitig reift und im Eileiter nur 1 Samenzelle das Ei erwartet, wie dies z. B. bei Daphnella die Regel zu sein scheint.

So lässt sich also die gemeinsame Eigenschaft der Unbeweglichkeit aller Daphnoidensamenzellen unschwer verstehen und es fällt vielleicht von hier aus einiges Licht auf die Thatsache, dass bei so vielen Crustaceen ebenfalls unbewegliche Samenkörper gefunden werden. Viel schwieriger ist es, sich über die grosse Verschiedenheit Rechen-schaft zu geben, welche innerhalb dieser einen Thiergruppe der Daphnoiden in Bezug auf Grösse und Form der Samenzellen vorkommt.

Was zuerst die absolute Grösse betrifft, so wechselt dieselbe zwischen sehr weiten Grenzen; bei Bythotrephes hat die nahezu kuglige oder ovale Samenzelle einen Durchmesser von 0,4—0,13 mm, bei Peracantha misst sie etwa 0,0005 mm, grenzt also schon an das unmessbar Kleine. Dieser colossale Unterschied ist nicht etwa proportional dem der Körpergrösse. Allerdings beträgt die Länge des Körpers (d. h. der Schale) von Peracantha truncata nur 0,45—0,5 mm, die vom männlichen Bythotrephes dagegen 1,5 mm (ohne den Schwanzstachel), erstere ist also bedeutend kleiner, allein trotzdem verhält sich die Samenzelle von Bythotrephes zu seiner Körperlänge wie 1 : 11, während bei Peracantha dies Verhältniss von 1 : 1000 obwaltet; bei Daphnella brachyura stellt sich das Verhältniss wie 1 : 20, bei Alona testudinaria, die noch lange nicht die kleinsten Samenzellen unter den Lynceiden besitzt, wie 1 : 200;

4) Sur le commencement de l'Hénogénie chez divers animaux. Bibliothèque universelle et Revue Suisse, Archives des sciences phys. et naturelles. Genève 1877 und »Recherches sur la fécondation«. Genève 1879.

bei dem grossen *Eurycercus lamellatus* wie 1 : 260; bei *Polyphemus* *Oculus* wieder wie 1 : 15.

Worauf beruhen nun diese ungeheuren Unterschiede? Etwa auf der Zahl der zu befruchtenden Eier? Denn die Zahl der Samenzellen im Hoden wächst mit ihrer Kleinheit, im Hoden von *Bythotrephes* haben höchstens 30 Zellen Platz, im Hoden einer *Alona*, *Peracantha* oder eines *Camptocercus* deren viele Tausende!

Dem ist nun nicht so; gerade Daphnoiden mit grossen Samenzellen (z. B. *Polyphemus*, *Sida*) produciren nicht selten mehrere Wintereier auf einmal (6—8), während die kleineren Lynceiden mit den unendlichen Schaa ren winzigster Samenelemente nie mehr als zwei, sehr oft aber auch nur ein Dauerei auf ein Mal hervorbringen. Selbst wenn man annehmen wollte, dass bei Letzteren das Verhältniss der Geschlechter ein ungünstigeres wäre, so also, dass ein Männchen viele Weibchen befruchten müsste, würde dies doch einen so enormen Unterschied nicht erklären. In Wahrheit ist aber auch die Zahl der Männchen bei Lynceiden und andern Daphnoiden mit kleinen Samenzellen durchaus nicht geringer, als etwa bei *Polyphemus* oder *Bythotrephes*. Darin kann also der Grund dieser enormen Vervielfältigung der befruchtenden Elemente nicht liegen.

Ich finde ihn darin, dass bei Lynceiden, Daphninen etc. die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung für die einzelne Samenzelle ungleich geringer ist, als bei den Daphnoiden mit grossen Samenelementen, den *Polyphemiden* und *Sidinen*.

Die Begattung findet in dreierlei Weise statt:

- a) durch Ejaculation in die als *Receptaculum* functionirenden Eileiter (Eileiterbegattung),
- b) durch Ejaculation in die zum geschlossenen Brutsack umgewandelte Schale (Uterinbegattung) und
- c) durch Ejaculation in das *Ephippium* (*Ephippial*begattung), wenn es erlaubt ist den Ausdruck in etwas allgemeinerem Sinne zu gebrauchen für alle Lynceiden- und Daphninschalen, welche als Schutzhülle für die Dauereier Verwendung finden.

Dass bei der ersten Begattungsform die Wahrscheinlichkeit zur Befruchtung zu gelangen für die einzelne Samenzelle eine sehr grosse ist, beweist am besten die Gattung *Daphnella*, denn bei ihr wird häufig nur je eine Samenzelle in jeden Oviduct entleert und dennoch erfolgt die Befruchtung des einzigen Eies mit der grössten Regelmässigkeit. Ebenso bei *Sida* und *Latona*, nur dass hier stets mehrere Samenzellen in jedes *Receptaculum* gelangen, wie denn auch bei den grösseren Weibchen stets mehrere Dauereier auf einmal zur Reife gelangen.

In allen diesen Fällen liegt aber die grosse Wahrscheinlichkeit für die einzelne Samenzelle, zur Befruchtung zu gelangen nicht bloss darin, dass die einmal ins Receptaculum gelangten Zellen auch nothwendig in Contact mit dem Ei kommen müssen, sondern zugleich in der Sicherheit, mit welcher jede ejaculirte Zelle auch ins Receptaculum gelangt. Wenn bei *Daphnella* das breite Ende des stiefelförmigen Penis sich auf der ringförmigen Vulva festgesogen hat, muss jede ejaculirte Zelle in den Oviduct gelangen und ebenso ist es bei der mit conischem Penis versehenen *Latona*. Aber auch bei *Sida* wird kein Samenverlust bei der Begattung stattfinden, obgleich ein Penis fehlt, denn die männlichen Geschlechtsöffnungen können sich wie Saugnäpfe den weiblichen aufheften.

Genau ebenso unfehlbar führt die zweite Form der Begattung die Samenzelle dem Ei zu: die Ejaculation in den zum geschlossenen Brutbehälter umgewandelten Schalenraum. Bei *Bythotrephes* kann keine Samenzelle verloren gehen, wenn einmal der Penis eingeführt ist und jede Zelle kann zur Befruchtung gelangen, falls ihr das Glück zuerst die Eizelle entgegenführt. Deshalb werden denn auch höchstens 7—9 Samenzellen bei der Begattung entleert und deshalb konnten sie eine so colossale Grösse erhalten.

Ganz anders steht es bei der dritten Form der Begattung: der Ejaculation in die *Ephippialhöhle*. Mag dieselbe wie bei *Daphnia*, *Simocephalus* und Verwandten so ausgeführt werden, dass die Spitze des Postabdomens an den Eingang der *Ephippialhöhle* gebracht wird, oder mag — wie bei den *Lynceiden* — das Postabdomen tiefer in die *Ephippialhöhle* eingeführt werden, immer muss ein grosser Theil der entleerten Samenzellen verloren gehen. Bei den ersteren werden die Samenzellen sich im Brutraum zerstreuen oder an den Seiten des Körpers hinabgleiten, bei den Letzteren wird das Herausziehen des männlichen Postabdomens das Eintreten von Wasser und ein Wegschwemmen vieler Samenzellen zur Folge haben.

Der unvermeidliche Samenverlust, der bei dieser Begattungsform stattfindet, bedingt somit direct eine Vermehrung der ejaculirten Samenzellen. Da nun eine solche nur auf Kosten der Grösse der einzelnen Samenzellen erzielt werden kann, so tritt noch auf mehr indirecte Weise eine weitere Nöthigung zur Vermehrung der Samenzellen hinzu, denn kleine Samenzellen werden in dem weiten *Ephippialraum* weniger Aussicht haben in Contact mit dem Ei zu kommen, als z. B. die grossen Samenzellen von *Bythotrephes*, die gar nicht umhin können, irgendwo an einem der beiden Eier hängen zu bleiben. Sobald also die Samenzellen zur Ausgleichung des Verlustes bei der Ejaculation auf eine so geringe Grösse herabgesetzt werden mussten, dass sie sich in den

Winkeln der Ephippialhöhle anhäufen konnten, ohne doch nothwendig mit dem Ei in Contact zu kommen, so musste die Tendenz eintreten, ihre Zahl noch weiter zu vermehren, um der Zerstreung der Zellen innerhalb des Brutraums die Wage zu halten. Da nun aber jede weitere Vermehrung der Zahl mit einer weitem Verkleinerung der einzelnen Samenzelle verbunden war, so dürfen wir uns nicht wundern, wenn wir bei den Daphnoiden mit Ephippialbegattung eine so ungeheure Anzahl winziger Samenelemente vorfinden, während es sich doch nur um die Befruchtung je zweier, oft sogar nur je eines Eies handelt.

Allerdings ist noch ein anderer Weg denkbar, durch welchen die Befruchtung der Eier ebensogut gesichert wäre, wie durch grosse Vermehrung der Samenzellen. Wenige, grössere Samenzellen könnten auch bei Ephippialbegattung dann genügen, wenn sie mit besondern Haftapparaten versehen wären, welche ein Hängenbleiben am Ei hervorriefen. Als solche betrachte ich die »Strahlen« der Samenzellen von *Moina rectirostris* und — wenn auch in geringerem Grade — die sichelförmige Krümmung derer von *Moina paradoxa*. Offenbar sind die Strahlen die geeignetere Vorrichtung und dementsprechend ist auch die Zahl der Samenzellen im Hoden von *M. rectirostris* eine bedeutend geringere als bei *paradoxa*.

Somit würde das Zusammentreffen von Samen und Ei im Ephippialraum auf doppeltem Wege gesichert, bei *Moina* durch mässige Vermehrung und Verkleinerung der Samenelemente, verbunden mit der Entwicklung von Haftapparaten an ihnen, bei den übrigen Daphninen und den Lynceinen durch enorme Vermehrung der einfach kugligen Samenzellen und entsprechende Verkleinerung derselben.

Es ist übrigens sehr möglich, dass wir in den stäbchenförmigen Samenzellen, wie sie bei *Daphnia*- und *Simocephalus*arten vorkommen, eine Combination der beiden Wege zur Sicherung der Ephippialbegattung sehen müssen, denn hier sind die Samenelemente zugleich sehr klein und zahlreich und zugleich so geformt, dass sie leicht hängen bleiben.

Jedenfalls ist die indifferenteste Form der Samenzelle die Kugelform, diese hat gerade bei den Daphnoiden eine weite Verbreitung; sie kommt bei sämtlichen Polyphemiden und Lynceiden vor, unter den Sidinen bei *Daphnella* und *Latona*, unter den Lyncodaphniden bei *Pasithea* und *Macrothrix*, unter den Daphninen bei einzelnen Arten von *Simocephalus* und verwandten Gattungen. Dass wir der Kugelform bei so vielen Arten begegnen, beweist wohl, dass die Gestalt der Samenzelle für den Befruchtungsvorgang selbst bedeutungslos ist, dass also

alle die sonderbaren Formen, in welchen die Samenzelle im Thierreich auftritt, sich lediglich auf die Erreichung der Eizelle bezieht.

Noch einen Schluss von allgemeinerer Bedeutung kann man aus den eben besprochenen Verhältnissen ziehen, aus den Grösseschwankungen der Samenzellen nämlich. In bedeutender Grösse der Samenzellen muss irgend ein Vortheil gelegen sein. Wäre dies nicht der Fall, so liesse sich nicht verstehen, warum in allen den Fällen, in welchen nur wenige Samenzellen bei jeder Begattung verbraucht werden, diese immer auch eine relativ colossale Grösse besitzen. Sie könnten ja dann ebenso klein sein, wie jene andern, von denen auch jede einzelne zur Befruchtung des Eies ausreicht. Dem Gesetz der Sparsamkeit nach müssten sie es auch sein, wenn nicht eben in dem Protoplasmareichthum der Samenzelle ein für die Entwicklung des befruchteten Eies günstiges Moment läge, auf welches nur dann verzichtet wird, wenn andere Umstände dazu zwingen. Ein solcher Zwang liegt z. B. darin, dass die Wahrscheinlichkeit, die Eizelle zu erreichen, für die einzelne Samenzelle sehr gering ist, dass somit ihre Zahl eine sehr grosse, ihre Production im Hoden eine massenhafte sein muss. Es gelten hier offenbar ganz ähnliche Gesetze, wie bei der Eiproduction. An und für sich ist bedeutende Grösse der Eizelle ein Vortheil für die Entwicklung des Embryo. Vom höheren Standpunkt der Arterhaltung aus muss aber dieser Vortheil häufig aufgegeben werden, weil die Aussicht, die Geschlechtsreife zu erlangen, für die einzelne Eizelle eine allzu geringe ist und es also vor Allem auf massenhafte Production von Eiern, wenn auch von kleinen, ankommt.

Man hat bisher wohl zu ausschliesslich nur die winzigen »Samenfäden«, wie sie der Mehrzahl aller Thiere zukommen, im Auge gehabt, sonst würde man nicht verkannt haben, dass auch die Grösse der männlichen Geschlechtszellen keine gleichgültige Sache ist, möge ihre Bedeutung vielleicht auch nur in der Zufuhr fertigen Zellmaterials zu dem der Eizelle liegen.

Auch in Betreff der Genese der Samenelemente liefern die Daphnoiden bemerkenswerthe Thatsachen. Der Modus der Samenbildung ist ebenso verschieden, als die Grösse der Samenzellen.

Bei Daphnella kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die primären Zellen, welche den soliden Hoden des jungen Thieres bilden, direct zu Samenzellen werden. Der Verbrauch kann bis zu einem gewissen Betrag wieder ersetzt werden und zwar von der Matrix aus, welche das blinde Ende des Hodens ausmacht und welche vollständig dem Keimlager des Ovariums homolog ist. Aber auch dann wird jede aus dem Keimlager vorrückende Zelle direct zur Samenzelle. Bei

Sida verhält es sich ebenso, wahrscheinlich auch bei den Polyphemiden mit grossen Samenelementen, Bythotrephes, Polyphemus, Evadne u. s. w.

Ganz anders verhält sich die Genese der Samenzellen bei Leptodora. Hier entstehen die kugeligen Samenzellen auf endogenem Wege im Innern grosser Mutterzellen, der Spermatoblasten, und derselbe complicirte Gang der Samenbildung konnte für die Strahlencellen von *Moina rectirostris* nachgewiesen werden, und findet wahrscheinlich bei allen Daphninen und Lynceiden statt. Bei einzelnen unter diesen scheint der Process noch complicirter zu sein; bei *Simocephalus serrulatus* (?) wenigstens stellen die Mutterzellen nicht schon die Spermatoblasten dar, sondern erzeugen sie erst durch Endogenese; in den eiförmigen Spermatoblasten aber entstehen erst die stäbchenförmigen Samenelemente.

Bei *Scapholeberis* findet sich noch eine vierte Art der Genese. Hier bilden sich — das Wie ist unbekannt geblieben — die winzigen Samenkörnchen in grosser Menge im Innern der Epithelzellen des Hodens und gelangen dann, vermuthlich durch Dehiscenz der Mutterzelle in das Hodenlumen.

Ein allgemeiner Schluss dürfte wohl aus diesen histogenetischen Thatsachen gezogen werden, dass nämlich die complicirtere oder einfachere Genese der Samenelemente hauptsächlich durch die Anzahl der Samenzellen bedingt ist, welche der Hoden zu liefern hat. Wenn innerhalb derselben kleinen Thierordnung so verschiedene Arten der Samenbildung vorkommen, kann man unmöglich einer derselben eine tiefere morphologische oder physiologische Bedeutung zuschreiben. Morphologisch betrachtet muss es gleichgültig erscheinen, ob die primären Hodenzellen, oder ihre directen Abkömmlinge, oder schliesslich ihre indirecten Nachkommen als Befruchtungselemente verwendet werden, und wenn gesagt worden ist, man könne die Eizelle der Samenzelle morphologisch deshalb nicht gleichstellen, weil letztere erst spätere Generationen der primären Sexualzellen seien, so fällt dieser Scrupel durch den Nachweis, dass unter Umständen auch die primären Sexualzellen schon dieselbe Function ausüben können. Uebrigens ist es auch eine Täuschung, wenn man das Keimlager in irgend einem Ovarium als primäre Sexualzellen betrachtet; sie vermehren sich ja — wie sehr wohl bekannt ist — so gut wie die primären Sexualzellen des männlichen Thieres bald mehr, bald weniger während und nach der Embryonalperiode und der Modus dieser Vermehrung kann doch den morphologischen Werth der Producte nicht bestimmen.

Dass nun der physiologische Werth von Samenzelle und Eizelle der gleiche ist, ich meine, dass sie sich wie 1 : 1 verhalten, das

haben die brillanten Entdeckungen von HERTWIG und FOL über den Befruchtungsvorgang zur Genüge dargethan. Dafür aber, dass auch die verschiedenen Formen und Grössen der Samenelemente untereinander physiologisch völlig gleichwerthig sind, scheinen mir die für die Daphnoiden festgestellten Thatsachen hinreichend zu bürgen. Vor Allem ist durch die eine, wenn auch unvollständige Beobachtung des Befruchtungsvorgangs bei *Bythotrephes* die Thatsache gesichert, dass nicht nur der Kern der Samenzelle, sondern auch das gesammte Protoplasma derselben mit der Eizelle sich vereinigt.

Allerdings ist das auch bisher schon angenommen worden, aber alle bisherigen Beobachtungen bezogen sich eben nur auf fadenförmige Spermatozoën mit sehr geringer Protoplasmanenge.

Noch eine speciellere Frage könnte hier berührt werden: die Frage nach der etwa vorkommenden Befruchtung von Sommer-eiern. Wird sie so gestellt, dass gefragt wird, ob die Befruchtung eines Sommereies überhaupt möglich ist, wenn Samenzellen mit ihm in Berührung kommen, so ist sie freilich unlösbar, denn ein Befruchtungsversuch lässt sich hier nicht anstellen; wird aber gefragt, ob es wahrscheinlich sei, dass eine Begattung von Weibchen in Sommer-eibildung vorkomme und damit also auch die erste Vorbedingung zur Befruchtung eines Sommereies gesetzt, so muss darauf mit Nein geantwortet werden. Für gewisse Arten wenigstens ist eine Begattung der Jungfernweibchen deshalb unmöglich, weil sie des Begattungscansals entbehren, der bei den Sexualweibchen ihrer Art vorhanden ist. So verhält es sich bei *Bythotrephes*, *Evadne* und *Podon*. Da nun diese Arten sich in Bezug auf ihre Generationsfolge, auf das Erscheinen der Männchen u. s. w. nicht anders verhalten, als die übrigen denselben Lebensverhältnissen unterworfenen Arten, so wäre die Annahme, dass bei Letztern Befruchtung der Sommer-eier vorkäme, durch Nichts zu stützen. Eine theoretische Widerlegung derselben kann allerdings vorläufig noch nicht gegeben werden.

Was schliesslich die phyletische Entwicklung der Begattungsformen betrifft, die bei den Daphnoiden angetroffen werden, so ist ohne Zweifel die Entleerung des Samens in den Eileiter die primäre, die Entleerung in den offenen oder geschlossenen Brutraum die secundäre.

Der erstere Modus schliesst sich wahrscheinlich an die Begattung der Limnadiden an, über welche wir freilich wenig wissen. Nicht einmal die Lage der Geschlechtsöffnungen ist bekannt und es ist nur Vermuthung, die sich auf den Bau des ganzen Thieres und die Art seiner Brutpflege stützt, wenn ich annehme, dass die Oviducte sich bei Limna-

dia nach Art der Daphnoiden am Rücken öffnen, die Samenleiter aber an der Seite oder Ventralfläche des letzten Segmentes. Ich vermute, dass die Begattungsstellung ganz ähnlich sein wird, wie bei *Daphnia* und zwar deshalb, weil das Männchen ganz ähnliche Greifhaken an den zwei ersten Fusspaaren trägt, wie sie *Daphnia* und die meisten Daphninen und Lynceiden am ersten allein besitzen. Dieselben sind scheerenartig und können nur den Schalenrand packen, nicht die Fläche; dadurch ist die Stellung des Männchens schon bis zu einem gewissen Grad gegeben.

Interessant ist es, den Besitz von Begattungsorganen rein an die Gattung gebunden zu sehen; das mächtige Begattungsorgan von *Daphnella* fehlt bei der nächstverwandten *Sida*, tritt aber in veränderter Gestalt wieder bei der ebenfalls ganz nahe verwandten *Latona* auf. Ich habe oben gezeigt, wie sich der Besitz oder Mangel eines solchen aus dem Bau des ganzen Thieres begreifen lässt, und es ist bemerkenswerth, dass die Neubildung eines solchen Organs in der Bildungszeit einer Gattung geschehen konnte. Bei den Polyphemiden wiederholt sich dieselbe Erscheinung, *Leptodora* und *Polyphemus* — die älteren Formen — besitzen noch kein Begattungsorgan, *Bythotrephes*, *Evadne* und *Podon* besitzen es und würden ohne dasselbe die Begattung nicht vollziehen können, weil die Bruthöhle nur durch einen engen, zum Theil sogar ziemlich langen Canal erreichbar ist.

Es hält nicht schwer, sich vorzustellen, wie die primäre Begattungsart durch den Eileiter sich in die secundäre in den geschlossenen Brutraum (Uterinbegattung) umgestaltete. *Polyphemus* bietet dazu den einfachen Schlüssel. Hier ist der Rand der Schale mit dem Rücken des Thiers noch nicht so weit verwachsen, dass nur ein enger Canal übrig bliebe, aber doch schon so weit, dass der offene Schlitz dem Männchen nicht mehr gestattet, die Oeffnung des Eileiters zu erreichen: Gerade durch diesen festen Verschluss des Brutraums braucht dies aber auch nicht mehr zu geschehen, eine Entleerung des Samens in den Eileiter wird überflüssig, da der Spalt des Brutraums, an welchen die männliche Geschlechtspapille sich anlegt, im Moment der Ejaculation durch diese völlig geschlossen wird, also auch kein Theil des ausströmenden Samens dabei verloren gehen kann. Für den Befruchtungsvorgang selbst aber ist es gleich günstig, ob die Samenzellen zuerst in den Eileiter, oder von vornherein in den Brutraum gelangen; die Befruchtung geht in beiden Fällen im Brutraum vor sich.

Man wird also sagen dürfen: In dem Maasse, als sich der Zugang zum Brutraum verengte, wuchs die Schwierigkeit einer Ejaculation in den Eileiter, verminderten sich aber die Schwierigkeiten, welche einer

Ejaculation in den Brutraum entgegenstanden. Sobald deshalb die Oeffnung des Brutraums so klein geworden war, dass die primäre Begattungsweise unmöglich wurde, musste die Ejaculation in den Brutraum erfolgen, zuerst noch ohne Begattungsorgan. Als dann später die Oeffnung noch kleiner wurde, ja sich zu einem engen Canal auszog, musste die männliche Geschlechtspapille sich zu einem Begattungsorgan ausbilden.

Auf anderm Wege entstand die Ehippialbegattung aus der Eileiterbegattung. Nicht durch Verwachsen der Ränder der Schale mit dem Rücken, also durch Reduction und Umwandlung der Schale wurde hier der Zugang zu den Eileiteröffnungen versperrt, sondern im Gegentheil durch immer mächtigere Entfaltung der Schale, durch Abwärtsrücken des hintern Schalenwinkels, kurz durch immer vollständigere Einschliessung des Thiers in die Schalenklappen. Dabei blieben aber die Ränder der Schale vollkommen frei und darin liegt der Grund, warum die Samenzellen sich in ganz anderer Weise verändern mussten, als bei den Formen mit Uterinbegattung. Diese Letztere und die Ehippialbegattung können sich offenbar nicht auseinander entwickelt haben, sondern sind auf entgegengesetztem Wege aus der Eileiterbegattung hervorgegangen.

---

## VII.

### Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden.

Wörtlich genommen ist jede Fortpflanzung eine cyclische, indem stets die Entwicklung wieder zu demselben Punkte zurückkehrt, von dem sie ausgegangen ist. Das ist schon im Begriff der Fortpflanzung und Entwicklung enthalten. Wenn man aber unter cyclischer Fortpflanzung im specielleren Sinn diejenige Art der Fortpflanzung meint, welche man sonst bald als Generationswechsel, bald als Heterogonie oder als Metagenese bezeichnet hat, kurz als allgemeine Bezeichnung für diejenigen Formen der Fortpflanzung, bei welchen mehrere Generationen dazu gehören, ehe das Anfangsstadium wieder erreicht wird, so erklärt sich ein solcher Entwicklungsgang nicht ohne Weiteres von selbst und es tritt die Frage heran, worauf beruht derselbe, wie ist er entstanden?

Wohl sind bereits Versuche gemacht worden, die Entstehung cyclischer Fortpflanzungsweise zu erklären. Die ersten rühren von HAECKEL her und ich bin weit entfernt sie in ihrem Werthe zu unterschätzen; dennoch stellen sie mehr die Fragen, welche in Bezug auf diese Vorgänge noch zu lösen sind, als dass sie selbst schon die Lösung brächten, wie das ja bei allgemeinen, umfassenden Ueberblicken kaum anders sein kann: die möglichen Ursachen treten dabei hervor, welche aber dieser möglichen Ursachen nun die wirklichen sind, das kann erst durch specielle auf bestimmte Fälle gerichtete Untersuchungen gegründet werden und je mehr bestimmte Fälle in specieller Weise analysirt vorliegen, um so sicherer wird man dann auch auf die Ursachen der übrigen noch nicht analysirten Fälle weiter schliessen dürfen.

Einen Fall von cyclischer Fortpflanzung habe ich vor einigen Jahren in specieller Weise behandelt und seine Ursachen, wie seine Entstehungsweise klar zu legen gesucht: den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Die Untersuchungen über die Daphnoiden, deren letzter Abschnitt hiermit vorliegt, sind in der Absicht unternommen worden, einen zweiten solchen Fall zu analysiren. Gerade die Untersuchungen über die Bedingungen, unter welchen sexuelle Fortpflanzung eintritt, welche ich jetzt in dieser letzten Abhandlung vorlege, aber auch jene über den Einfluss der Befruchtung auf die Dauereibildung bildeten den Anfang der ganzen Untersuchungsreihe und wurden schon 1874 begonnen. Der Natur der Sache nach konnten sie erst in einem

längeren Zeitraum zu einem Abschlusse geführt werden, der übrigens auch jetzt noch keineswegs ein vollständiger, sondern immer nur ein vorläufiger ist. Ich bin mir sehr wohl bewusst, wie viel zu thun noch übrig bleibt. Wie fast immer, so führt auch hier der Gang der Untersuchung zu neuer Fragestellung. Leider aber ist die Beantwortung einer jeden solchen neu sich darbietenden Frage gerade bei diesem Thema meist nur im Laufe eines oder mehrerer weiterer Untersuchungsjahre zu beantworten, und so hielt ich es jetzt für besser, statt ins Unbegrenzte hinein an dem einen Thema weiter zu arbeiten, das bisher Gewonnene zu verarbeiten, die Schlüsse daraus zu ziehen und die weitere Prüfung derselben, sowie die Sicherstellung des noch Zweifelhaften oder Unsicheren späteren Nachfolgern zu überlassen. Vielleicht ist mir wenigstens gelungen, den richtigen Weg einzuschlagen, auf dem dereinst das Ziel erreicht werden wird oder — um mich eines anderen Bildes zu bedienen — eine Grundlage herzustellen, auf der man weiterbauen kann.

Die erste Mittheilung über die hier vorliegenden Untersuchungen machte ich auf der fünfzigsten Versammlung »deutscher Naturforscher und Aerzte« in München im September 1877<sup>1)</sup>. Dort wurden bereits die Grundzüge der hier vorgetragenen Ansichten entwickelt; die Unabhängigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung von momentanen äusseren Einflüssen, die Fixirung der Geschlechtsperioden auf bestimmte Generationen u. s. w. Obgleich seit jener Zeit ein bedeutendes neues Material an Beobachtungen hinzugekommen ist, so war doch Nichts in demselben enthalten, was zu einer Abänderung dieser Grundzüge genöthigt hätte, freilich aber Vieles, was zu einer tieferen Begründung und weiteren Verfolgung bis zu den Ursachen der Erscheinungen die Mittel bot.

### Einleitung.

Um der Entstehung der cyclischen Fortpflanzungsweise bei den Daphnoiden auf die Spur zu kommen gab es zwei Wege. Der eine besteht darin, die bei verschiedenen Arten vorkommenden Formen dieses Generationswechsels genau kennen zu lernen, die Aufeinanderfolge der Generationen sowohl, wie ihre etwaigen Beziehungen zu dem Wechsel der Lebensbedingungen festzustellen; der andere besteht im Experiment.

Von diesen beiden Wegen ist der letztere schon von Andern eingeschlagen worden, wenn auch nicht mit der bewussten Absicht, daraus

1) Amtlicher Bericht der 50. Versammlung Deutscher Naturforscher u. Aerzte in München. München 1877. p. 178.

Schlüsse auf die Entstehung des Cyclus abzuleiten, vielmehr nur in der Absicht, den Wechsel der Generationen, wie er uns heute fertig vorliegt, als unmittelbar abhängig von äusseren Verhältnissen nachzuweisen.

Man nahm gewissermassen als selbstverständlich an, dass eine solche Abhängigkeit bestehe und indem man zugleich voraussetzte, dass bei allen Daphnoiden die Generationsfolge die gleiche sei, wie man sie von *Daphnia Pulex* und verwandten Formen seit JURINE, RAMDOHR und LUBBOCK kannte, gelangte man stets dazu, die Frage so zu stellen: durch welche äussere Einflüsse werden die Geschlechtsgenerationen hervorgerufen. Man betrachtete gewissermassen die Jungferngenerationen als die Regel, die Geschlechtsgenerationen als die Ausnahme und suchte nun nach den Einflüssen, welche diese Letzteren ins Leben rufen. Das war sehr natürlich, da in der That bei *Daphnia* und Verwandten, überhaupt bei den meisten Daphnoiden die Jungferngenerationen an Zahl und Dauer bei Weitem die Geschlechtsgenerationen übertreffen.

Aber auch die andere Vermuthung einer directen Abhängigkeit des Auftretens der Geschlechtsgenerationen von äussern Einflüssen lag ausserordentlich nahe und musste sehr wahrscheinlich aussehen nach den Kenntnissen, welche man von der Generationsfolge der Daphnoiden hatte.

So machte HERBERT SPENCER, gestützt auf LUBBOCK's Untersuchungen, den interessanten Versuch, den Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung bei den Daphnoiden auf ungleiche Ernährung zurückzuführen<sup>1)</sup>. Daraus, dass bei der agamen Fortpflanzung viel mehr, wenn auch kleinere Eier in derselben Zeit producirt werden, als bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, schliesst er auf einen weit energischeren Stoffwechsel während der ersten, als während der zweiten Fortpflanzungsweise. Dies führt ihn zur Annahme intensiverer Ernährung während der agamen Fortpflanzung und diese wiederum zu der Vermuthung, dass die Art der Fortpflanzung abhängig sei von der geringeren oder sehr hohen Intensität der Ernährung.

Er sieht darin eine Bestätigung seiner vorwiegend an Pflanzen ererbten Lehre, dass im Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung das Auftreten der Letzteren durch ungünstige Wachstumsbedingungen hervorgerufen werde.

Aber noch von andern Einflüssen suchte man den Eintritt der Geschlechtsperiode abzuleiten.

Bekanntlich wurde bis in die jüngste Zeit hinein der Lebenslauf der

1) Die Principien der Biologie. Deutsch von B. VETTER. Stuttgart 1876. p. 249.  
Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. XXXIII. Bd.

Daphnoiden so aufgefasst, wie man ihn hauptsächlich an *Daphnia pulex* und Verwandten beobachtet zu haben glaubte: es sollten im Frühjahr Weibchen aus den überwinterten Dauereiern hervorschlüpfen, diese sich in einer Reihe von Generationen den Sommer über parthenogenetisch fortpflanzen und erst im Herbst Männchen hervorbringen, durch deren Begattung mit den Weibchen Wintereier erzeugt und damit der *Cyclus* abgeschlossen würde.

Allerdings hatte schon ZENKER<sup>1)</sup> festgestellt, dass einzelne Männchen »das ganze Jahr hindurch vorkommen« und LUBBOCK<sup>2)</sup> beobachtete Männchen und Dauereier »von Anfang Mai bis Ende December«.

Man fasste indessen alle diese Fälle als Ausnahmen auf und betrachtete nach wie vor als Regel, dass die geschlechtliche Fortpflanzung »der Daphnoiden« erst im Herbst einträte. Erst KURZ<sup>3)</sup> suchte eine andere Auffassung geltend zu machen. Er fand im Frühjahr (27. April) »Weibchen mit Ehippien und Männchen von *Daphnia galeata* Sars. in einem Röhrkasten in solcher Menge, dass das Wasser unbrauchbar wurde«. Zugleich traf er in einer kleinen Lache, »die eben austrocknete«, eine neue Daphnie in beiden Geschlechtern. Im Verlauf des Sommers fand er dann »fast nach jedem ausgiebigeren Regen den Tümpel mit Wasser gefüllt und von derselben Daphnie bewohnt; sobald aber das Wasser zu vertrocknen anfangt, erschienen die Männchen wieder«.

Diese Beobachtungen brachten KURZ »auf den Gedanken, dass nicht bloß der Einfluss des Herbstes, sondern noch anderweitige äussere Einflüsse das Auftreten von Geschlechtsgenerationen hervorrufen müsse, zunächst: das Austrocknen des Wassers, in dem die Daphnien leben. Er ahmte nun den Vorgang des Austrocknens künstlich nach. Durch Baumwollfäden wurde das Wasser aus einem mit Daphnoiden bevölkerten Aquarium langsam herausgesogen, so zwar, dass nach 44 Tagen dasselbe bis auf den 6. bis 8. Theil reducirt war. »Obgleich es erst Mai war« enthielt nun das Wasser »zahlreiche Exemplare beider Geschlechter von *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, *Alona quadrangularis* und *Leydigii*«.

KURZ hat diese Versuche später noch öfter und mit verschiedenen Arten wiederholt und zum Theil mit demselben Erfolg — freilich nur

1) Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. 1862.

2) Sir JOHN LUBBOCK, An account of the two methods of reproduction in *Daphnia* and of the structure of the ehippium. Philosoph. Transact. of Royal Soc. Lond. V. p. 82. (1857.)

3) KURZ, Ueber androgyne Missbildung bei Cladoceren. Sitzungsberichte der Wien. Akad. 12. Februar 1874. p. 6. Anm.

zum Theil, denn öfters entstanden eben keine Männchen und keine Wintereier in dem austrocknenden Wasser. Dagegen entwickelten sich in faul werdendem Wasser die Männchen von *Eurycercus* und *Simocephalus* von selbst, »da wahrscheinlich die Weibchen in der Fäulnis des Wassers eine Gefahr für ihre Existenz spürten«.

KURZ fasste seine Schlüsse dahin zusammen: »dass bei den Cladoceren erst dann Männchen producirt werden, wenn die Weibchen das Wasser ihres Wohnortes zu ihrem Lebensunterhalte quantitativ oder qualitativ unzureichend zu finden anfangen. Dieser Fall tritt ein, wenn 1) das Wasser austrocknet, 2) sich chemisch ändert oder 3) einen unzuträglichen Temperaturgrad erreicht. Diese Ereignisse müssen ausserdem genügend langsam vor sich gehen, dass die Weibchen Zeit haben die männlichen Embryonen auszubilden«.

Natürlich werden diese letzten Worte nur figurlich gemeint sein, denn dass die Weibchen willkürlich Männchen und Sexualweibchen oder aber parthenogenesirende Weibchen hervorbringen sollten, etwa wie die Bienenkönigin männliche und weibliche Eier legt, dafür fehlt doch jeder Anhalt. Es kann also nur gemeint sein, dass unter der Einwirkung des Austrocknens ihres Aufenthaltsortes, oder des Fauligwerdens des Wassers oder schliesslich gewisser Temperaturveränderungen die Weibchen zur Hervorbringung weiblicher und männlicher Geschlechtsthiere angeregt werden.

Dies ist nun nach meinen Erfahrungen sicherlich nicht der Fall, vielmehr müssen die gewiss ganz richtigen Beobachtungen von KURZ in anderer Weise — wie ich glaube — gedeutet werden: Das Auftreten einer zweigeschlechtlichen Generation, oder wie ich es kürzer bezeichnen will: der Eintritt der Geschlechtsperiode wird überhaupt nicht durch direct wirkende äussere Momente veranlasst, sondern lediglich durch innere, in der Natur des Organismus begründete. Der Organismus ist gewissermassen darauf eingerichtet, zur rechten Zeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung zu schreiten und es ist bis zu einem gewissen Grade einerlei, welche äussere Momente ihn zu dieser Zeit treffen, wenn sie nur nicht derart sind, dass sie den thierischen Stoffwechsel bedeutend herabsetzen oder gar das Leben bedrohen. Woher nun freilich diese Regulirung des Organismus rührt, wie sie entstanden ist, das ist eine weitere Frage, und diese führt wieder auf die äussern Einwirkungen zurück, wie später gezeigt werden soll.

Offenbar ist die Entscheidung dieser Alternative für die Beurtheilung der Genese des Daphnoiden-Cyclus eine fundamentale Frage, denn wenn

heute noch äussere Verhältnisse das Alterniren der Generationsarten direct hervorrufen können, dann wird daraus mit Recht geschlossen werden können, dass auch die Entstehung des Cyclus auf direct wirkenden Einflüssen beruht, während im umgekehrten Fall dieser Entstehungsmodus wenn auch nicht von vornherein schon ausgeschlossen, so doch jedenfalls unwahrscheinlich und unbeweisbar würde.

Ich werde deshalb die ganze Untersuchung mit einem Beweisversuch für den eben ausgesprochenen Satz beginnen, dass das Auftreten der Geschlechtsgenerationen in keiner directen Abhängigkeit von äussern Einflüssen steht und erst nachher zu der Frage zurückkehren, auf welche Weise der Generationswechsel der Daphnoiden entstanden sein mag.

### **I. Das Eintreten der Geschlechtsperiode ist nicht direct abhängig von äusseren Einflüssen.**

Ich glaube diesen Satz in doppelter Weise erhärten zu können, einmal durch den Nachweis, dass es kein äusseres Moment giebt, welches im Stande wäre, sicher und unfehlbar die Geschlechtsperiode hervorzurufen und zweitens durch den Nachweis, dass dieselbe häufig eintritt, ohne dass eines der Momente, welche man als directe Ursachen ansehen könnte, eingewirkt hätte.

Als solche Momente wären nun folgende ins Auge zu fassen: die Temperatur des Wassers, die Ernährungsverhältnisse, allmähliges Austrocknen des Wassers und Verderben desselben durch Fäulniss.

Was zuerst die Temperatur betrifft, so legt das fast ausnahmslose Eintreten einer Geschlechtsperiode im Herbst den Gedanken sehr nahe, dass niedere Temperatur die Geschlechtsthierc ins Leben rufe. Bei genauerer Betrachtung findet man aber schon in dem Verhalten vieler Daphnoiden in der freien Natur, dass Kälte des Wassers nicht immer mit der Geschlechtsperiode zusammenfällt. Die meisten in Seen lebenden Daphnoiden bringen nur im Herbst Männchen und Dauereier hervor, für *Bythotrephes* und *Leptodora*, wie für *Daphnia hyalina*, *Daphnella brachyura* und *Sida crystallina* kann ich bestimmt angeben, dass im Frühjahr niemals auch nur ein einziges Männchen oder ein Weibchen mit Dauerei gefunden wird. Dennoch aber sind diese Arten im Frühjahr lange Zeit hindurch einer ebenso niedrigen Wassertemperatur ausgesetzt als im Herbst.

So ist z. B. die mittlere Wassertemperatur des Genfer Sees bei

Morges im Mai 11,6<sup>0</sup> C., im October 13,2<sup>0</sup> C., die mittlere Temperatur des Juni 14,6<sup>0</sup> C., die des September 15,2<sup>0</sup> C. Es entsprechen sich also Anfang Juni und Ende September fast genau.

Das Experiment sagt Dasselbe aus. Ich habe zwei Mal mit *Daphnia pulex* in der Weise experimentirt, dass ich das Wasser, in dem sich eine grössere Anzahl von Thieren befand, durch Hineinwerfen von Eis einige Wochen auf niederer Temperatur hielt (5—10<sup>0</sup> C.). Die Versuche wurden im Sommer angestellt, zu einer Zeit, in welcher die Colonie, von welcher die Thiere herstammten, sich nur parthenogenetisch vermehrte. Um ein allzurases Schmelzen des Eises zu verhüten, mussten die Gefässe in einem mässig hellen Keller gehalten werden. Die Thiere blieben munter, pflanzten sich auch fort, wenn auch nur langsam, allein lediglich durch Parthenogenese, nicht ein einziges Weibchen producirt Wintererier.

Man könnte allerdings diesem Versuche Mancherlei einwerfen. Die Temperatur könnte nicht die richtige gewesen sein, das Licht zu schwach, die Lebensbedingungen überhaupt allzu künstlich verändert. Ich lege auch deshalb kein allzu grosses Gewicht auf ihn, doch spricht er jedenfalls nicht für einen sicheren Einfluss der Kälte und man sollte denken, dass im Falle Kälte überhaupt zur geschlechtlichen Fortpflanzung disponire, eine Temperatur, welche die eingeschlechtliche Fortpflanzung noch gestattete, auch für die zweigeschlechtliche nicht zu niedrig gewesen sein sollte.

Dazu kommt aber noch, dass die Geschlechtsperiode bei jeder Wasserwärme eintreten kann, bei niederer, hoher und bei jeder mittleren. Dies wird hauptsächlich aus den später mitzutheilenden Versuchen an Moinaarten hervorgehen, es lässt sich aber auch aus vielen andern Beobachtungen erweisen.

Man glaubt in der Regel, dass der Eintritt der Geschlechtsperiode im Herbst nothwendig auch mit niederer Wassertemperatur zusammenfallen müsse; dies ist aber nur für kleine Wasseransammlungen richtig, keineswegs aber für die Seen. Die Temperatur des Genfer Sees (in der Oberflächenschicht) beträgt noch im November im Mittel 9,4<sup>0</sup> C., im October 13,2<sup>0</sup> C., im September 15,2<sup>0</sup> C., gerade in diese Monate nun fällt aber für die meisten seebewohnenden Daphnoiden die Geschlechtsperiode. Es giebt sogar einzelne Arten (*Daphnia hyalina*), bei welchen dieselbe schon im August beginnt, d. h. in dem Monat, welcher mit dem Juli die höchste mittlere Wassertemperatur hat (19,0<sup>0</sup> C.).

Einen weiteren Beleg liefern die Sumpfbewohner mit zweimaliger Sexualperiode, z. B. *Polypheus*, dessen erste Sexualperiode in den Anfang des Juli, also so ziemlich die Zeit der höchsten Wasserwärme fällt,

die zweite Ende October und Anfang November, d. h. in eine Zeit, in welcher die Temperatur der Sümpfe ihrem winterlichen Minimum schon nahe gerückt ist.

Daraus könnte man freilich den Schluss ziehen, dass die beiden Temperatur-Extreme zur geschlechtlichen Fortpflanzung disponirten und diese Ansicht ist auch von SCHMANKEWITSCH gelegentlich ausgesprochen worden <sup>1)</sup>. Sie stimmt aber nicht zu einer grossen Reihe andrer Thatsachen; so läuft z. B. die Sexualperiode der meisten Seedaphnoiden gerade während der Monate ab (September, October), welche eine mittlere Wasserwärme besitzen (17—12° C.) und bei der eben erwähnten *Daphnia hyalina* beginnt zwar die Sexualperiode bei hoher Wasserwärme, Ende August, dauert aber bei abnehmender Wärme den ganzen September hindurch an und geht erst Ende October wieder in ungeschlechtliche Fortpflanzung über u. s. w.

Nach alle diesem wird der Satz gesichert erscheinen: Die Temperatur des Wassers giebt nicht den Anstoss zur geschlechtlichen Fortpflanzung.

Es wären nun zunächst die Ernährungsverhältnisse ins Auge zu fassen.

Nimmt man das Wort im engeren Sinn, so giebt es wohl für die meisten Daphnoiden keine, irgend erheblichen Ernährungsschwankungen, das heisst: Nahrung ist immer in reichlichem Ueberschuss vorhanden. Ein förmlicher Beweis dafür ist freilich nicht beizubringen, allein die Natur der Nahrungsstoffe lässt es annehmen. Die grössere Hälfte aller Daphnoiden ernährt sich von den feinsten Partikelchen organischen Moders, welche in Massen den Boden der Tümpel bedecken, oder dem Schlamm beigemischt sind oder endlich im Wasser suspendirt schweben. An diesen ist nun niemals Mangel, zu keiner Jahreszeit, denn sie werden niemals aufgebraucht und übertragen sich von einem Jahr auf das andere. Am reichlichsten müssen sie im Herbst vorhanden sein, aber auch im Frühjahr können sie nicht fehlen, weil während des Winters eine Menge Pflanzen- und Thierreste des vorbergehenden Sommers erst vollständig aufgelöst werden.

Eher könnte man für die räuberischen Polyphemiden an Schwan-

1) Siehe: diese Zeitschrift. Supplementband zu Bd. XXV. p. 112. Der Verfasser meint, dass die Männchen von *Daphnia* » erst an den äussersten Grenzen der für das Leben der Art günstigen Beschaffenheit des umgebenden Elementes erscheinen, d. h. sowohl bei zu niederer als auch zu hoher Temperatur«. Wie wenig dies zutrifft, geht unter Anderm auch aus den weiter unten mitgetheilten Beobachtungen an *Daphnia pulex* hervor, deren Colonien nicht selten nach der herbstillen Geschlechtsperiode wieder ganz zur Parthenogenese zurückkehren und sich zuweilen bis in den Januar hinein halten.

kungen in der dargebotenen Nahrungsmenge denken, allein auch hier ist stets ein reicher Ueberschuss vorhanden, wie Niemand bezweifeln wird, der die unendlichen Mengen von moderfressenden Daphniden gegenüber den relativ wenigen Polyphemiden gesehen hat, wie man sie bei Netzzügen im See zur Zeit des Herbstes erhält.

Wenn somit von einem Einflusse der gebotenen Nahrungsmenge abgesehen werden muss, so wäre es doch a priori denkbar, dass Ernährungsschwankungen im weiteren Sinne vorkämen und den Eintritt der Geschlechtsperiode bestimmten. Schon JURINE hat gezeigt, dass *Daphnia pulex* sich bei niederer Wassertemperatur sehr viel langsamer fortpflanzt, als bei hoher und es ist leicht begreiflich, dass bei einem Thier, dessen Bluttemperatur wesentlich durch die des umgebenden Mediums bestimmt wird, auch die Energie des Stoffwechsels bei niederer Temperatur geringer ist, als bei höherer. Dies würde aber thatsächlich mit dem Einfluss der Wassertemperatur zusammenfallen, der schon als unwesentlich nachgewiesen wurde.

Speziell gegen die Ansicht HERBERT SPENCER'S, dass herabgesetzte Ernährung die geschlechtliche Fortpflanzung zur Folge habe, möchte ich übrigens noch Folgendes geltend machen. Gesetzt, meine Argumentation, dass stets Nahrungsüberschuss vorhanden sei, wäre falsch, so müsste doch zugegeben werden, dass bei vielen Daphnoiden die Sexualperiode gerade dann eintritt, wenn die Nahrung für sie am reichlichsten vorhanden ist, wenn zugleich die Temperatur des Wassers noch relativ hoch, die ungeschlechtliche Fortpflanzung noch in vollstem Gange und somit die Energie ihres Stoffwechsels eine sehr hohe ist; so bei allen den Arten, welche nur gegen den Herbst hin oder im Herbst Dauereier hervorbringen. Ueberhaupt ist ja der Uebergang von der Parthenogenese zur geschlechtlichen Fortpflanzung kein plötzlicher, vielmehr laufen beide Fortpflanzungsweisen stets eine Zeit lang — oft auch während der ganzen Geschlechtsperiode — nebeneinander her und gerade dann ist die Grösse und Fruchtbarkeit der Jungfernweibchen am bedeutendsten — ein Umstand, der gewiss nicht auf schlechtere Ernährung deutet.

Dann aber erinnere ich an meine Versuche über die Wintereibildung bei *Sida crystallina*<sup>1)</sup>. Erstlich werden bei dieser und bei den Sidinen überhaupt kaum weniger Dauereier producirt, als Sommereier und dann zeigt sich die geringste Ernährungsstörung, wie sie z. B. in Gefangenschaft bei dieser Art leicht eintritt, sofort und zu allererst in

1) Siehe: diese Beiträge. Abhandlung II. »Die Eibildung bei den Daphnoiden«. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII.

den Fortpflanzungsorganen; die Anlagen der Winter- wie der Sommer-eier schwinden im Ovarium, wohl ein sicheres Zeichen, dass für beiderlei Fortpflanzungsweise gute Ernährung die erste Vorbedingung ist.

Aus diesen Gründen darf wohl behauptet werden, dass auch Schwankungen in der Energie der Ernährung den Wechsel der Fortpflanzungsweise nicht hervorrufen.

Nicht ganz so leicht ist das dritte Moment zurückzuweisen, welches man als directe Ursache des Eintrittes geschlechtlicher Fortpflanzung geltend gemacht hat. Es giebt eine Reihe von Beobachtungen, welche in der That die Vermuthung nahe legen, dass ein allmähliges Austrocknen oder ein durch Fäulniss oder andere chemische Veränderungen bedingtes Verderben des Wassers die Daphnoiden zur geschlechtlichen Fortpflanzung veranlasse.

Es ist das Verdienst von KURZ die Aufmerksamkeit auf diese oben schon berührten Verhältnisse gelenkt zu haben und die Angaben des um die Cladoceren vielfach verdienten, durchaus präzisen und vertrauenswürdigen Forschers verdienen volle Beachtung. Wenn ich aber auch die Richtigkeit der von ihm beobachteten Thatsachen im Einzelnen anerkenne, so scheinen mir doch seine Schlüsse weit über die Tragfähigkeit dieser Thatsachen hinauszugehen. Es ist ganz richtig, dass bei künstlicher Züchtung verschiedener Daphnoiden in kleinen oder grossen Aquarien, deren Wasser man allmählig abdunsten lässt, nicht selten geschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Dieselbe tritt aber auch nicht selten ein, wenn man das Wasser stets auf demselben Niveau erhält! Beweisend dafür, dass die Verringerung der Wassermenge Ursache des Eintritts der Geschlechtsperiode sei, würde der KURZ'sche Versuch nur dann sein, wenn er von einem Parallelversuch begleitet worden wäre<sup>1)</sup> und wenn dieser das Resultat geliefert hätte, dass bei Gleichbleiben des Wasserspiegels keine geschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Ich habe übrigens den KURZ'schen Versuch mehrmals wiederholt; drei Mal z. B. mit *Chydorus sphaericus*, einer Art, bei welcher KURZ selbst Geschlechtsthiere dabei auftreten sah. Es war mir damals sehr um die Männchen zu thun, aber meine Hoffnung, sie auf diese Weise zu erhalten, schlug gänzlich fehl; weder ein Männchen, noch ein Weibchen mit Winter-ei zeigte sich, und doch wurden die Versuche zu der Zeit angestellt, in welche die Ge-

1) Ich darf nicht versäumen zu bemerken, dass die KURZ'schen Untersuchungen nur nebenbei auf diesen Punkt gerichtet waren, wie denn auch die Hypothese über die Hervorrufung der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Austrocknen, zuerst nur beiläufig, in Form einer Anmerkung aufgestellt wurde. Siehe: »Ueber androgyne Missbildung bei Cladoceren«. Wien. Sitzungsberichte. Febr. 1874. p. 6.

schlechtsperiode der Art fällt (December) und das Austrocknen wurde so lange fortgesetzt, bis nur noch 4 cm Wasser den Boden des Aquariums bedeckte. Auch ging das Austrocknen sehr langsam vor sich, so dass alle Zeit zur Hervorbringung geschlechtlicher Generationen vorhanden gewesen wäre.

Aehnliche Versuche an *Daphnia pulex* sollen etwas weiter unten angeführt werden, da sie zugleich gegen die Wirkung anderer äusserer Momente sprechen.

Gegen die angenommene Wirkung des Austrocknens spricht aber ausser dem Versuch auch eine rein theoretische Erwägung. Auf welche Weise könnte sich wohl das Austrocknen eines Tümpels dem Organismus einer *Daphnia* früher bemerklich machen, als wenn es eben schon an Wasser so sehr fehlt, dass die Thiere im Schwimmen behindert werden? Dann ist es aber zu spät, um noch eine Geschlechtsgeneration ins Leben zu rufen. Wie soll eine blosser Verringerung der Wassermenge den Stoffwechsel eines Daphniaweibchens, oder etwa auch direct dessen Nervensystem so afficiren, dass daraus eine gänzliche Umstimmung der Sexualorgane resultirt?

Kann man doch Wochen hindurch eine Anzahl Daphnien in einem Uhrschildchen leben und sich fortpflanzen sehen, ohne dass geschlechtliche Fortpflanzung eintritt, wie sollte da in der unendlich viel grösseren Wassermenge eines eintrocknenden Tümpels die allmähliche Verringerung des Wassers einen so vollständig umstimmenden Einfluss ausüben? Wodurch überhaupt, da eine Einwirkung durch das Medium der Intelligenz ausgeschlossen ist? Die Weibchen produciren nicht etwa Männchen und Wintereier, weil sie merken, dass es mit ihrer Colonie zu Ende geht und sie schnell noch die Erhaltung der Art sichern wollen. Sollten etwaige Unterschiede im Luftgehalt des Wassers hier mitwirken? Der Luftgehalt wird aber wesentlich durch die Temperatur des Wassers bestimmt und diese bedingt, wie oben gezeigt wurde, nicht den Modus der Fortpflanzung!

Solche Erwägungen würden allerdings allein nicht zur Entscheidung ausreichen <sup>1)</sup>, da aber der Versuch in demselben Sinn ausfällt, so wird auch das Austrocknen nicht als directe Ursache des

1) Besonders deshalb nicht, weil wir Fälle kennen, in welchen die Menge des Wassers einen Einfluss auf das Thier in demselben ausübt, wenn auch nur auf das Wachsthum desselben. Nach SEMPER's bekannten Versuchen erreicht *Limnaeus stagnalis* eine viel bedeutendere Grösse in grosser Wassermenge, als in kleiner. Siehe: SEMPER, »Ueber die Wachstumsbedingungen des *Limnaeus stagnalis*«. Verhandlungen d. Würzburg. Phys. med. Gesellschaft. N. F. Bd. IV,

Eintritts geschlechtlicher Fortpflanzung betrachtet werden dürfen.

Was nun chemische Veränderungen des Wassers betrifft, so hat SCHMANKEWITSCH bei Gelegenheit seiner Umwandlungsversuche mit Phyllopoden die Ansicht geäußert, dass in brackischem Wasser eine bedeutende Steigerung des Salzgehaltes die darin lebenden Daphnoiden zu geschlechtlicher Fortpflanzung bestimme.

Nach der Angabe dieses Forschers lebt *Moina rectirostris* im salzhaltigen Xadschibei-Liman nur im Frühjahr und Herbst, im Sommer aber verschwindet sie »wenn das Salzwasser zu stark concentrirt« ist, und zwar »nachdem vorher Männchen aufgetreten und die Weibchen Ehippialeier erzeugt haben«.

Das Thatsächliche in dieser Angabe kann nun ganz richtig sein, es beweist aber nicht, dass der zunehmende Salzgehalt Ursache des Eintritts der Geschlechtsperiode ist, da nicht jedes post hoc gleich propter hoc ist <sup>1)</sup>.

Ich habe übrigens Grund, diese ganze Beobachtung für eine unvollständige und deshalb auch unrichtige zu halten.

Dieselbe *Moina* lebt nämlich bei uns im rein süßem Wasser und bringt in diesem zu jeder Jahreszeit und in jeder Generation (mit Ausnahme der ersten) Männchen und Dauereier hervor, wie später noch genauer dargelegt werden wird. Da nun der russische Forscher nicht ausdrücklich sagt, dass seine Salzwasser-Moinen im Frühjahr sich rein parthenogenetisch fortpflanzten, so wird er es wohl nur vorausgesetzt haben. Jedenfalls würde seine Annahme, dass Zunahme des Salzgehaltes die geschlechtliche Fortpflanzung veranlasse, nur dann begründet erscheinen, wenn Parallelversuche angestellt worden wären und wenn sie ergeben hätten, dass Moinen derselben Colonie und zu derselben Zeit in schwachem Salzwasser bei der Jungfernzeugung verharren, in starkem aber zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergehen. Dass dem aber so sein würde, wird durch die weiter unten dargestellte Fortpflanzungsweise unsrer deutschen *Moina rectirostris* in hohem Grade unwahrscheinlich.

Somit lässt sich also kein Beweis dafür beibringen, dass die Qualität oder Quantität des Wassers direct als Stimulus wirkt und die Dauereibildung hervorruft. Andererseits wäre noch Vieles anzuführen, was gegen diese Annahme spricht, und der ganze weitere Verlauf dieser Abhandlung ist gewissermassen eine fortgesetzte Widerlegung derselben.

1) »Ueber das Verhältniss der *Artemia salina* zur *Artemia Mühlhausenii* und dem Genus *Branchipus*. Diese Zeitschrift. Supplement zu Bd. XXV. p. 112.

Vor Allem tritt die Geschlechtsperiode sehr häufig ein, ohne dass eines der als Ursachen geltend gemachten Momente vorhanden wäre.

Schon die einfache Thatsache, dass bei allen Daphnoiden der Landseen im Herbst eine Geschlechtsperiode eintritt, gehört hierher. Niedrige Temperatur ist, wie gezeigt wurde, zu dieser Zeit noch nicht vorhanden und weder von Fäulniss des Wassers, noch von Austrocknen oder irgend welcher chemischen Aenderung des Wassers kann die Rede sein.

Ganz ähnlich liegen die Dinge bei der oben schon erwähnten doppelten Sexualperiode von *Polyphemus*, sowie bei derjenigen von *Daphnella brachyura*, wenn sie als Bewohnerin von Sümpfen auftritt.

Auch Versuche haben gezeigt, dass beim Fehlen aller der oft genannten Momente dennoch die Geschlechtsperiode eintreten kann.

Im Jahre 1875 stellte ich, zum Theil in anderer Absicht, eine grosse Reihe von Versuchen mit *Daphnia pulex* an. Ich brachte theils einzelne Weibchen in kleine Glaströge und beobachtete längere Zeit hindurch ihre Fortpflanzung, indem ich die Brut jedesmal wieder entfernte, theils zog ich ganze Gesellschaften auf, indem ich die Nachkommen des isolirten Thieres in Gesellschaft desselben aufwachsen liess.

Die äusseren Lebensbedingungen waren dabei so gleich, als man sie nur herstellen kann, gleiches Glasgefäss, gleiches Wasser und gleiche Wassermenge, gleiche Ernährung und Durchlüftung des Wassers (Letzteres durch grüne Algen). Dennoch wurden in dem einen Glastrog Wintereier gebildet und Männchen erzeugt, in dem andern zur selben Zeit keine. Ich verzichte auf Anführung aller dieser Versuche im Einzelnen und füge nur als Muster zwei derselben hier auf. Der erste beweist zugleich noch gegen die Austrocknung.

#### Versuch 4. *Daphnia pulex*.

Sechs von einer Mutter stammende Daphniaweibchen wurden bald nach ihrer Geburt (am 3. März) in sechs Glaströgen isolirt und unter genau denselben Verhältnissen aufgezogen. Das Wasser wurde nicht erneuert, dunstete stark ab und überzog sich allmählig mit einer dicken Staubdecke. Vierzehn Tage später hatte Nr. 1 drei weibliche Junge geboren, Nr. 2 deren acht, Nr. 3 deren sechs, Nr. 4 deren fünf, Nr. 5 sieben Weibchen und drei Männchen und Nr. 6 fünf Weibchen; keine der Töchter zeigte einen Ansatz zur Wintereibildung.

Trotzdem also hier ein starkes Eintrocknen des Wassers stattfand, lieferte doch nur eines von den sechs Thieren geschlechtliche Brut, die andern nicht.

Der zweite Versuch beweist, dass auch ohne Eintrocknen geschlechtliche Fortpflanzung eintreten kann, dass sie aber unter denselben äussern Bedingungen bald eintritt, bald auch nicht.

### Versuch 2 und 3. *Daphnia pulex*.

Beide Versuche wurden unter genau denselben Verhältnissen an- gestellt; Glas, Wasser, Nahrung, Lichtmenge, Wassermenge und Tempe- ratur waren die gleiche. Die dazu verwendeten Thiere wurden derselben Colonie entnommen und gehörten derselben Generation an, nämlich der vierten, wenn man die aus dem Winterei schlüpfende Generation als die erste bezeichnet.

Versuch 2 begann mit einem Weibchen und einem Männchen, die am 15. März in einem sehr kleinen Glastrog vereinigt wurden. Das Weibchen gebar, ohne dass je Begattung bemerkt wurde, nach einander lebendige Junge in grosser Zahl, am

17. März: 6 Weibchen,

24. März: 6 Weibchen,

27. März: 8 Weibchen, bis zum

17. April: etwa 50 Junge, darunter mehrere Männchen.

28. April: 18 Weibchen und 5 Männchen.

5. Mai: Zahlreiche Brut, welche sich bis zum

14. Mai: auf ungezählte Schaaren vermehrte, unter welchen 4 Männchen 20 grosse Jungfernweibchen, 79 jüngere Jungfernweibchen und 3 Geschlechtsweibchen mit Ephippien sich befanden; ausserdem noch zahlreiche ganz junge Brut.

Versuch 3 begann am 24. März mit 25 Männchen und 8 Weib- chen. Diese Letzteren vermehrten sich bis zum

17. April: auf etwa 50 Individuen, unter denen mehrere Weibchen mit Wintereiern.

28. April: 12 Wintereier abgelegt, ausserdem noch 26 Weibchen in Wintereibildung begriffen, 3 zweifelhaft, 4 Weibchen mit Sommer- eiern im Brutraum, davon aber eines mit Wintereiern im Ovarium; viel ganz junge Brut.

5. Mai: Wiederum 22 Dauereier abgelegt; im Ganzen 40 Weibchen, darunter 12 ganz junge, 1 mit Ephippium, 24 im Beginn der Ephippiumbildung, 4 Weibchen mit Embryonen, 2 halbwüchsige Weibchen mit zweifelhafter Eiart.

21. Mai: Noch 12 leere Ephippien abgelegt, Folge des Aussterbens der Männchen, von denen keines mehr am Leben war; nur wenige

ältere Weibchen noch lebend, dagegen eine grosse Menge weibliche junge Brut.

Aus diesen beiden Parallelversuchen 2 und 3 geht also hervor, dass unter völlig gleichen Lebensbedingungen das eine Mal sofort die Bildung von Wintereiern in sehr ausgiebiger Weise eintrat und einen ganzen Monat hindurch anhielt, das andere Mal die rein parthenogenetische Vermehrung fast zwei Monate hindurch fort dauerte, ehe es zur Bildung einer ganz geringen Zahl von Dauereiern kam.

Die Anwesenheit von Männchen kann hier ganz unberücksichtigt bleiben, da früher schon nachgewiesen wurde und ja auch gerade aus diesen beiden Versuchen zur Evidenz hervorgeht<sup>1)</sup>, dass dieselbe ohne jeden Einfluss auf die Erzeugung von Dauereiern bei den Weibchen ist. In beiden Versuchen waren Eintrocknung, Temperatur- und Ernährungsdifferenzen, chemische Veränderung des Wassers ausgeschlossen und dennoch trat, in dem einen wenigstens, die volle Geschlechtsperiode ein. Daraus muss wohl mindestens so viel geschlossen werden, dass der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung auch durch rein innere, im Organismus selbst gelegene Momente hervorgerufen werden kann.

Somit dürfen also wohl die beiden, oben aufgestellten Sätze als erwiesen angesehen werden:

1) Keines jener oftgenannten äussern Momente ruft nothwendig eine Geschlechtsperiode hervor und

2) häufig tritt die Geschlechtsperiode ein, ohne dass eines jener Momente eingewirkt hat.

Streng genommen genügt dies, um den directen Einfluss äusserer Momente gänzlich zu eliminiren, denn eine Ursache, welche die Wirkung nur zuweilen hervorruft, ist eben keine Ursache. Sie könnte höchstens ein Theil der Ursache sein, oder mit andern Worten: man könnte sich vorstellen, dass gewisse äussere Momente zwar für sich allein nicht eine Sexualperiode hervorrufen können, wohl aber dann, wenn sie mit gewissen inneren Zuständen zusammentreffen. Da nun freilich andererseits nachweislich innere Momente allein genügen zur Hervorrufung der Sexualperiode, so erscheint die Annahme einer solchen combinirten Wirkung überflüssig, ja man müsste, um sie überhaupt aufrecht zu erhalten, zu der sehr geschraubten Annahme seine Zuflucht nehmen, dass die Daphnoidenweibchen sich zuweilen in einem Zustand befänden, der allein für sich nicht genüge, um sie zur Hervorbringung einer zwei-

1) Die beiden Versuche wurden eigentlich zur Entscheidung eben dieser Frage angestellt, deshalb wurden den Weibchen von vornherein Männchen beigegeben; vergleiche übrigens: diese »Beiträge« Abhandlung IV. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. p. 229.

geschlechtlichen Generation zu veranlassen, der aber durch das Hinzutreten gewisser äusserer Momente dahin gesteigert werden könne!

Die sicherste Widerlegung dieser letzten Zufluchtsstätte, welche sich der von mir bekämpften Ansicht noch bietet, wird in dem Nachweis liegen, dass die cyclische Fortpflanzung der Daphnoiden in der That auf anderem Grunde ruht, als auf der directen Wirkung äusserer Momente. Ich gehe somit zum zweiten, dem positiven Theil meiner Untersuchung über, zur Beantwortung der Frage: Wovon hängt der Eintritt einer Geschlechtsperiode ab?

Da, wie gezeigt wurde, durch das Experiment Nichts weiter zu erreichen ist, als die Ueberzeugung, dass der Daphnoidencyclus relativ unabhängig ist von einmal einwirkenden äussern Verhältnissen, so werden weitere Aufschlüsse nur von einem genauen Studium der verschiedenen Formen des Daphnoidencyclus erwartet werden können. Es folgt also hier zunächst der Versuch, die Art und Weise der Generationsfolge für die verschiedenen Gruppen der Daphnoiden festzustellen.

## II. Die verschiedenen Formen des Daphnoidencyclus.

Die bisherige Vorstellung vom Lebenscyclus der Daphnoiden ist besonders dadurch getrübt worden und von der Wahrheit abgewichen, dass man die an einer Art gemachten Beobachtungen als gültig für die ganze Ordnung betrachtete. Für viele Arten ist diese Vorstellung zwar richtig: die geschlechtliche Fortpflanzung tritt wirklich nur im Herbst auf, für andere aber ist sie nicht richtig, bei diesen kommt es nicht etwa blos ausnahmsweise, sondern regelmässig zwei Mal oder öfter im Jahr zur Bildung von Wintereiern. Indem ich nun unter einem Fortpflanzungs- oder Generationscyclus die Formenreihe vom Dauerei bis wieder zum Dauerei verstehe, bezeichne ich demnach die ersteren als monocyclische, die letzteren als polycyclische Arten.

Es zeigt sich nun, dass zu den monocyclischen Arten alle diejenigen gehören, welche in grossen, niemals austrocknenden Wasseransammlungen leben, in Seen, grossen Teichen oder Sümpfen; wahrscheinlich gehören hierher auch die Meeresdaphnoiden; zu den polycyclischen aber die Bewohner kleinerer Wassermengen, der Sümpfe, Tümpel, Pfützen, welche mehr oder weniger häufig dem Austrocknen verfallen.

Der Sinn dieser Verschiedenheit leuchtet im Allgemeinen leicht ein.

Wenn eine Art überhaupt Bestand haben soll, so muss ihre Generationsfolge so eingerichtet sein, dass die Hervorbringung von Dauereiern der periodischen Vernichtung vorhergeht, welcher ihre Colonien jährlich ein oder mehrere Male unterworfen ist. Es ist dabei gleichgültig, ob die »Vernichtungsperiode«, wie ich sie einfach nennen will, durch Frost oder durch Hitze oder durch irgend eine andere Schädlichkeit bedingt wird, welche das Weiterleben der Individuen unmöglich macht.

Wenn wir nun aber demgemäss finden, dass Pfützenbewohner schon unmittelbar nach Gründung einer Colonie zur Bildung von Dauereiern schreiten, Sumpfbewohner erst nach längerer Zeit, Seebewohner erst im Herbst nach einer langen Reihe parthenogenetischer Generationen, so lässt sich dies auch so ausdrücken: Je nach der Beschaffenheit des Wohnortes einer Art tritt die geschlechtliche Fortpflanzung in verschiedenen Generationen auf, bei einigen schon in den ersten, bei andern erst in späteren Generationen. So wird man zu der Vermuthung geführt, es möchte die geschlechtliche Fortpflanzung an bestimmte Generationen gebunden sein und ich glaube in Folgendem zeigen zu können, dass es sich wirklich so verhält.

Ohne jetzt schon eine Erklärung zu versuchen, wie etwa die Fixirung einer so verschiedenen und der jeweiligen Lebensweise so genau angepassten Generationsfolge vor sich gegangen sein möge, wende ich mich zunächst zur Feststellung der Thatsachen, d. h. zu einer Darstellung der Generationsfolge, wie ich sie bei einer Reihe von Arten, theils durch Züchtung im Zimmer, theils durch Beobachtung im Freien, theils auch durch Beides zugleich kennen lernte. Die Arten sollen dabei nicht nach ihrer systematischen Verwandtschaft, sondern nach der Natur ihres Wohnortes aufeinander folgen.

## A. Polycyclische Arten.

### a. Pfützenbewohner.

#### 1. *Moina rectirostris* und *paradoxa*.

Am schärfsten zeigt sich die Thatsache, dass die geschlechtliche Fortpflanzung an ganz bestimmte Generationen gebunden ist, bei denjenigen Daphnoiden, welche in flachen Pfützen leben und deren Colonien deshalb in jedem Sommer nicht nur einmal, sondern verschieden oft und verschieden rasch der Vernichtung durch Austrocknen ausgesetzt sind. Es gehört hierher eine ganze Reihe von Arten aus den Familien der Daphninae, Lyncodaphninae und Lynceinae. Als Repräsentanten

dieser Gruppe boten sich mir vornehmlich zwei Arten der Gattung *Moina*, mit welchen ich eine grosse Anzahl von Versuchen angestellt habe.

Die erste Generation dieser Arten besteht ausnahmslos nur aus Weibchen und diese pflanzen sich immer nur parthenogenetisch fort.

Wurde getrockneter Schlamm mit *Moinaeiern* mit Wasser übergossen, so erfolgte das Ausschlüpfen der jungen Moinen meist schon nach acht Tagen und diese erste Generation bestand ausnahmslos nur aus Weibchen. Zu welcher Zeit auch der Versuch angestellt sein mochte, im Winter, Frühjahr, Sommer oder Herbst, niemals befanden sich Männchen unter dieser ersten Generation.

Ebenso ausnahmslos erwiesen sich alle diese Weibchen der ersten Generation als jungfernbrütige; sie brachten immer nur Sommereier hervor und zwar sowohl in der ersten, als in allen nachfolgenden Bruten, deren gewöhnlich 3—5 aufeinander folgten.

Unter diesen Bruten, welche zusammen also die zweite Generation darstellen, befanden sich aber stets schon Geschlechtsthier, d. h. Männchen, und Weibchen, welche Dauereier hervorbrachten und zwar meistens schon in der ersten Brut, immer in der zweiten und dritten.

Als Beispiele mögen folgende Versuche dienen :

#### Versuch 4. *Moina rectirostris*.

25. Februar: Getrockneter Schlamm, welcher Dauereier enthielt, wurde mit Wasser angesetzt.  
 8. März: Mehrere Weibchen sind ausgeschlüpft, von welchen eines isolirt wird und am  
 14. März: als erste Brut 15 Weibchen hervorbringt, am  
 19. März: als zweite Brut 3 Männchen und am  
 24. März: als dritte Brut 5 Männchen und 6 Weibchen.  
 28. März: Tod des Weibchens.

In diesem Falle begann die Hervorbringung von Geschlechtsthieren schon mit der ersten Brut, denn unter den 15 Weibchen derselben brachten 8 Ehippien und Dauereier hervor (27. März), während 6 andere zu derselben Zeit Embryonen trugen; eines starb.

#### Versuch 5. *Moina rectirostris*.

25. Februar: Getrockneter Schlamm wurde mit Wasser angesetzt; von mehreren nach etwa 40 Tagen ausgeschlüpften Weibchen wurde eines isolirt und lieferte am

13. März: als erste Brut 15 weibliche Junge, von welchen 8 sofort zur Wintereibildung schritten, die andern zur Sommereibildung.

Aus diesen beiden Versuchen, denen ich eine grosse Menge anderer anreihen könnte, geht also hervor, dass schon die erste Brut der ersten Generation, auch wenn sie rein weiblich ist, Geschlechtsthier enthält. Nicht selten aber enthält dieselbe auch bereits Männchen. So z. B. in:

#### Versuch 6. *Moina paradoxa*.

8. März: Ein Weibchen der ersten Generation, kürzlich erst aus dem Winterei geschlüpft, wird isolirt und liefert am

19. März: als erste Brut 5 Männchen und 1 Weibchen, welches sich später durch Hervorbringung eines Ephippium mit 2 Wintereiern als Geschlechtsthier auswies (d. 28. März).

Aber nicht nur die erste Generation bringt Geschlechtsthier hervor, sondern ebenso auch die parthenogenesirenden Weibchen der zweiten Generation. So z. B. in

#### Versuch 7. *Moina paradoxa*.

28. März: Ein Weibchen der zweiten Generation brachte als erste Brut 9 Weibchen hervor, die am 14. April sämmtlich in Dauereibildung begriffen waren.

Aber auch mit der zweiten Generation schliesst die Production von Geschlechtsthieren nicht ab, ja manche der Versuche könnten sogar schliessen lassen, dass die Zahl der Geschlechtsthier im Verhältniss zu den parthenogenesirenden Weibchen zunähme.

Ich lasse hier einen der Versuche folgen, welche die Entwicklung durch mehrere Generationen hindurch verfolgte, so aber, dass nicht der gesammte Stammbaum mitgetheilt, sondern nur eine Linie desselben verfolgt wird.

#### Versuch 8. *Moina paradoxa*.

Das Weibchen erster Generation aus Versuch 4 brachte drei Mal hintereinander Brut hervor. Die erste derselben bestand aus:

14. März: 8 Jungfernweibchen und 6 Geschlechtsweibchen<sup>1)</sup> (Generation II); von einem der letzteren wurden geboren am

<sup>1)</sup> Der Pleonasmus der Worte »Jungfernweibchen« und »Geschlechtsweibchen« liess sich nicht wohl vermeiden, da »Jungfern« allein ein zu bestimmter Begriff ist, um sich noch in modificirtem Sinn verwenden zu lassen, das

14. April: 7 Jungfernweibchen (Generation III); von diesen wurden geboren
5. Mai: 34 Geschlechtsweibchen und 5 Jungfernweibchen (Generation IV); die 5 Jungfernweibchen gebären
19. Mai: 7 Männchen, 15 Geschlechtsweibchen, und 18 Jungfernweibchen (Generation V); die 18 Sommerweibchen brachten sodann hervor bis zum
1. Juni: 9 Männchen, 98 Geschlechtsweibchen, 2 Brut tragende Jungfernweibchen und 24 ganz junge Weibchen, über deren geschlechtliche oder ungeschlechtliche Natur mein Tagebuch keine Auskunft giebt. Letztere zusammen bilden die Generation VI.

Wie man sieht, enthalten in dieser Linie des Stammbaums alle Generationen von der zweiten bis zur sechsten Geschlechtsthier, bald blos weibliche, bald auch männliche. Dass die Männchen hier so sehr in der Minorität sind, ist nur zufällig, d. h. es ist nur eine Eigenthümlichkeit gerade dieser Stammbaumlinie, nicht selten kommt auch das Umgekehrte vor.

Ueber die sechste Generation hinaus wurde diese Linie nicht mehr unter genauer Controle gehalten, doch wurde constatirt dass am

17. Juni: mehrere Hundert Moinen als Nachkommen der sechsten Generation vorhanden waren, jedenfalls also die Generationen VII und VIII und dass dieselben anscheinend nur aus Geschlechtsweibchen bestanden; es konnte wenigstens unter ihnen weder ein Männchen noch ein Jungfernweibchen aufgefunden werden.

#### Versuch 9. *Moina paradoxa*.

An demselben 17. Juni wurde auch die Nachkommenschaft einer gleich langen andern Generationsreihe von *Moina paradoxa* geprüft und auch hier fanden sich Massen von Geschlechtsweibchen, wenige Männchen und Jungfernweibchen.

Die *Moina rectirostris* verhält sich ganz ebenso und ich würde deshalb darauf verzichten können, auch von ihr eine Generationsfolge spe-

Wort »Weibchen« allein aber für die geschlechtlich sich fortpflanzenden Weibchen zu unbestimmt gewesen wäre. Allerdings hätte ich auch die Ausdrücke agamische und gamische, oder monogone und amphigone Weibchen gebrauchen können, ich halte indessen die gewählten für besser, weil ihr Sinn von selbst klar ist. Im Verlauf dieser Abhandlung werde ich noch eine andere Bezeichnung gebrauchen, aber nur vorübergehend, um dadurch eine bestimmte Eigenthümlichkeit scharf hervorzuheben.

ciell mitzutheilen, wenn es mir nicht darauf ankäme, wenigstens in einem Beispiel zu zeigen, wie sich die ganze Nachkommenschaft eines Weibchens der ersten Generation gestaltet.

#### Versuch 10. *Moina rectirostris*.

Ein Jungfernweibchen der zweiten Generation wurde isolirt und lieferte folgende Bruten:

- |                                                                                     |                   |
|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| den 8. März: 1 Geschlechtsweibchen und 3 Jungfernweibchen                           | } Generation III. |
| den 28. März: 27 Männchen und 4 Jungfernweibchen                                    |                   |
| den 6. April: 1 Geschlechtsweibchen und 1 Weibchen, dessen Natur zweifelhaft blieb. |                   |
| den 12. April: 3 Geschlechtsweibchen und 12 Jungfernweibchen (bezeichnet 523—530).  |                   |

Am 13. April starb das Mutterthier.

Von diesen vier Bruten wurde die zweite und vierte weiter verfolgt. Drei der vier Weibchen vom 28. März wurden isolirt und mit den Nummern 502—504 bezeichnet; sie lieferten folgende Bruten:

#### 502 (Generation III).

15. April: 7 Männchen.  
 30. April: 8 Männchen, 13 Geschlechtsweibchen, 2 zweifelhafte Weibchen.  
 6. Mai: starb 502 mit Hinterlassung zahlreicher junger Brut, unter der mehrere Geschlechtsweibchen zu erkennen waren.  
 12. Mai: Es sind nur noch 8 Männchen vorhanden, keine Weibchen mehr: also Aussterben dieser Linie in der 4. Generation.

#### 503 (Generation III).

15. April: 2 Männchen und 8 Weibchen (Generation IV); letztere liefern am  
 30. April: 3 Männchen und 29 Weibchen (Generation V); davon überleben nur 20 Weibchen, von den 15 Geschlechts- und 5 Jungfernweibchen sind. Letztere liefern noch als Generation VI am  
 16. Mai: zahlreiche Brut, aus Männchen, Geschlechts- und Jungfernweibchen bestehend.

## 504 (Generation III)

gebar am

15. April: 9 Männchen.

30. April: 3 Geschlechts- und 3 Jungfernweibchen.

6. Mai: Zahlreiche Männchen und Weibchen beiderlei Art.

} Genera-  
tion IV.

Die Brut des Stammweibchens vom 12. April bezeichnet: 523—530 (12 Jungfernweibchen) brachte hervor am

26. April: 7 Geschlechts- und 4 Jungfernweibchen (nicht weiter verfolgt).

4. Mai: 5 Männchen, 16 Geschlechts- und 8 Jungfernweibchen.

9. Mai: Eine Menge von Männchen- und Weibchen beiderlei Art (20 Geschlechts- und 8 Jungfernweibchen wurden gezählt). Zwei der Jungfernweibchen gebaren am 6. Juni: 29 Männchen (Generation V).

} Genera-  
tion IV.

14. Mai: 22 Männchen.

Die Brut der Weibchen 523—530 vom 4. Mai wurde dann noch etwas weiter verfolgt; die Jungfernweibchen derselben lieferten bis zum 22. Mai: einige Männchen und 20 Weibchen, darunter mehrere Geschlechtsweibchen.

} Genera-  
tion V.

Wie man sieht kommen nicht nur in allen 5 Generationen, von der zweiten bis zur sechsten Geschlechtsthier vor, sondern unter den 18 Bruten befindet sich nicht eine einzige, welche bloß aus Sommerweibchen bestünde, ja die Zahl der Geschlechtsthier scheint mit den Generationen zuzunehmen, denn nur in der dritten Generation überwiegen die Jungfernweibchen gegenüber den Geschlechtsweibchen, in Generation 4 und 5 verhält es sich stets umgekehrt. Wenn ich die in einer Reihe von Versuchen notirten Thiere nach Generationen zusammenstelle, erhalte ich für die Generation II:

65 Männchen, 36 Geschlechtsweibchen und 35 Jungfernweibchen;

für die Generation III:

27 Männchen, 5 Geschlechts- und 19 Jungfernweibchen;

für die Generation IV:

112 Männchen, 128 Geschlechtsweibchen und 40 Jungfernweibchen.

Man sieht, dass die Geschlechtsthier zusammengekommen stets die Jungfernweibchen an Zahl übertreffen, auch eine relative Abnahme der Letzteren ergibt sich, doch genügen diese Zahlen zu sicheren Schlüssen

doch noch nicht; Versuch 5 zeigt, dass auch in der fünften Generation noch ein Ueberwiegen der Jungfernweibchen in einer einzelnen Brut vorkommen kann.

Offenbar ist das Verhältniss zwischen Geschlechtsthieren und Jungfernweibchen immer etwas Sache des Zufalls, sobald man mit kleinen Mengen von Individuen operirt. Ich habe deshalb den Versuch auch so variirt, dass ich eine bestimmte Zahl von Weibchen der ersten Generation in ein grosses, mit gekochtem Schlamm versehenes Aquarium setzte und nun die von diesen gegründete Moinacolonie ganz sich selbst überliess, keine Thiere herausnahm, sondern nur alle 40 oder 44 Tage etwa die ganze Colonie musterte und auf frischen, ebenfalls gekochten Schlamm setzte. Der alte Schlamm wurde deshalb entfernt, damit nicht die inzwischen abgelegten Dauereier sich entwickeln und so das Resultat trüben könnten, denn es kam zunächst darauf an, die Zusammensetzung dieser einen Generationsfolge festzustellen.

#### Versuch 11. *Moina paradoxa*.

14. October: Schlamm mit Moinaeiern wurde mit Wasser übergossen.  
 24. October: Mehrere Weibchen sind ausgeschlüpft.  
 2. November: 24 dieser Weibchen, sämmtlich mit Brut, werden in ein grosses Aquarium mit gekochtem Schlamm übergesiedelt. Schon am  
 9. November: war eine Masse von jungen Moinen vorhanden (Generation II) und bereits am  
 14. November: trugen viele von diesen Ehiphpien mit Winter-eiern darin; eine Menge junger, aber geschlechtsreifer Männchen wurde ebenfalls constatirt.  
 19. November: Die Colonie bestand aus: 445 Männchen, 304 Geschlechtsweibchen, 9 Jungfernweibchen und 8 jungen Weibchen, deren Fortpflanzungsweise noch nicht zu erkennen war.  
 29. November: Die Colonie bestand aus: 430 Männchen, 307 Geschlechtsweibchen, 25 Jungfernweibchen, und 52 junge Weibchen, zusammen 544 Individuen.  
 40. December: Die Colonie bestand aus: ungezählten Massen von Thieren, fast nur Männchen und Geschlechtsweibchen, sehr vereinzelte Jungfernweibchen, diese aber mit zahlreicher Brut.  
 28. December: Aehnlicher Befund wie am 40 December.  
 8. Januar: Der Bestand der Colonie scheint sich etwas zu Gunsten der Jungfernweibchen verändert zu haben; unter 69 Thieren befanden sich 42 Männchen, 47 Geschlechtsweibchen und 40 Jungfernweibchen. Eine grosse Menge junger Thiere vorhanden.

Auch dieser, der natürlichen Mischung einer Colonie am meisten entsprechende Versuch ergibt also ein stetes Ueberwiegen der geschlechtlichen über die parthenogenetische Fortpflanzung mit alleiniger Ausnahme der ersten Generation. Er zeigt zugleich, dass schon genau vier Wochen nach dem Befeuchten der eingetrockneten Eier neue Dauereier gebildet sind und damit der Bestand der Art gesichert ist. Unter Umständen geht dies indessen noch rascher vor sich, im Juli z. B. schon 11—12 Tage nach dem Ausschlüpfen der ersten Generation, und dies bei Versuchen, die in einem kühlen, sonnenlosen Zimmer angestellt wurden.

Aus Versuch 11 geht dann ferner noch hervor, dass ein Aussterben der Colonie etwa durch Mangel an Jungfernweibchen, oder durch andere innere Ursachen so lange Wasser und Nahrung anhalten, nicht eintritt, dass wenigstens nach einem Bestand der Colonie von  $2\frac{1}{2}$  Monaten die Procentzahl der Jungfernweibchen eher zu, als abgenommen hatte.

Ein Aussterben würde übrigens auch bei momentanem gänzlichen Fehlen von Jungfernweibchen nicht leicht eintreten können. Allerdings besteht zwar — wie ich schon früher mitgetheilt habe — bei *Moina* ein schärferer Gegensatz zwischen Jungfern- und Geschlechtsweibchen, als bei den meisten übrigen Daphnoiden; ein Jungfernweibchen ist nur zur Parthenogenese befähigt und geht niemals zur Dauereibildung und damit zur geschlechtlichen Fortpflanzung über. Wohl aber kommt das Umgekehrte vor. Sobald die Männchen mangeln, hört bei den Geschlechtsweibchen die Bildung von Dauereiern auf und sie gehen zur Parthenogenese über; ohne diesen äussern negativen Anstoss allerdings nicht. Unter der grossen Menge von Versuchen, welche ich mit *Moina* angestellt habe, waren nur zwei, bei denen es scheinen konnte, als ob Geschlechtsweibchen spontan, d. h. trotz vorhandener Begattungsmöglichkeit zur Parthenogenese geschritten wären. In beiden Fällen beruhte dies auf Täuschung. In dem ersten waren zwar einige Männchen zu dem betreffenden, isolirten Weibchen gesetzt worden, aber nur auf 3 Stunden und es liess sich nachweisen, dass während dieser Zeit kein Coitus stattgefunden hatte. Der zweite Fall betraf eine ganze, sehr zahlreiche Colonie von *Moina rectirostris*, in welcher trotz der Anwesenheit zahlreicher Männchen keine Dauereier abgelegt wurden. Wohl trugen viele Weibchen ein Dauerei im einen Ovarium, aber dasselbe wurde nicht abgelegt, sondern zerfiel im Ovarium, und wurde entweder dort resorbirt oder in gänzlich zerfallenem Zustand in den Brutraum entleert. Gleichzeitig bildeten sich im andern Ovarium Sommereier und die Thiere waren somit zur Parthenogenese übergegangen. Das Räthsel löste sich

durch eine genaue Untersuchung der Männchen: diese waren nämlich sämmtlich steril, enthielten keine der charakteristischen Strahlzellen im Hoden, sondern nur Flüssigkeit, in der zerfallende Zellgruppen hier und da schwammen. Worauf diese Sterilität beruhte, ist mir fürs Erste nicht klar; die Beobachtung liefert aber eine weitere Bestätigung dafür, dass das Ausbleiben der Begattung, oder wohl richtiger: das durch Ausbleiben der Begattung eintretende Absterben des Dauereies im Ovarium den Anstoss zur Parthenogenese giebt<sup>1)</sup>).

Sobald also in einer Colonie nur noch Geschlechtsthiere vorhanden wären, würden diejenigen Weibchen, welche die Männchen überleben, zur Parthenogenese schreiten müssen.

Uebrigens können die Dauereier von Moina das Junge zur Entwicklung bringen ohne vorher eingetrocknet oder eingefroren zu sein (siehe unten Abschnitt VI). Wenn somit die Moinapfütze lange genug Wasser behält, so wird sogar der Fall eintreten können, dass von den kürzlich erst abgelegten Dauereiern ein neuer Generationscyclus ausgeht, der sich dann mit den Resten des ersten mischt.

Doch wird dies wohl in der freien Natur nicht häufig vorkommen, weil die Moinapfützen zu häufig austrocknen und die Eier auch unter Wasser eine längere Latenzperiode einhalten. In der Regel werden die Dauereier ihrer eigentlichen Bestimmung getreu bleiben und im Schlamm eintrocknen.

Offenbar sind alle die erwähnten Besonderheiten der Moinafortpflanzung sehr geeignet zur Erhaltung der Art und gewissermassen genau darauf berechnet, die Ungunst der wechsellvollen Lebensverhältnisse zu paralysiren.

Sobald die am Boden der Lehmlache eingetrockneten Eier von Wasser wieder überdeckt werden, beginnt der Embryo sich zu entwickeln und schlüpft nach wenigen Tagen schon aus. Diese erste Generation dient nur zur möglichst raschen Vergrösserung der neugegründeten Colonie; in rasch sich folgenden Bruten bringt sie auf rein parthenogenetischem Wege Junge in Menge hervor, theils wieder Jungfernwibchen, theils aber auch Geschlechtsthiere, weibliche und männliche. So beginnt schon in der zweiten Generation die Sicherstellung der Colonie gegen völliges Aussterben durch rasches Austrocknen der Pfütze und die Production von Dauereiern findet von nun an anhaltend statt, indem in jeder neuen Generation sich neben Jungfernwibchen immer auch und meist in grösserer Zahl Geschlechtsthiere befinden.

1) Siehe: Diese »Beiträge«. Abhandlung IV. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.

## 2. *Macrothrix laticornis* Jurine.

Als zweiten Repräsentanten der pfützenbewohnenden Daphnoiden bot sich mir eine *Macrothrix*art dar, *M. laticornis* Jurine, die ich ebenso wie die Moinaarten aus getrocknetem Schlamm aufzog.

### Versuch 12. *Macrothrix laticornis* Jurine.

28. December: Getrockneter Schlamm mit Wintereiern wurde mit Wasser übergossen.
21. Januar: Mehrere weibliche *Macrothrix* sind (vermuthlich einige Tage früher schon) ausgeschlüpft.
24. Januar: Alle Weibchen sind Jungfernweibchen; vier davon tragen bereits zahlreiche Eier oder Embryonen.
28. Januar: Erste Brut: nur Weibchen, die später Sommereier produciren; diese Weibchen der 2. Generation liefern zuerst am
14. Februar: zahlreiche Brut (3. Generation), unter welcher ebenfalls keine Männchen gefunden wurden. Diese 3. Generation lieferte sodann am
22. Februar: zahlreiche Junge der 4. Generation, unter denen Männchen und Sexualweibchen und zwar liess sich am
7. März: constatiren, dass 5 äusserst kleine aber völlig reife Männchen vorhanden waren und 10 Weibchen, von denen einige je ein Winterei producirt.

Leider musste der Versuch dann unterbrochen werden.

Aus diesem Versuch darf nicht allzuviel geschlossen werden, da er der einzige ist, der mit *Macrothrix* angestellt wurde. Es könnte z. B. Zufall sein, dass in den Generationen II und III keine Geschlechtsthier vorkamen. Jedenfalls geht aber soviel daraus hervor, dass spätestens in der 4. Generation Männchen und Sexualweibchen auftreten und dass also etwa 5 Wochen nach Gründung der Colonie bereits neue Dauereier gebildet und abgelegt werden können.

### b. Tümpel- und Sumpfbewohner.

Hierher wäre wohl die überwiegende Menge aller Daphnoiden zu rechnen. Vor Allem schon deshalb, weil eine scharfe Grenze nach dem Wohnort nicht zu ziehen ist und gar manche Arten, die in Pfützen leben, auch in grösseren oder tieferen Tümpeln angetroffen werden und andererseits manche Seebewohner auch in Sümpfen vorkommen. Ich stelle diejenigen Formen voran, welche nicht blos in eigentlichen Sümpfen

vorkommen, sondern auch in kleinen Gräben, Wasserlöchern, Regentonnen u. s. w., kurz an Localitäten, deren Wasservorrath dem Versiegen während der trocknen Zeit mehr oder weniger leicht ausgesetzt ist, mit denjenigen Formen also, welche sich zunächst an die Pfützenbewohner anschliessen.

Ich beginne mit der häufigsten und bekanntesten aller Daphnoiden, mit:

### 3. *Daphnia pulex* Baird.

Zuerst ist festzustellen, dass auch bei dieser Art die Dauereier immer nur Weibchen liefern und dass diese Weibchen der ersten Generation sich immer nur durch Parthenogenese fortpflanzen. Auch hier entwickeln sich die Embryonen, mag das Ei im Schlamm eingetrocknet, eingefroren oder aber ununterbrochen im Wasser geblieben sein (siehe unten).

In 50 Fällen wurde das ausschüpfende Junge direct als Weibchen constatirt, in zahlreichen andern erwies es sich später durch Jungferzeugung als solches, in keinem einzigen war es ein Männchen oder ging das weibliche Thier in der Folge zur Dauereibildung über.

In dieser Beziehung herrscht also volle Uebereinstimmung mit *Moina*: die erste Generation besteht nur aus Jungferweibchen.

Um nun zu erfahren, ob auch hier die geschlechtliche Fortpflanzung wie bei *Moina* in einer der folgenden Generationen eintritt, wurden zahlreiche Versuche angestellt, welche ergaben, dass hier wie schon in der zweiten Generation Männchen und Dauereier vorkommen, nicht selten aber in der dritten und am häufigsten in der vierten, fünften und sechsten Generation.

Die Versuche wurden in ähnlicher Weise angestellt, wie bei *Moina*; die Thiere wurden in kleinen Glaströgen gezüchtet, in die ein Paar Algenfäden hineingelegt wurden zum Frischhalten des Wassers und von Zeit zu Zeit etwas Futter. Als Letzteres verwendete ich den grünlichen Ueberzug von Diatomeen und andern niedern pflanzlichen Organismen, wie er sich an den Wänden steinerner Brunnenröge anzusetzen pflegt. Gekocht und durch Schütteln in Wasser fein vertheilt bildet derselbe noch die beste Nahrung für solche Daphniden, welche weder vom Raub leben, wie die Polyphemiden, noch fein vertheilten Schlamm mit organischen Resten fressen, wie *Moina* und *Macrothrix*. Sollte die ganze Verzweigung der Nachkommenschaft eines Thieres verfolgt werden, so wurde nach jeder Geburt die Brut von der Mutter getrennt und wenigstens die weiblichen Nachkommen in besonderen Trögen weitergezüchtet. Bei der

selbst im Winter (wenigstens im Zimmer) nicht unbedeutenden Fruchtbarkeit der Thiere bekommt man auf diese Weise sehr bald eine so grosse Anzahl von Versuchströgen, dass die lückenlose Verfolgung der gesammten Nachkommenschaft auch nur eines Weibchens ein Ding der Unmöglichkeit wäre. Ich vereinfachte mir die Sache dadurch, dass ich in der Regel nur die erste Brut einer jeden Generation weiter züchtete. Nichtsdestoweniger hatte ich doch sehr bald einige Hunderte von Versuchströgen um mich herum und eine Fortsetzung der Versuche über die fünfte Generation hinaus war nur in einzelnen Bruten möglich.

Dennoch wäre ein vollständiger Stammbaum für 6 oder noch mehr Generationen sehr erwünscht gewesen, denn es verhält sich hier nicht so wie bei *Moina*, bei welcher beinahe jede Brut jeder Generation Geschlechtsthier enthält, sondern auch in den Generationen 3—5, welche am meisten Geschlechtsthier enthalten, kommen doch sehr viele Bruten vor, welche deren keine enthalten. Ein vollständiges Bild von der Fortpflanzung kann man also nur durch möglichst vollständige Stammbäume erhalten. Damit möge auch die ausführliche Mittheilung einiger der Versuche motivirt sein.

#### Versuch 13. *Daphnia pulex*.

1874. 26. December: Aus einem Winterei schlüpft ein Weibchen aus, welches als Nr. 3 bezeichnet und isolirt wird.
1875. 12. Januar: Erste Geburt desselben: 6 Jungfernweibchen<sup>1)</sup> (bezeichnet Nr. 17—23).
19. Januar: Zweite Geburt: 4 Jungfernweibchen (Nr. 37—40).
21. Januar: Dritte Geburt: 2 Jungfernweibchen.

Die Generation II, die durch diese 4 Bruten hervorgebracht wurde, bestand somit aus 12 Jungfernweibchen. Von diesen vermehrte sich ein Thier der ersten Brut folgendermassen:

Nr. 17.

24. Januar: 2 Jungfernweibchen (Nr. 64 und 65).
31. Januar: 4 » » (Nr. 66, 78, 79, 83).
2. Februar: 2 » » (nicht verfolgt!).

Ein Thier der zweiten Brut vom 19. Januar vermehrte sich folgendermassen:

1) Es versteht sich, dass man bei der Geburt die Jungfern- von den Geschlechtsweibchen noch nicht unterscheiden kann; die Angabe »Jungfernweibchen« basirt auf der Beobachtung der weiteren Entwicklung der betreffenden Individuen.

Nr. 38.

15. Februar: Geburt von 3 Jungfernweibchen (Nr. 86—88).  
 Bis zum 5. März: noch 18 Jungfernweibchen (Nr. 138 bis 155). } Generation III.

Die Generation III, soweit sie von diesen beiden Weibchen Nr. 17 und 38 hervorgebracht wurde, bestand somit aus 28 Jungfernweibchen. Von denselben wurde weiter verfolgt: Nr. 64, 65, 66, 78, 79. Diese lieferten:

Nr. 64.

1. März: 3 ♂ und 4 ♀

Nr. 66.

4. März: 4 ♂ und 5 ♀

Nr. 78.

5. März: 4 ♂ ♂

Nr. 79.

5. März: 5 ♂ und 2 ♀

Nr. 65.

7. März: 3 ♀  
 12. März: 6 ♀ (Nr. 201—206)

Die 4. Generation, soweit sie von diesen 5 Weibchen in ihrer ersten Brut geliefert wurde, bestand somit aus 13 Männchen und 14 Weibchen. Ob die Letzteren zum Theil schon Wintereier lieferten, wurde nicht notirt, nicht selten werden solche erst in der 5. Generation gebildet. So z. B. in einer andern Nachkommenlinie desselben Stammweibchens Nr. 3:

#### Versuch 44. *Daphnia pulex*.

Die erste Brut von Nr. 3 enthielt unter Andern auch das Jungfernweibchen Nr. 19. Dieses lieferte

12. Februar: 2 Jungfernweibchen Nr. 69 und 70 (Generation III).

Nr. 69 gebar am

16. März: 6 Jungfernweibchen, Nr. 242—247 (Generation IV), von diesen gebaren mehrere zusammen als erste Brut bis zum

19. April: 20 Weibchen (Generation V), von welchen 13 sich durch Parthenogenese vermehrten, 7 aber sogleich Wintereier hervorbrachten und 1 der Jungfernweibchen später (29. April) zur Bildung von Dauereiern überging. Die Jungfernweibchen erzeugten am

23. April: zahlreiche Brut (Generation VI), unter welcher sich Männchen befanden.

Man sieht aus diesem Versuch, dass die Geschlechtsweibchen hier in der 5. Generation auftreten, die Männchen erst in der sechsten. Dies könnte widersinnig scheinen, ersähe man nicht schon aus Versuch 43,

dass die Männchen in andern Bruten auch schon in der 4. Generation auftreten können.

Mehrmals wurden auch schon in der 3. Generation Weibchen mit Dauereiern bemerkt, denen dann in der 4. Männchen folgten, es scheint jedoch, dass dies nicht bei den je ersten Bruten vorkommt, sondern nur bei den späteren. So z. B. in

#### Versuch 15. *Daphnia pulex*.

Die oben schon verfolgte Nr. 3 der Generation I producirte in ihrer ersten Brut unter Andern auch das Jungfernweibchen Nr. 22 (Generation II); dieses gebar 4 Mal hintereinander und die 4. Brut vom 26. März bestand aus 15 Weibchen, von welchen am

22. April: 14 Wintereier abgelegt wurden und zugleich zahlreiche Brut der 4. Generation, unter der 7 Männchen constatirt wurden.

Leider bin ich auf diesen Punkt zu spät erst aufmerksam geworden. Wenn ich jedoch die Daten vergleiche, so finde ich, dass überall, wo schon in der dritten Generation Wintereier verzeichnet sind, dieselben der Zeit nach ungefähr zusammenfallen mit den Dauereiern der ersten Brut der 4. oder 5. Generation. Da nun alle diese Versuchsthiere demselben Generationscyclus angehörten, so ist es wahrscheinlich, dass jene Geschlechtsweibchen der dritten Generationen von späteren Bruten der zweiten Generation abstammten.

Nur so lässt es sich auch verstehen, dass zu einer bestimmten Zeit nach Gründung der Colonie die geschlechtliche Fortpflanzung ihren Höhepunkt erreicht, dass dann in den meisten Bruten Geschlechtsthiere enthalten sind, ja dass sehr häufig die ganze Colonie fast ausschliesslich aus Geschlechtsthiern besteht. Dies könnte nicht stattfinden, wenn nicht mehrere Generationen gleichzeitig zur Sexualzeugung schritten, nämlich die späteren Bruten der ersten Generationen und die frühen Bruten der späteren Generationen.

Die Zeit, nach deren Ablauf, von der Gründung der Colonie aus Dauereiern an gerechnet, die geschlechtliche Fortpflanzung eintritt, muss wohl in sehr weiten Grenzen schwanken, da die Schnelligkeit der Vermehrung, also auch die Raschheit, mit welcher die Generationen aufeinander folgen, sehr wechselt je nach der Temperatur des Wassers und den Ernährungsverhältnissen.

Die folgende Zusammenstellung beansprucht deshalb auch keineswegs ein Normalbild des Fortpflanzungsmodus dieser Art zu geben, vielmehr nur eines der verschiedenen Bilder, unter welchen bei dieser

wechsellvollen Art die Geschlechtsperiode erscheinen kann. Sie ist den Zuchtversuchen entnommen, welche im Winter 1874—1875 mit den Nachkommen jener oben schon oft erwähnten Weibchen angestellt wurden, welche im December 1874 oder im Anfang Januar 1875 aus dem Winterei ausgeschlüpft waren. Es wird darin nur die Zahl der an einzelnen Tagen abgelegten Dauereier angegeben; die Zahl der gleichzeitig producirten Jungfernweibchen wurde zwar oft, aber nicht ausnahmslos notirt, so dass von dieser Gegenüberstellung meist abgesehen werden musste.

Der Ende December begonnene Generationscyclus lieferte

am 26. März: 1 Dauerei

» 28. März: 2 »

Vom 28. März bis 13. April war ich abwesend und fand am 15. April inzwischen abgelegt: 74 Dauereier gegen 80 Jungfernweibchen desselben Aquariums und derselben Abstammung.

Am 21. April: 39 Dauereier

» 22. » 14 »

» 23. » 6 »

» 24. » 8 »

» 25. » 19 »

» 28. » 54 »

» 30. » 3 »

» 4. Mai: 13 »

» 5. » 43 »

» 7. » 46 »

» 9. » 5 »

» 10. » 11 »

» 11. » 9 »

» 12. » 11 »

» 13. » 6 »

» 16. » 2 »

» 19. » 34 »

» 20. » 22 »

» 24. » 20 »

» 25. » 2 »

» 26. » 2 »

Es ist hieraus zu sehen, dass vom Januar bis zum 26. März, also fast drei Monate hindurch gar keine Dauereier gebildet wurden, von da ab aber deren reichlich bis gegen Ende Mai hin. Während der ganzen Zeit

fand aber ununterbrochen auch Parthenogenese statt und diese verdrängte gegen Ende Mai wieder die geschlechtliche Fortpflanzung vollständig. So fand ich am

- 14. Mai: unter 50 Weibchen eines demselben Generationscyclus entnommenen Versuches nur 2 mit Ephippien, ebenso am
- 14. Mai: unter 99 Weibchen eines ebendaher entnommenen Versuches nur 3 mit Ephippien,
- 19. Mai: unter einer etwa ebenso grossen Anzahl eines dritten Versuches keines in Dauereibildung,
- 20. Mai: unter 55 Weibchen eines vierten Versuches keines in Dauereibildung,
- 21. Mai: unter 37 Weibchen eines mit Ephippium.

Ein wesentlicher Unterschied in der Fortpflanzung zwischen *Daphnia pulex* und den beiden *Moina*-Arten liegt darin, dass bei letzteren ein Geschlechtsweibchen niemals aus freien Stücken zur Jungfernzeugung übergeht, während dies bei *D. pulex* sogar die Regel ist. Für diese hat schon JURINE richtig angegeben, dass die Geschlechtsweibchen zuerst Dauereier, dann Sommereier hervorbringen, dass zuweilen aber auch das Umgekehrte vorkommt, also zuerst Sommereier, dann Dauereier, dann wieder Sommereier. LUBBOCK hat dies bestätigt. Bei *Moina* kommt es niemals vor, dass ein Thier, welches mit der Sommereibildung seine Fortpflanzungsthätigkeit begonnen hat, später Dauereier hervorbringt.

Ich kann den Angaben von JURINE und LUBBOCK noch hinzufügen, dass bei *Daphnia pulex* zuweilen dieselben Weibchen, welche Männchen hervorbringen, später Dauereier bilden, also zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergehen können, wie folgender Versuch beweist:

#### Versuch 16. *Daphnia pulex*.

- 23. April: Ein Weibchen der 5. Generation gebar 4 Weibchen und 4 Männchen, darauf producirte es
- 29. April: ein Ephippium mit 2 Wintereiern, darauf
- 7. Mai: zahlreiche Brut.

Dass der Uebergang von der Dauereibildung zur Parthenogenese wirklich die Regel ist, könnte ich mit zahlreichen Versuchen belegen, von denen ich einen hier anführe:

#### Versuch 17. *Daphnia pulex*.

- 12. Mai: Unter 50 Weibchen der Generation VI befanden sich 39 in parthenogenetischer Fortpflanzung und 11 mit Ephippien und in

Dauereibildung. Von den Letzteren wurden 9 separirt und trugen alle am

19. Mai: Sommereier oder Embryonen im Brutraum.

Mehrere der älteren Autoren haben die Angabe gemacht, dass ein Weibchen von *D. pulex* mehrmals hintereinander Dauereier hervorbringen könne. Obgleich mir keine direct auf diesen Punkt gerichtete Versuche vorliegen, so möchte ich doch glauben, dass dieser Angabe häufig ein Irrthum zu Grunde lag. Man hat nämlich fast immer isolirte Weibchen beobachtet; diese aber können <sup>1)</sup> die in ihren Ovarien gereiften Dauereier nicht in das Ehippium entleeren, dieselben zerfallen vielmehr allmählig im Ovarium, veranlassen aber häufig noch vorher die Bildung eines zweiten Ehippiums, welches dann leer, wie das erste, abgelegt wird. Diese leeren Ehippium hat man gewiss häufig für mit Eiern gefüllte genommen. Uebrigens will ich nicht bestreiten, dass eine zweimalige Dauereibildung gelegentlich vorkommt, glaube aber, dass im Gegensatz zu *Moina* die einmalige Regel ist.

Nachdem ich hiermit die mittelst künstlicher Züchtung im Zimmer gewonnenen Erfahrungen abschliesse, gehe ich zu den im Freien angestellten Beobachtungen über; es wird sich dann zeigen, in wie weit beide miteinander übereinstimmen.

Seit einigen Jahren habe ich hauptsächlich zwei Wassertümpel, welche mit *Daphnia pulex* bevölkert waren, im Auge behalten, um den Modus ihrer Fortpflanzung im Naturzustande kennen zu lernen. Der eine (Tümpel I) ist 6 Meter lang, 2 Meter breit und enthält das ganze Jahr hindurch etwa 4—1,5 Meter Wasser; der andere (Tümpel II) ist nur 4 Meter lang und  $\frac{1}{2}$  Meter breit und enthält stets  $\frac{1}{2}$  Meter Wasser. Beide haben senkrechte Wände, I solche aus Cement, II solche aus Holz. Die mir vorliegenden Beobachtungen sind folgende:

Tümpel I. *Daphnia pulex*-Colonie.

1876. April: Ausschliessliche Jungfernzeugung; Massen von Individuen.

28. Mai: Masse von Individuen, Männchen und Weibchen, Letztere beinahe alle in Dauereibildung; Sexualperiode also auf der Höhe.

12. Juni: Bedeutende Abnahme der Individuenzahl; beide Geschlechter; die Weibchen noch vielfach in Dauereibildung; unter 40 Weibchen keines mit Sommereiern oder Embryonen, dagegen

1) Siehe diese »Beiträge«. Abhandlung IV.

viele mit leerem Brutraum und leerem Ovarium; Massen von Wintereiern schwimmen auf der Oberfläche des Wassers.

19. Juni: Nur wenige Individuen, meist Weibchen, diese zum Theil noch mit Ehippien, sehr selten mit Sommereiern.

28. Juni: Ziemlich viele Individuen, aber alle noch klein und meist mit Sommereiern, keines mit Dauereiern.

Juli — September fehlen Beobachtungen.

15. October: Masse von Individuen, unter welchen viele Männchen, aber nur wenige Weibchen, die sich in Dauereibildung befanden.

14. December: Masse von Individuen, meist Weibchen mit Sommereiern, doch auch Männchen und einzelne Weibchen mit Dauereiern (unter 119 Individuen waren 108 Jungfernweibchen, 2 Weibchen mit Dauereiern und 9 Männchen).

22. December: Bisher stets warmes Wetter; heute erster Nachtfrost seit Mitte November mit Bildung einer leichten Eisdecke; darunter: Massen von *Daphnia pulex*, meist Weibchen mit Sommereiern (10—20) im Brutraum; wenige Weibchen in Dauereibildung, viele Männchen.

---

1877. 2. Januar: Massen von Jungfernweibchen in voller Fortpflanzung. Lufttemperatur: 15° C.

20. Januar: Viele Jungfernweibchen mit mässig reichlicher Brut (bis 10 Embryonen), vereinzelt Männchen und Weibchen mit Ehippium.

12. Februar: Massen von Individuen, lauter Weibchen und zwar wenige alte und viele junge Jungfernweibchen; keine Männchen.

5. März: Wenige Jungfernweibchen in schwacher Fortpflanzung.

23. April: Wenige, meist junge Jungfernweibchen.

3. Mai: Nachtfröste von — 2° R. Sehr wenige Jungfernweibchen.

8. Mai: Ganz spärliche Jungfernweibchen.

7. Juni: Massen von Jungfernweibchen, keine Männchen noch Weibchen in Dauereibildung.

11. Juni: Ebenso, doch jetzt ganz einzelne Weibchen in Ehippialbildung.

Die Beobachtungen mussten hier unterbrochen werden, da der Tümpel von der sogenannten »Wasserpest« (*Elodea canadensis*) derart angefüllt wurde, dass ein Fischen mit dem Netz unmöglich war. Der Tümpel wurde ausgeleert, die Pflanzen, sowie alle Erde sorgfältig herausgenommen und neue Erde, sowie neue Pflanzen eingesetzt. Ob-

gleich die Cementwände, wie der Boden des künstlichen Sumpfes sorgfältig gereinigt wurden, fanden sich im nächsten Jahr eine Menge der Arten, die vorher darin gewesen waren, von Neuem wieder ein, so *Polyphemus oculus*, *Daphnella brachyura*, *Ceriodaphnia quadrangula* und auch *Daphnia pulex*.

1878. 25. Mai: Massen von *D. pulex* in voller geschlechtlicher Fortpflanzung, Männchen sowohl als grosse Weibchen mit Ehippien in Menge; auch Massen von abgelegten, auf dem Wasser schwimmenden Ehippien.
14. Juni: Massen von Jungfernweibchen, doch auch noch zahlreiche Weibchen mit Dauereiern.
27. Juni: Zahlreiche Jungfernweibchen, keine Weibchen mit Dauereiern.
4. Juli: Viele Jungfernweibchen, keine Weibchen mit Dauereiern.
24. Juli: Ebenso, aber auch einzelne Männchen und Weibchen mit Dauereiern, fertige abgelegte Ehippien auf dem Wasser schwimmend.
31. Juli: Die Weibchen mit Brut überwiegen immer noch bedeutend; auf 100 Jungfernweibchen kommen etwa 2 mit Wintereiern.
6. August: Grosse Menge schwimmender Ehippien.
23. September: Wenige Jungfernweibchen.
23. October: Ziemlich viele Weibchen, alle in starker Vermehrung begriffen, auch viel junge Brut, keine Weibchen mit Wintereiern, keine Männchen.

#### Tümpel II. Colonie von *Daphnia pulex*.

1876. 13. Juni: Erste Sexualperiode, zahlreiche grosse Weibchen in Dauereibildung, wenige mit Sommereiern, viele Männchen.
26. Juni: Ebenso; unter 100 Weibchen nur 6 in Sommereibildung.
6. Juli: Noch ebenso.
10. Juli: Etwa 500 Individuen aus dem Tümpel waren am 26. Juni in eine Glaswanne gebracht worden, diese zeigen jetzt eine Abnahme der Geschlechtsweibchen, eine Zunahme der Jungfernweibchen, zugleich Massen von junger Brut, 10 Männchen auf 30 Weibchen.
- August — September fehlen Beobachtungen.
15. October: Massen von Jungfernweibchen, unter denen nur 4 Weibchen mit Ehippium bemerkt wurde.

1877. 30. Mai: Massen von Jungfernweibchen, unter denen auch mehrere Weibchen mit Dauereiern (Sexualperiode vermuthlich schon im Abnehmen).

1878. 44. Juni: Viele Jungfernweibchen, keine Geschlechtsthiere, auch keine abgelegten, auf dem Wasser schwimmenden Ephippien.

4. Juli: Nur Jungfernweibchen.

August und September fehlen Beobachtungen

8. October: Massen von Geschlechtsthieren, Männchen und Weibchen, nur ganz vereinzelt Weibchen mit Sommereiern.

28. October: (9,6<sup>0</sup> C. Wassertemperatur) noch zahlreiche grosse Weibchen, die meisten ohne erkennbare Eibildung, mehrere mit Sommereiern oder Embryonen, sehr wenige mit Dauereiern; ganz vereinzelt Männchen (unter 450 gemusterten Individuen befanden sich 3 Weibchen mit Ephippien und ein Männchen).

Ich will hier einschalten, dass ich in mehreren Sümpfen in der Umgebung Freiburg's an demselben Tag (28. October) *Daphnia pulex* noch in voller geschlechtlicher Fortpflanzung fand.

4. November: Wassertemperatur 5<sup>0</sup> C., Nachts schwacher Frost. Noch immer zahlreiche Weibchen, aber alle in Parthenogenese, manche mit 8, 10 und 12 Eiern im Brutraum; keine Männchen.

1879. 4. Januar. Nachdem Ende December 1878 anhaltend starke Kälte geherrscht, findet sich jetzt keine einzige Daphnie mehr vor (trotzdem lebten in einer in der Nähe stehenden Regentonne, die noch am 30. December einen colossalen Eisklotz enthielt, noch etwa 30—40 grosse Weibchen von *D. pulex*).

8. März: Keine Daphnie.

17. April: Eine mässige Zahl von Jungfernweibchen.

5. Mai: Zahlreiche Jungfernweibchen.

4. Juni: Volle Sexualperiode; Massen von Weibchen mit Dauereiern, viele Männchen, aber auch viele Weibchen mit Brut.

10. Juni: Ebenso; etwa 3 Mal so viel Sexualweibchen als Jungfernweibchen.

26. Juni: Sexualperiode stark im Abnehmen.

---

Diese Beobachtungen — leider noch recht lückenhaft, aber doch immer vollständiger, als das bisher bekannt Gewordene — lassen mancherlei Schlüsse zu.

Vor Allem geht aus ihnen hervor, dass der Eintritt der Sexualperiode nicht von den augenblicklich wirkenden äusseren Umständen in

der Weise abhängig ist, wie man anzunehmen geneigt war; dieselbe wird nicht dadurch bedingt, dass die zur Fortdauer der Colonie nöthigen Bedingungen zu schwinden beginnen. Weder Austrocknen noch Fäulniss des Wassers kommen hier in Betracht und was die Temperatur anlangt, so ist leicht zu sehen, dass die Sexualperioden — wenn wir die Zeit vorwiegend geschlechtlicher Fortpflanzung so nennen wollen — weder mit dem Maximum, noch dem Minimum der Wassertemperatur zusammenfallen, ja dass sie in dem Tümpel I oft zu andrer Zeit auftraten als im Tümpel II, in Tümpel II wieder zu andrer Zeit als in kleinen Sümpfen der Nachbarschaft.

Die erste Sexualperiode fällt in I im Jahre 1876 von Mitte Mai bis Mitte Juni, in II von gegen Mitte Juni bis Mitte Juli oder länger; im Jahre 1878 fällt dieselbe in Tümpel I wieder von Mitte Mai bis Mitte Juni, während um dieselbe Zeit in Tümpel II keine geschlechtliche Fortpflanzung vorkam. Die beiden Tümpel liegen nun fast gleich; beide werden von der Sonne wenig getroffen, sind gegen Süden durch Gebüsch gedeckt und haben — wie Versuche zeigten — zu gleicher Zeit gleiche Temperatur. Wenn dennoch in Tümpel I den ganzen October 1878 hindurch nur Jungfernzeugung stattfand, während in Tümpel II umgekehrt den ganzen Monat hindurch fast alle Weibchen in Dauereibildung eintraten, so kann die Temperatur des Wassers nicht die Ursache dieser Verschiedenheit sein.

Worin aber liegt die Ursache? Stimmen die beobachteten That-sachen mit den aus den früher angeführten Versuchen abgeleiteten Anschauungen? Lässt sich die Ansicht festhalten, dass bestimmte Generationen, oder besser bestimmte Bruten mit der geschlechtlichen Fortpflanzung betraut sind?

Ich glaube, dass in der That weder in den eben angeführten, noch in weiter anzuführenden Beobachtungen ein Grund liegt, den Resultaten der Versuche zu misstrauen.

Allerdings sollte man erwarten, es müssten hiernach ganz regelmässig zwei Sexualperioden im Jahre auftreten; davon müsste die eine etwa 2 Monate nach dem Verlassen der Wintereier im Frühling auftreten. In den Versuchen waren die Wintereier Ende December und Anfang Januar bei Zimmertemperatur ins Wasser gebracht worden und die Nachkommen der aus ihnen entstehenden Thiere traten erst Ende März, im April und Mai in geschlechtliche Fortpflanzung ein. Nimmt man nun an, dass im Freien das Ausschlüpfen aus den Wintereiern Ende Februar stattfinde, so würde bei gleicher Schnelligkeit der Vermehrung die erste Sexualperiode Anfang Mai eintreten müssen; nach den Beobachtungen der Tümpel I und II dauert sie etwa einen Monat, es

würden also während des ganzen Mai Wintererier gebildet werden. Aus diesen würde dann — insoweit sie nicht aufs Trockne gerathen sind — nach abermals etwa 4—2 Monaten <sup>1)</sup> die erste Generation eines zweiten Cyclus ausschlüpfen und bei diesem wäre dann die Sexualperiode gegen den Herbst, Ende August bis October zu erwarten.

Das stimmt nun so ziemlich mit der Beobachtung, insofern wirklich eine Sexualperiode in dem Vorsommer constatirt wurde; in Tümpel I fiel dieselbe zwei Mal in den Mai, im Jahr 1877 nur schien sie erst Anfang Juni zu beginnen. In Tümpel II fiel sie 1876 um einen vollen Monat später, in den Juni, 1877 (unvollständige Beobachtung) kam geschlechtliche Fortpflanzung Ende Mai vor, im Jahr 1878 aber blieb dieselbe in den Monaten Juni und Juli ganz aus und schien auch im Mai nicht eingetreten zu sein, während sie im Jahr 1879 mit seinem ungewöhnlich langen Winter und kühlen Frühjahr wieder in den Juni fiel.

Ein Schwanken dieser ersten Sexualperiode zwischen Mai, Juni und Juli, denn auch im Juli habe ich sie an einem andern Tümpel beobachtet, lässt sich unschwer durch die Annahme erklären, dass die überwinterten Dauereier in verschiedenen Jahren und an verschiedenen Localitäten früher oder später ausschlüpfen. Vermuthlich hängt dieses Ausschlüpfen von dem Constantwerden eines gewissen Temperatur-Minimums ab, unter welchem die Entwicklung eben nicht stattfindet. Gerade im ersten Frühjahr hängt aber die Temperatur eines Tümpels erheblich von seiner Lage ab, ob der Sonne ausgesetzt oder nicht, und ebenso kommen bedeutende jährliche Witterungsschwankungen in Betracht. In hiesiger Gegend tritt die erste Reihe warmer Tage zuweilen schon im Januar ein, häufiger im Februar, zuweilen aber auch erst im April (Letzteres z. B. 1879).

Schwierig zu erklären wäre ein gänzlicher Ausfall dieser ersten Periode, wie er in Tümpel II im Jahre 1878 stattzufinden schien. Die Beobachtung ist übrigens nicht beweisend, die Sexualperiode kann sehr wohl im April oder Mai abgelaufen sein, wenn vielleicht auch schwächer als sonst, ohne dass mir ihre Spuren (die schwimmenden Ehippien) am 14. Juni noch zu Gesicht kamen. Im Frühjahr 1879 traf ich eine *Pulex*-Colonie schon Ende März in geschlechtlicher Fortpflanzung.

Die zweite Sexualperiode findet sich in meinen Beobachtungen nur lückenhaft angegeben, da ich in der betreffenden Zeit stets von Freiburg abwesend war. Doch ist sie ja seit lange bekannt und für die einzige regelmässig eintretende gehalten worden; man weiss, dass sie »gegen den Herbst hin« zu fallen pflegt, also wohl meist in die

1) Siehe den Abschnitt über Entwicklung der Dauereier.

Monate August bis October. Ich habe sie hier in Freiburg auch noch Ende October und Anfang November beobachtet (1878). Dass auch hier Schwankungen vorkommen, erklärt sich schon genügend aus den Schwankungen der ersten Sexualperiode, zu welchen natürlich Schwankungen in der Entwicklungsschnelligkeit des zweiten Generationscyclus hinzukommen können. In Tümpel I trat dieselbe 1878 schon Ende Juli ein und bereits am 6. August schwammen wieder eine Menge von neuen Dauereiern auf dem Wasser. Da indessen in diesem Jahre schon am 25. Mai die erste Sexualperiode Unmassen von Wintereiern hervorgebracht, wahrscheinlich also schon Anfang Mai begonnen hatte, so stimmt dies ganz gut zusammen.

Dass unter Umständen noch ein dritter Generationscyclus beginnen und es bis zu einer dritten Geschlechtsperiode bringen könnte, ist sehr wahrscheinlich, wenn auch bisher noch nicht beobachtet.

Noch mehrere Erscheinungen aber verlangen eine Erklärung.

So muss es auffallen, dass die Sexualperiode des zweiten Cyclus sich zuweilen ungemein lang hinauszieht, freilich aber auch lange nicht so intensiv auftritt als sonst. So 1876 in Tümpel I. Damals fiel die volle 2. Sexualperiode wahrscheinlich in den September (nicht beobachtet), denn am 15. October trugen zwar die meisten Weibchen Sommereier, aber es waren noch viele Männchen vorhanden und auch noch einzelne Weibchen mit Dauereiern. Der Anfang des Winters war ungemein mild und durch den ganzen November und December, ja bis zum 20. Januar vermehrten sich die Thiere durch Parthenogenese lebhaft und während dieser ganzen Zeit fanden sich daneben stets auch einzelne Geschlechtsthier!

Man würde Letzteres durch die Annahme erklären können, dass einzelne der Dauereier (vom Herbst) sich durch die andauernde und abnorme Wärme des Wassers noch in demselben Herbst entwickelt hätten und dass deren Nachkommen vierter und fünfter Generation die vereinzelt Geschlechtsthier geliefert hätten.

Ein Ueberwintern einzelner Daphnoiden ist bei uns gar nichts Seltenes. Wiederholt fand ich im ersten Frühjahr, unmittelbar nach oder sogar noch während dem Aufthauen des Eises einzelne grosse Weibchen von *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus* und andern. Am 22. März 1875 fand ich nach einer Nachtkälte von  $-10^{\circ}$  C. in einem etwa 5' tiefen Tümpel zahlreiche Weibchen von *D. pulex* von enormer Grösse, alle mit Sommereiern, offenbar überwinterte oder doch im Winter selbst geborene Thiere.

Wenn man erwägt, dass alle Geschlechtsweibchen später wieder zur Parthenogenese schreiten, dass die Zweigeschlechtlichkeit der Colo-

nie sich regelmässig wieder verliert und Eingeschlechtlichkeit eintritt, so drängt sich die Frage auf: Wozu dies, wenn nicht später im Verlauf dieser Jungferngenerationen noch einmal geschlechtliche Fortpflanzung und Dauereibildung eintritt? Geschieht dies nicht, so sind alle diese Jungferngenerationen für die Art verloren, denn sie sterben aus.

Es deutet also diese einfache Reflexion darauf hin, dass im Verlauf der Jungferngenerationen ein und derselben Colonieperiode unter Umständen noch eine zweite Sexualperiode eintreten kann und in der That sprechen die beiden einzigen Versuche, welche in dieser Richtung angestellt wurden, für diese Annahme. Ich theile sie hier in Kürze mit.

#### Versuch 48. *Daphnia pulex*.

Von einer am 30. October 1878 in voller Sexualperiode getroffenen Pulexcolonie wurden mehrere Hundert Individuen in einem Aquarium weitergezüchtet. Schon am 7. November waren alle Weibchen zur Parthenogenese übergegangen und pflanzten sich zuerst noch lebhaft, später langsamer fort.

10. December. Von ihren Nachkommen wurden etwa 100 Weibchen zur Weiterzucht ausgewählt; Männchen waren keine mehr vorhanden. Bei spärlichem Futter starben die meisten allmähig aus und am
27. Januar 1879: fanden sich nur noch 3 trüchtige Weibchen, welche sich bei reichlicherem Futter bald vermehrten; am
18. März: wurden 10 ältere und trüchtige Weibchen in ein anderes, grosses Aquarium gebracht, welches nur Pflanzen und reichliches Futter (gekochtes) enthielt. Schon am
2. April: hatte sich die kleine Colonie bedeutend vermehrt und am
6. April: fand sich unter den etwa 200 Individuen der Colonie 1 schönes, grosses völlig geschlechtsreifes Männchen und 6—8 Weibchen mit Ehippien.
27. April: Etwa ein Dutzend Weibchen mit Ehippien; 6 untersuchte zeigten im Ehippium je 2 kuglige Eier, ein Beweis, dass sie befruchtet waren.

#### Versuch 49. *Daphnia pulex*.

Im Winter 1878 auf 1879 war eine kleine Colonie von Pulex im Auge behalten worden, welche sich in einer Regentonne angesiedelt hatte. Trotz bedeutender Kälte ( $-10^{\circ}$  C.) und trotz dem Gefrieren eines

grossen Theils des Wassers hatten sich einzelne Jungfernweibchen den ganzen Winter über gehalten und waren allmähig zu ungewöhnlicher Grösse herangewachsen. Von diesen wurden 40 Individuen am 11. März in einem Aquarium isolirt und vermehrten sich bis zum 6. April auf mehrere Hundert. Unter diesen befanden sich etwa 4 Dutzend Weibchen mit Ehippien. Am 20. April konnte keines mehr mit Ehippium entdeckt werden, am 27. aber und am 30. April wieder etwa 12.

Aus beiden Versuchen geht nicht nur hervor, dass eine zweite Geschlechtsperiode — wenn auch nur eine schwache — eintreten kann, sondern es kann auch daraus, dass dieselbe bei zwei verschiedenen Colonien gleichzeitig eintrat, geschlossen werden, dass die Neigung zur Hervorbringung von Geschlechtsthieren auch hier wieder an bestimmte Generationen oder Bruten gebunden sein möchte.

Die theoretische Erklärung oder Verwerthung dieser Thatsachen soll später versucht werden. Hier will ich nur noch darauf hinweisen, dass im Monat April desselben Jahres keine meiner im Freien angelegten Pulextümpel Dauereier hervorbrachten; in beiden war die Colonie im Winter ausgestorben gewesen und in Tümpel II trat die Geschlechtsperiode erst im Juni ein.

Uebrigens sind meine Untersuchungen gerade über diesen Punkt bei Weitem nicht ausreichend und meine Nachfolger in der Erforschung der Daphnoidenfortpflanzung werden gerade hier einzusetzen haben.

Sollte es sich dabei herausstellen, dass bei langer Dauer einer Colonieperiode regelmässig in bestimmten späten Generationen abermals Geschlechtsthier auftreten, so würden die Schwankungen im Auftreten der ersten Sexualperiode des Jahres sich noch leichter erklären. Wenn z. B. in dem kühlen Frühjahr 1879 dennoch eine Colonie schon Ende März in Sexualperiode sich befand, so könnte dies als zweite Geschlechtsperiode einer überwinterten Partie der vorjährigen Colonie seine Erklärung finden.

#### 4. *Daphnia longispina* O. F. Müller.

Sehr ähnlich wie bei *Daphnia pulex* verhält sich die Fortpflanzung der nahe verwandten und ähnlich lebenden *Daphnia longispina*. Es wurden zwar keine Versuche mit derselben angestellt, wohl aber einige Colonien derselben im Freien mehrere Jahre hindurch im Auge behalten. Ich fasse die einzelnen Beobachtungen kurz dahin zusammen, dass ich wiederholt 2 Sexualperioden im Jahr beobachtet habe und zwar sowohl in demselben künstlichen Tümpel Nr. I in Freiburg, in

welchem auch *D. pulex* lebte, als auch in mehreren Sümpfen und Weihern in der Umgebung von Lindau.

So beobachtete ich gegen Ende October und bis zum 12. November 1875 eine zweite Sexualperiode im sog. »Büchelweiher« bei Lindau; dann wiederum die erste des folgenden Jahres am 9. Juni 1876 und den Beginn der 2. am 11. October 1876. Die erste Geschlechtsperiode beobachtete ich ausserdem noch in Altwassern des Rheins bei Breisach am 20. Juni 1879.

### 5. *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller.

Auch diese Art ist bekanntlich nicht blos Bewohnerin eigentlicher Sümpfe, sondern kommt auch in flachen, sumpftartigen Lachen vor. Sie verhält sich ganz wie *Daphnia pulex* und *longispina*, d. h. sie hat in Sümpfen, welche nicht austrocknen, regelmässig zwei Sexualperioden, von denen die eine in den Vorsommer oder Sommer fällt, die andere in den Herbst, wie man aus folgenden Daten entnehmen kann:

Im Büchelweiher bei Lindau fanden sich

- 9. Juni 1876: zahlreiche Männchen, sowie Weibchen mit Dauereiern, daneben auch Weibchen in Jungfernzeugung,
- 11. August: schien die Art zu fehlen, doch fanden sich am
- 15. August: 3 Weibchen mit Embryonen.
- 18. September: Eine grössere Zahl von Jungfernweibchen.
- 12. November: Massen von Männchen und Geschlechtsweibchen.

Die erste Sexualperiode wurde ferner in Sümpfen der Rheinebene bei Freiburg beobachtet (an der nächstverwandten *Ceriodaphnia reticulata* Jurine) und zwar war sie am 10. Mai 1879 eben erst im Beginn, die Mehrzahl der Thiere waren Jungfernweibchen, aber bereits zahlreiche Männchen daneben, einzelne Weibchen mit Ehippien, ja selbst einzelne abgelegte Ehippien. Im Laufe des Mai nahm die Zahl der Geschlechtsweibchen bedeutend zu.

Die erste Sexualperiode wurde auch in dem künstlichen Tümpel Nr. I beobachtet und zwar fanden sich

- 28. Juni 1876: Zahlreiche Jungfernweibchen.
- 1. Juli: Zahlreiche Jungfernweibchen, aber auch einzelne Weibchen mit Ehippien.
- 31. Juli: Fast alle Weibchen in Dauereibildung, nur ganz einzelne mit Brut.

August und September fehlen Beobachtungen.

- 14. November: Männchen und Geschlechtsweibchen, in geringer Zahl.

Die zweite Sexualperiode scheint bei dieser Art meist sehr spät aufzutreten. So fand ich in dem kleinen Deegersee bei Lindau am

3. October 1875: Massen von Jungfernweibchen und nur einzelne Thiere mit Dauereiern.
2. November: Massen von Weibchen, alle mit Wintereibildung.
7. September 1877: Mässige Zahl von Jungfernweibchen.
21. October: Volle Sexualperiode; Massen von Geschlechtsweibchen und Männchen.
4. November: In der Nähe des Ufers war die Oberfläche des Sees von kleinen und grösseren schwimmenden Inseln bedeckt, die aus nichts Anderem, als aus den Wintereiern von *C. quadrangula* bestanden; daneben auch noch lebende Thiere beiderlei Geschlechts.

#### 6. *Scapholeberis mucronata* O. F. Müller.

Die Wohnorte dieser Art sind ebenfalls wechselnd, theils kleine Wasserlöcher von einigen Fuss Tiefe, theils eigentliche Sümpfe; in einzelnen Exemplaren traf ich sie auch im Bodensee. Auch sie scheint in der Regel zwei Generationscyclen zu durchlaufen; beide Sexualperioden beobachtete ich:

1) in einer Hanfretze bei Freiburg am 21. Juni 1875 und am 29. October 1878,

2) im Büchelweiher bei Lindau am 9. Juni 1875 und am 11. August 1876. Ausserdem constatirte ich die erste Sexualperiode am 4. Juli 1878 in Tümpel I in Freiburg, die zweite in einem Grabentümpel in Lindau am 12. September 1874, im Deegersee bei Lindau am 2. November 1875.

#### 7. *Simocephalus vetulus* O. F. Müller.

Diese Art, wie auch die nächstverwandte *S. serrulatus* Koch schliessen sich in Bezug auf den Wohnort am nächsten an *Daphnia longispina* an. Beide lieben Sümpfe mit klarem Wasser und reichem Pflanzenwuchs; weder in ganz kleinen und schmutzigen Tümpeln, noch in offenen Seen scheinen sie zu gedeihen.

Dem entsprechend findet sich auch hier eine zweimalige Sexualperiode. Die zweite ist längst bekannt und fällt in die Herbstmonate, die erste habe ich erst kürzlich constatiren können und zwar in einem kleinen Sumpf der Rheinebene bei Freiburg, sowie in Altwässern des Rheins bei Breisach. Am 6. Mai 1879 bestand die erstere der beiden Colonien aus Massen von Jungfernweibchen und Geschlechtsthieren, Weibchen und Männchen, die letzteren aber meist noch unreif. Mit dem Heran-

wachsen der Männchen nahm auch die Zahl der Geschlechtsweibchen zu (im Laufe des Mai). Die Breisacher Colonie von *Simocephalus* trat auch im Mai in Geschlechtsperiode, aber etwa 14 Tage später, als die der Rheinebene, was wohl in der grösseren Tiefe des Wassers, in der starken Beschattung durch Bäume seinen Grund haben mag, vielleicht auch in dem unterirdischen Zusammenhang des betreffenden Altwassers (altes Flussbett) mit dem im Mai noch sehr kühlen Rhein.

Bei dieser Art vermag ich wieder genauer die Generationszahl anzugeben, bei welcher zuerst Geschlechtsthiere auftreten. Herr Dr. J. VAN REES<sup>1)</sup>, der im hiesigen zoologischen Institut Versuche über Eibildung der Daphnoiden anstellte, fand dabei als Nebenresultat, dass schon in der zweiten Generation von *Simocephalus vetulus* zahlreiche Männchen auftreten sowie einzelne Weibchen, welche Dauereier hervorbringen.

#### 8. *Polyphemus pediculus* de Geer.

Diese Art steht wie so manche andere auf der Grenze zwischen Sumpf- und Seebewohnern, sie bedarf klares Wasser und mit Schilf oder Binsen bewachsene Ufer. Sie fehlt im Bodensee, wenigstens an dem Ufer auf- und abwärts von Lindau<sup>2)</sup>, kommt aber in kleineren Seen mit besser geschütztem Ufer in Menge vor, wie z. B. im Alpsee nach Leydig und in dem kleinen Deegersee bei Lindau; sie gedeiht aber auch vortrefflich in ganz kleinen Wasserbehältern. Ich habe sie im Herbst 1875 von Lindau aus in meinen Freiburger Tümpel Nr. I verpflanzt und sie hat sich dort bis jetzt gehalten.

*Polyphemus* hat in Süddeutschland — wie es scheint — meistens zwei Sexualperioden im Jahre und verschwindet dazwischen häufig vollständig; die erste tritt im Juni ein, die zweite Ende October und Anfang November. Ich lasse hier die Beobachtungen folgen, die sich auf vier verschiedene Oertlichkeiten beziehen, zwar für keine derselben vollständig sind, aber doch so häufig und sorgfältig angestellt wurden, dass besonders über den Punkt des gänzlichen Fehlens der Art zu gewisser Zeit an genau denselben Stellen, an welchen sie vorher sehr häufig gewesen war, kein Zweifel bleiben kann. Ob dies Verschwinden auf innern Gründen (Erlöschen der Fähigkeit zur Parthenogenese), oder auf äussern (Vertilgung durch überhandnehmende Feinde oder andere Schädlichkeiten) hervorgerufen wird, soll später besprochen werden.

1) Siehe den Nachtrag.

2) In dem von Stürmen verschonten Untersee wird sie wahrscheinlich vorkommen.

## Beobachtungen von Polyphemuscolonien.

### 1. Deegersee bei Lindau.

1875. 2. November: Sehr zahlreiche Colonie in voller geschlechtlicher Fortpflanzung, Massen von Männchen und Weibchen mit Dauereiern, aber auch noch einzelne mit Brut.
7. November: Ebenso.
1876. 6. Juni: Zahlreiche Jungfernweibchen mit Brut, keine Geschlechtsthier.
1877. 23. Mai: Noch kein Polyphemus.  
Juni — August fehlen Beobachtungen.
7. September: Kein Polyphemus.
11. October: Kein Polyphemus.
21. October: Wenige Jungfernweibchen und Geschlechtsweibchen mit Wintereiern; Männchen müssen vorhanden gewesen sein, da die Eier befruchtet waren, sie wurden aber nicht aufgefunden.
4. November: Trotz anhaltenden Fischens konnte nur 1 Polyphemusweibchen aufgefunden werden; die Colonie war also jedenfalls sehr wenig zahlreich.

### 2. Büchelweiher bei Lindau.

1876. 9. Juni: Sehr zahlreiche Colonie in voller geschlechtlicher Fortpflanzung, etwa doppelt so viel Weibchen in Dauereibildung, als mit Brut.
2. Juli: Wenige Individuen, alles kleine (d. h. junge) Weibchen, einige davon mit Sommereiern, die meisten ohne solche.
11. August: Kein einziges Individuum aufgetrieben.
15. August: Ebenso.
18. September: Ebenso.
27. September: Ebenso.
13. October: Einige Jungfernweibchen.  
November fehlen Beobachtungen.
1877. 21. Mai: Colonie sehr zahlreich; Massen von Jungfernweibchen, keine Männchen, noch Geschlechtsweibchen frei schwimmend angetroffen, wohl aber einige reife Embryonen als Männchen erkannt! Also die Sexualperiode nahe bevorstehend.  
Juni fehlen Beobachtungen.
24. August: Trotz sorgfältigem Suchen konnte kein Polyphemus gefunden werden; die Colonie war vollständig ausgestorben.

4. October: Kein Polyphemus.  
 21. October: Ebenso.  
 November fehlen Beobachtungen.  
 1878. 15. August: Kein Polyphemus.  
 22. August: Ebenso.  
 16. September: Ebenso.  
 3. October: Einige Jungfernweibchen.  
 November fehlen Beobachtungen.

### 3. Freiburger Tümpel Nr. I.

1876. 12. Juni: Die aus Lindau hierher verpflanzte Colonie befindet sich in voller geschlechtlicher Fortpflanzung, jedoch auch einige wenige Jungfernweibchen.  
 28. Juni: Massen von Jungfernweibchen, nur einzelne Geschlechtsweibchen.  
 17. Juli: Ebenso.  
 31. Juli: Ebenso.  
 2. August: Nur Jungfernweibchen in Menge.  
 September fehlen Beobachtungen.  
 15. October: Zahlreiche Jungfernweibchen, aber auch einzelne Männchen und Geschlechtsweibchen.  
 17. October: Etwa gleichviel Jungfern- und Geschlechtsweibchen.  
 26. October: Einige Weibchen mit Dauereiern constatirt.  
 7. November: Ebenso.  
 14. November: Die Colonie ist ausgestorben, nachdem am 10. und 11. November starke Kälte ( $-10^{\circ}$  C.) eingetreten und der Tümpel mit einer 2" dicken Eiskruste bedeckt worden war.

1877. In diesem Jahre wurde trotz häufiger Nachforschung kein Polyphemus in Tümpel I gefunden. Offenbar fehlte es zum Gedeihen der Art an diesem künstlichen Standort an hinreichend offenem Wasser, da — wie oben erwähnt — im Sommer dieses Jahres die *Elodea canadensis* das ganze Bassin überwuchert und ausgefüllt hatte. Der Tümpel wurde deshalb abgelassen und vollständig von Pflanzen und Erde ausgeräumt und gereinigt. Trotzdem nun die Gegend unmittelbar um Freiburg den Polyphemus nicht beherbergt, überhaupt jede Möglichkeit einer unbemerkten Einschleppung desselben ausgeschlossen ist, stellte derselbe sich doch im folgenden Jahre in dem Tümpel wieder ein, wohl ein schlagender Beweis für die ungeweine Zähigkeit, mit welcher eine Daphneidenart durch ihre Dauereier das einmal eroberte Terrain behauptet. Es müssen in diesem Falle einzelne Dauereier von 1876 her an

den Wänden des Tümpels haften geblieben sein. Es fanden sich im Jahre 1878:

25. Mai: Massen von Jungfernweibchen.

5. Juni: Ebenso.

11. Juni: Ebenso.

27. Juni: Ebenso.

4. Juli: Ebenso.

24. Juli: Neben den immer noch sehr zahlreichen Jungfernweibchen finden sich auch Männchen und einige Weibchen in Dauereibildung, also Beginn der Sexualperiode.

31. Juli: Sehr zahlreich, aber immer noch überwiegen die Jungfernweibchen sehr bedeutend.

August fehlen Beobachtungen.

23. September: Kein Polyphemus gefunden.

7. October: Kein Polyphemus gefunden.

3. November: Ebenso, dagegen war eine ungeheure Anzahl von *Diaptomus gracilis* vorhanden, auch ziemlich zahlreich *Daphnella brachyura*.

21. December: Zehn Polyphemusweibchen mit Brut.

#### 4. Altwasser des Rheins bei Breisach.

Diese Colonie fand ich erst im Frühjahr 1879 auf, nachdem ich bis dahin geglaubt hatte, dass *Polyphemus* auch in der weiteren Umgebung von Freiburg gänzlich fehle. Sie bewohnte eines der vielen sogenannten »Altwasser«, welche im ehemaligen Rheinbett an vielen Stellen noch vorkommen, zum Theil bis zu 45' und mehr Tiefe haben und mit vollkommen klarem grünblauem Wasser (durch Kies und Sand filtrirtem Rheinwasser) gefüllt sind. Am 27. Mai lebte eine sehr grosse Zahl von Jungfernweibchen in einem dieser Sümpfe, Männchen und Geschlechtsweibchen fehlten dagegen vollständig. Am 4. Juni enthielt dieselbe Colonie neben zahlreichen Jungfernweibchen eine grosse Anzahl Geschlechtsweibchen und zwar ganz junge mit nur 4 Dauerei im Brutsack, und grössere mit deren zweien, keine dagegen mit 3 oder mehr Eiern. Männchen waren zahlreich vorhanden, reif, aber noch klein.

Die letzteren Thatsachen lassen den nicht uninteressanten Schluss zu, dass bei *Polyphemus* eine vollständige Trennung der Jungfern- und Geschlechtsweibchen vorliegt. Dass winzige Thiere, die ohne allen Zweifel zum ersten Mal trächtig sind, schon 4 Winterei hervorbringen, beweist, dass der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht etwa parthenogenetische vorhergeht. Hält man nun damit meine

frühere Angabe<sup>1)</sup> zusammen, nach welcher die grossen Geschlechtsweibchen meistens vier Dauereier zugleich im Brutraum tragen, einige aber auch sechs und sieben, so folgt weiter, dass die Geschlechtsweibchen auch in höherem Alter nicht zur parthenogenetischen Fortpflanzung übergehen.

Die Breisacher Colonie wurde Ende Mai in einen kleinen Sumpf bei Freiburg übergesiedelt und gedieh dort ganz gut. Am 15. Juli bestand sie nur aus Jungfernweibchen, die Geschlechtssthiere waren vollständig verschwunden.

Aus diesen Daten geht hervor, dass gegen Ende Mai die im Winter ausgestorbenen Colonien sich neu gebildet haben, aber nur aus Jungfernweibchen bestehen. Die Erfahrungen über den Beginn des zweiten Cyclus lassen annehmen, dass das Verlassen der Wintereier etwa auf Mitte oder Ende April fallen wird. Ende Mai und Anfang Juni beginnt dann die Geschlechtsperiode, es können somit nicht viele rein parthenogenetische Generationen vorhergegangen sein, wohl höchstens deren drei. Die Geschlechtsperiode dauert sodann einen vollen Monat und im folgenden Monat (Juli) stirbt entweder die ganze Colonie aus oder sie kehrt zur Parthenogenese zurück; Letzteres wurde in Tümpel Nr. I sowie in der Breisacher Colonie constatirt, während das räthselhafte Verschwinden der ganzen Colonie an verschiedenen natürlichen Standorten der Art in verschiedenen Jahren beobachtet wurde. Um diese Thatsache ganz sicher zu stellen, habe ich auch die negativen Beobachtungen mehrerer Jahre oben aufgeführt. Im Deegersee, wie im Büchelweiher bei Lindau fehlte die Art in drei aufeinander folgenden Jahren vollständig in den Monaten August und September, während sie in jedem dieser Jahre vorher oder nachher constatirt wurde.

An diesen Orten beginnt aber meist ein zweiter Cyclus Ende September oder Anfang October. Auch hier folgen sich wieder einige wenige (2 oder 3) rein parthenogenetische Generationen und dann tritt (Ende October) die Geschlechtsperiode ein und hält an, bis der erste Frost die Colonie vernichtet.

### 9. *Daphnella brachyura* Liévin.

Diese schöne, glashelle Sidine lebt nur in klarem Wasser und zwar sowohl in Sümpfen, als in Seen. Sie kommt in grossen Schaaren in den Sümpfen der Bodenseegegend vor, lebt aber auch in erstaunlichen Massen im Bodensee selbst. Auch in ganz kleinen Wassermengen kann

1) Siehe: Diese »Beiträge«. Abhandlung II. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. p. 130.

sie gedeihen, wenn sie nur einige Fuss Tiefe und klares, pflanzenfreies Wasser zur Verfügung hat; in dem Freiburger Tümpel Nr. I gelang es leicht, sie heimisch zu machen.

Ich war lange Zeit der Meinung, dass diese Art im See monocyclisch, in den Sümpfen aber regelmässig polycyclisch auftrete und zwar deshalb, weil ich sie in den Sümpfen schon mitten im Sommer in geschlechtlicher Fortpflanzung antraf, im See aber erst im Herbst. Die Sache verhält sich aber doch etwas anders, insofern eine zweite Sexualperiode in den Sümpfen nicht immer eintritt, sondern die Colonie schon im Sommer aussterben kann, ohne im Herbst noch einmal aufzuleben.

Daphnella steht sonach mit Polyphemus an der Grenze zwischen rein polycyclischen und rein monocyclischen Arten.

Ich gebe zuerst die Beobachtungen und lasse dann die Zusammenfassung derselben folgen.

### Beobachtete Colonien von *Daphnella brachyura*.

#### A. Im Bodensee:

1874. 29. September: Zahllose Thiere beiderlei Geschlechts, die Weibchen theils mit Brut, theils mit Wintereiern.
1875. 31. August: Zahlreiche Jungfernweibchen mit Brut.
14. September: neben zahlreichen Jungfernweibchen, auch viele Männchen.
25. September: Massen von Männchen und Weibchen, Letztere zum grössten Theil in Wintereibildung.
1876. 4. Juni: Keine *Daphnella*.
30. Juni: Keine.
7. August: Keine.
27. August: Einige Jungfernweibchen mit Sommereiern.
3. September: Viele Weibchen mit Brut.
26. September: Massen von Individuen beiderlei Geschlechts, die Weibchen fast alle in Wintereibildung.
30. September: Einige Weibchen mit Brut neben solchen mit Wintereiern.
9. October: Beide Geschlechter; die meisten Weibchen in Wintereibildung, etwa halb so viele mit Brut oder Sommereiern im Ovarium.
1878. 14. October: Zahlreiche Thiere beiderlei Geschlechts.

## B. Im Büchelweiher bei Lindau:

1876. 9. Juni: Keine Daphnella gefunden, was indessen nicht beweist, dass nicht doch einzelne vorhanden waren, da mir ihr Vorkommen an diesem Standort damals noch unbekannt war.
1. Juli: Massen von Männchen und Weibchen, von Letzteren die meisten noch mit Brut, die geringere Zahl mit Wintereiern.
11. August: Keine Daphnella gefunden, trotz genauem Durchsuchen.
15. August: Ebenso.
18. September: Ebenso.
27. September: Ebenso.
13. October: Ebenso.
- November fehlen Beobachtungen.

## C. In Tümpel No. I (Freiburg):

Die Art wurde im Anfang Juli 1876 in einigen Hundert Individuen aus dem Büchelweiher bei Lindau nach Freiburg übergesiedelt, damals in voller Sexualperiode.

1876. 31. Juli: Ziemlich viele Individuen.
24. October: Ziemlich viele Männchen und Weibchen, die meisten mit Brut, viele aber auch mit Wintereiern.
24. November: Leichte Eisdecke! Darunter keine Daphnellen mehr.
1877. 11. Juni: Einzelne Jungfernweibchen.
28. Juli: Nur Jungfernweibchen. Unterbrechung der Beobachtungen durch Ausfüllung des Sumpfes mit *Elodea canadensis* und gänzlichliches Trockenlegen und Ausräumen desselben.
1878. 25. Mai: Keine Daphnella gefunden.
10. Juli: Ebenso.
25. Juli: Einzelne Jungfernweibchen mit Brut.
31. Juli: Ebenso.
- August und September fehlen Beobachtungen.
4. November: Ziemlich viele Männchen und Weibchen, Letztere theils mit Brut, theils mit Wintereiern.
11. November: Nach einigen gelinden Nachtfrösten mit dünner Eisdecke sind die Daphnellen vollständig verschwunden, während andere Kruster, so *Diaptomus gracilis* noch in grosser Menge vorhanden sind.

Nach diesen Daten wird man sich folgendes Lebensbild dieser Art entwerfen können:

Im Bodensee tritt *Daphnella* stets nur monocyclisch auf. Sie erscheint hier sehr spät, da sie noch am 4. Juni 1876 trotz aufmerksamen Suchens nicht zu finden war. Auch im Juli und bis Ende August tritt sie nur vereinzelt auf und nur in Jungfernweibchen; erst im September wächst ihre Zahl und gegen Ende September ist der See ganz erfüllt von ihnen. Dann beginnt zugleich die Sexualperiode, Männchen treten auf und Ende September besteht die überwiegende Mehrzahl der Weibchen aus Geschlechtsweibchen. Noch Mitte October trifft man sie in Menge und zwar beide Geschlechter.

In den Sümpfen tritt die Art bald in zwei, bald nur in einem Generationscyclus auf, im Ganzen sehr capriciös.

Zwei Sexualperioden wurden nur in einem Fall constatirt, nämlich bei der 1876 aus Lindau nach Freiburg übergesiedelten Colonie. Diese befand sich am 4 Juli im Lindauer Büchelweiher in voller Sexualperiode und trat nach der Uebersiedelung Ende October desselben Jahres in eine zweite, schwächere Sexualperiode ein. Es bleibt zweifelhaft, ob auch in Lindau eine solche zweite noch nachfolgte, da die Beobachtungen nur bis zum 13. October reichen; doch ist es nicht wahrscheinlich, weil um diese Zeit die Art noch ganz fehlte.

Sehr auffallend ist das spurlose Verschwinden einer Colonie mitten im Sommer und ohne erkennbare äussere Ursache, wie dies eben in jenem Sommer im Büchelweiher beobachtet wurde. Ich werde später darauf zurückkommen.

Im Allgemeinen beruht der Unterschied in der Fortpflanzungsweise von *Daphnella* an beiderlei Localitäten darauf, dass in den Sümpfen der Cyclus früher im Jahre beginnt.

Wenn die Vermuthung gestattet ist, dass die Dauereier von *Daphnella* einer etwas höheren Wassertemperatur bedürfen zur Entwicklung des Embryo, als die Eier der meisten andern Daphnoiden, so lässt sich sowohl dieser Unterschied, als auch die Thatsache verstehen, dass im See immer nur ein Cyclus, in den Sümpfen aber gelegentlich deren zwei vorkommen.

Die Dauereier von *Daphnella* sind nicht in Ehippien eingeschlossen, sondern frei; sie sinken stets zu Boden und kleben mit einem sehr dünnen Schleimüberzug an Steinen etc. fest. Wenn sie nun erst bei einer bestimmten, etwas höheren Temperatur (vielleicht 10—12° C.?) zum Ausschlüpfen gelangen, so werden sie in dem tieferen Bodensee viel später im Frühjahr zum Leben erwachen, als in einem flachen, von der Sonne rasch durchwärmten Sumpfe. Der Genfersee besitzt an der Oberfläche im April eine Temperatur von durchschnittlich 8,7° C., erst An-

fang Mai steigt die Wärme auf  $40^{\circ}$ , in einer Tiefe von 80' aber tritt die Temperatur von  $40^{\circ}$  C. erst Mitte Juli ein (im Thunersee)<sup>1)</sup>.

Da wir nun nach den Erfahrungen an *Daphnia pulex* und *Moina* annehmen müssen, dass die Sexualperiode an bestimmte Generationen und Bruten gebunden ist, so muss also dem entsprechend auch die Sexualperiode später eintreten. Die Dauereier, welche aus derselben hervorgehen, können sich nicht mehr in demselben Jahr entwickeln, weil zur Zeit, von welcher an sie entwicklungsfähig sein würden, die Temperatur des Wassers, in dem sie liegen, wieder zu niedrig ist.

Umgekehrt beginnt in Folge rascherer Erwärmung des Wassers im Sumpfe der *Cyclus* schon so frühe (Mai oder Anfang Juni), dass die erste Bildung von Dauereiern schon in den Beginn des Juli fallen kann. Nach Ablauf der Latenzperiode, deren Dauer wir freilich nicht kennen, werden dann diese Eier, etwa noch im August unter günstigen Witterungsverhältnissen zum Ausschlüpfen gelangen und somit einen zweiten *Cyclus* von Generationen einleiten können, dessen Geschlechtsperiode dann in den October und Anfang November fallen wird.

Auf diese Weise erklärt es sich aus dem Wechsel der Witterungsverhältnisse in verschiedenen Jahren auch leicht, warum der zweite *Cyclus* nicht regelmässig eintritt.

Ob die zur Erklärung dieser Erscheinungen zu Hülfe genommene Hypothese richtig ist, muss der Versuch entscheiden; dass sie im Allgemeinen nichts Unwahrscheinliches enthält, geht aus den Versuchen über die Entwicklungsbedingungen der Dauereier anderer Arten hervor, welche später mitgeteilt werden sollen.

## B. Monocyclische Arten.

### c. See- und Teichbewohner.

Ich rechne hierher diejenigen Arten, welche in ganz kleinen Gewässern nicht fortkommen, vielmehr zu ihrem Gedeihen mindestens einige Fuss Wassertiefe und einen grösseren Wasserspiegel nöthig haben; die meisten von ihnen sind sog. »pelagische« Arten, angewiesen auf stetes Schwimmen im freien Wasser, andere sind aber auch Uferformen und diese schliessen sich zunächst an die vorher betrachteten Arten an. Alle sind monocyclisch und bei Allen fällt die Geschlechtsperiode in das Ende der warmen Jahreszeit.

<sup>1)</sup> Obige Angaben verdanke ich meinem Freunde Professor F. A. FOREL, der die Güte hatte, mir sein reichhaltiges Material über die Temperatur der Seen — theils neu, theils älteren Arbeiten entnommen — zur Benutzung mitzutheilen.

10. *Sida crystallina* O. F. Müller.

Diese Art ist überall, wo ich sie verfolgt habe, monocyclisch und überall fällt ihre Sexualperiode in den Spätherbst. Da sie schon mit dem Juni erscheint, so müssen sich ziemlich viele rein parthenogenetische Generationen folgen, ehe die Geschlechtsgenerationen erzeugt werden.

Im Bodensee bevölkert *Sida* die Uferzone, wo sie des Tags auf Steinen und an Pfählen, auch an der Unterseite schwimmender Blätter sitzt, des Nachts aber vielfach umherschwimmt. Die eingeschlechtliche Vermehrung hält bis in den October an. Am 10. October wurden zuerst Männchen beobachtet, denen Weibchen in Wintereibildung bald nachfolgten und bis Ende October aushielten.

Im Büchelweiher bei Lindau ist *Sida* ungemein häufig, wie überhaupt in allen Sümpfen, Teichen und Seen der dortigen Gegend. Sie muss etwa Mitte Mai aus dem Winterei ausschlüpfen, da ich sie am 23. Mai noch ganz jung auffand. Im Juni, Juli und August vermehrt sie sich langsam und wird erst gegen Ende September sehr häufig. Geschlechtsthiere wurden zuerst am 4. October constatirt, aber noch in sehr geringer Anzahl; am 13. October fanden sich schon zahlreicher Weibchen mit Wintereiern und am 31. October war die geschlechtliche Fortpflanzung in vollem Gange.

Im Deegersee bei Lindau verläuft der Generationencyclus ganz ähnlich, doch zeigen sich Schwankungen hier, wie auch im Büchelweiher in Bezug auf die raschere oder langsamere Vermehrung der Individuenzahl. So fand ich im Jahre 1876 im Deegersee schon am 6. Juni Massen von *Sida*, junge wie alte Weibchen alle in Jungfernzeugung, am 12. August 1876 waren sie auch massenhaft vorhanden, aber auffallenderweise nur junge Weibchen, meist noch ohne Brut. So blieb es bis zum 31. August, wo ebenfalls in einer Unmasse von Thieren keines über 1,5 mm Länge gefunden wurde! Weist diese Beobachtung auf die Abhängigkeit von Feinden (hier unzweifelhaft von Fischen) hin, so spricht das Verhalten von *Sida* im Jahre 1878 für den hemmenden Einfluss der meteorologischen Verhältnisse. In diesem bekanntlich in Süddeutschland kühlen und ungewöhnlich regnerischen Sommer trat die *Sida* im Deegersee auffallend spärlich auf. Während in andern Sommern ein einziger Netzzug Hunderte von Individuen brachte, bedurfte es jetzt langen Fischens um nur ein Dutzend zusammen zu bringen.

Anfang October treten zuerst die Männchen auf und am 2. November 1875 fand ich sie zu Tausenden in geschlechtlicher Fortpflanzung, alle Weibchen mit Wintereiern.

Im Titisee des Schwarzwaldes beginnt — wie ich schon früher

angegeben habe — die Sexualperiode etwas früher, da bereits am 17. October fast alle Weibchen sich in Wintereibildung befanden, während um dieselbe Zeit in der Lindauer Gegend die meisten Weibchen sich noch parthenogenetisch fortpflanzten.

#### 11. *Latona setifera* O. F. Müller.

Die Art lebt in der Uferzone des Bodensees, aber weit weniger zahlreich als *Sida*. Im Juni und Juli wird sie sicherlich schon vorhanden sein, ist aber noch so selten, dass ich sie nicht habe finden können. Am 10. August wurden zuerst mehrere Weibchen mit Brut gefangen, am 31. August (1875) zahlreiche junge und alte Jungfernweibchen (126 Individuen als solche constatirt); am 29. September (1874) traten junge Männchen auf, die bald sehr zahlreich wurden und am 23. October (1877) fanden sich auch Weibchen mit Wintereiern.

Der Cyclus verläuft also ganz ähnlich wie bei *Sida*.

#### 12. *Daphnia hyalina* Leydig.

Die Art gehört zu den pelagischen Formen und kommt nur in Seen oder grossen und einigermassen tiefen Teichen vor. Sie scheint mir besonders wegen der nahen Verwandtschaft mit *Daphnia pulex* und *longispina* interessant, welche beide polycyclisch sind und der Natur ihres Wohnortes nach sein müssen. Es fragt sich, ob die für die Gattung wohl secundäre pelagische Lebensweise die angeborene Neigung zu kürzeren Generationscyclen beseitigt habe, oder ob die mehrfachen Sexualperioden beibehalten worden seien, trotzdem sie kein unbedingtes Erforderniss für die Art mehr sein können.

Es war in dieser Beziehung vor Allem wichtig, den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Art im Frühjahr festzustellen. Ich gebe zuerst die gewonnenen Daten in übersichtlicher Anordnung:

1875. 2. Februar: Keine *Daphnia hyalina*.

12. April: Einzelne Weibchen mit Brut.

1876. 6. Juni: Massen von Jungfernweibchen in voller Fortpflanzung.

30. Juni: Zahllose Jungfernweibchen, wie vorher, aber keine Männchen.

7. August: Massen von Weibchen mit Brut, einige Männchen.

27. August: Massen von Individuen; sehr viele Jungfernweibchen, aber auch zahlreiche Weibchen mit Wintereiern und Ephippien, viele Männchen jeden Alters.

3. September: Ebenso.

9. October: Noch immer zahlreich, aber unter einer Menge von Jungfernweibchen nur eines mit Ephippium.
20. October: Geringer an Zahl, aber wiederum einzelne mit Winteriern.
29. October: Nur noch Jungfernweibchen oder Weibchen ohne Brut und ohne erkennbare Eibildung.
1877. 22. Mai: Einzelne Weibchen mit Brut, ziemlich viel junge Weibchen.
1878. 14. October: Einzelne Männchen, fast alle Weibchen mit Sommeriern oder Brut.

Es ergibt sich aus diesen Aufzeichnungen, dass *Daphnia hyalina* nur einen jährlichen Cyclus durchläuft, dass sie im Winter ausstirbt, schon Anfang April aber wieder erscheint um sich von da an rasch anwachsend an Zahl bis in den August rein parthenogenetisch fortzupflanzen. Schon Anfang August treten die ersten Männchen auf und gegen Ende August ist die geschlechtliche Fortpflanzung in vollem Gang und erhält sich noch den ganzen September durch. Im October werden die Thiere spärlich, produciren nur selten noch Wintereier, pflanzen sich dagegen wieder eingeschlechtlich fort und sterben im November aus. Die eingeschlechtliche Fortpflanzung dauert demnach vier volle Monate an, ehe Geschlechtsthiere hervorgebracht werden. Die Zahl der rein parthenogenetischen Generationen muss also eine weit grössere sein, als bei den verwandten *Daphnia*-Arten kleiner Wasseransammlungen.

### 13. *Bythotrephes longimanus* Leydig.

Diese rein pelagische Art verhält sich ähnlich der vorhergehenden. Im Winter, d. h. in der zweiten Hälfte des December, im Januar, Februar und März fehlt sie; am 12. April fand ich zuerst einige noch nicht trüchtige Jungfernweibchen, dann wieder am 11. Mai einige noch nicht trüchtige junge Thiere. Die ersteren gehörten wohl sicher der ersten, aus den Wintereiern stammenden Generation an, während die Letzteren vermuthlich die zweite Generation darstellten. Auch im Anfang Juni begegneten mir niemals ältere Thiere, sondern immer nur junge, zum ersten Mal trüchtige Thiere. Ich schliesse daraus und aus der geringen Gesamtzahl der vorhandenen Thiere, dass die Fortpflanzung in diesen ersten Monaten sehr langsam vor sich geht. Auch scheint es mir nicht unwahrscheinlich, dass die Wintereier nicht alle zu gleicher Zeit ausschlüpfen, sondern während eines mehrwöchentlichen Zeitraums und es könnte daher wohl sein, dass selbst die Anfang Juni beobachteten jungen Thiere noch der ersten Generation angehörten.

In den Monaten Juni, Juli und August nimmt die Individuenzahl bedeutend zu und die Parthenogenese herrscht allein. Erst Mitte September werden die ersten Männchen geboren, deren Zahl am Ende des Monats bereits sehr gross ist, aber erst im October beginnt die Bildung der Wintereier, zuerst (2. October) einzelne Weibchen, dann bei mehreren. Noch am 19. October (1875) trugen die meisten Weibchen Brut und noch am 18. November (1874) hielten sich die Weibchen mit Brut und die mit Wintereiern die Waage. Auch im December findet man immer noch Weibchen mit Brut neben den andern, doch nimmt die Individuenzahl dann sehr rasch ab, um schliesslich ganz zu erlöschen. Im Januar und Februar fehlt die Art.

Bei *Bythotrephes* dauert die rein parthenogenetische Fortpflanzung demnach von Anfang April bis Anfang October, also volle sechs Monate. Wie viele Generationen in dieser Zeit aufeinander folgen, kann ich nicht bestimmen, da die Thiere in Gefangenschaft nicht lange aushalten, doch wird man sie sich nicht zu gross vorstellen dürfen, da die Fortpflanzung anfangs wenigstens nicht sehr rasch vor sich geht. Die Weibchen bringen ihre Jungen mit Hülfe ihres nahrungsreichen Fruchtwassers sehr hoch entwickelt zur Welt; die Trächtigkeitsdauer wird selbst im Hochsommer nicht unter acht Tage zu setzen sein; die neugeborenen Jungen aber tragen noch nicht sofort wieder. Acht bis zehn Generationen wird man immerhin annehmen müssen, bis zum Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Dass bei dieser *Polyphemide* dieselben Individuen Winter- und Sommereier hervorbringen, schliesse ich daraus, dass zwar häufig Weibchen getroffen werden, welche zugleich Wintereier im Brutraum und im Eierstock tragen, aber auch sehr häufig solche, bei denen nur im Brutraum Wintereier liegen, das Ovarium aber klein und blass ist, wie zur Zeit der Sommereibildung. Den directen Beweis, dass die Eizellen solcher Ovarien sich zu Sommereiern ausbilden, kann ich allerdings nicht liefern.

Unterstützt wird die Annahme durch den Umstand, dass im November, zu welcher Zeit die geschlechtliche Fortpflanzung ihren Höhepunkt erreicht, fast durchweg die Weibchen mit Sommereiern viel grösser, d. h. älter sind, als die Weibchen mit Wintereiern. Niemals dagegen fand ich Weibchen mit Embryonen im Brutraum und Wintereiern im Ovarium, wohl aber einzelne ganz junge Weibchen mit Sommereiern, und ebenso auch ganz junge Weibchen mit Wintereiern im Ovarium.

Es würde sich danach hier ähnlich verhalten, wie bei *Daphnia pulex*, d. h. während der Sexualperiode beginnt die Fortpflanzung meistens, wenn auch nicht immer, mit der ein- oder mehrmaligen Pro-

duction von Wintereiern, geht aber dann zur Sommereibildung über, nie umgekehrt. Dass trotz der immer noch anhaltenden Parthenogenese die Zahl der Individuen im December rasch abnimmt, liegt am Eintritt des Winters.

Ich lasse einige der Daten, auf welche sich diese Darstellung stützt, hier folgen, da sie vielleicht für spätere Untersucher brauchbar sein könnten:

### Bythotrephes-Colonie des Bodensees beobachtet bei Lindau.

Es fanden sich:

1874. 5. September: Nur Jungfernweibchen.  
 5. October: Nur Jungfernweibchen, meist sehr grosse.  
 10. October: 4 Männchen auf ein Weibchen, dieses aber noch in Sommereibildung.  
 20. October: Zahlreiche Männchen und Weibchen, darunter einige Weibchen mit Wintereiern.  
 25. October: Viele Thiere beiderlei Geschlechts, darunter mehrere Weibchen mit Wintereiern, viele mit Embryonen.  
 18. November: 6 Männchen, 6 Jungfernweibchen, 7 Weibchen mit Wintereiern.  
 19. November: 17 Männchen, 28 Weibchen, darunter 3 mit Sommer-eiern, 12 mit Wintereiern, die übrigen ohne ausgesprochene Eibildung.  
 1. December: 4 Männchen und 20 Weibchen, darunter die meisten mit Wintereiern, einige aber mit Embryonen.  
 12. December: Nach dreistündigem Fischen nur drei Individuen gefangen.  
 20. December: 5 Weibchen, darunter 4 mit Wintereiern, 1 ohne Eibildung.
1875. 6. Februar: Keine Bythotrephes.  
 12. April: Einige junge Weibchen, noch ohne Brut.  
 12. Mai: Ebenso.  
 25. Juli: Nur kleinere Weibchen, alle mit Sommereiern oder Embryonen.  
 25. September: 20 Männchen und 29 Weibchen, alle mit Sommereiern.  
 19. October: Viele Männchen und Weibchen, darunter mehrere Weibchen mit Wintereiern.  
 10. November: Mehrere Individuen beiderlei Geschlechts, darunter einige Weibchen mit Wintereiern, 2 mit Embryonen.

1876. 5. Juni: 40 Jungfernweibchen, alle klein und wohl zum ersten Mal trüchtig.
30. Juni: 46 Jungfernweibchen, kein Männchen.
10. Juli: Nur Weibchen mit Brut.
27. Juli: 40 Jungfernweibchen mit oder ohne Brut.
11. September: Viele Jungfernweibchen, keine Männchen, aber die Brut der Weibchen, am 12. September geboren, enthält Männchen.
2. October: Ein Weibchen mit fertigen Wintereiern im Brutraum.
9. October: Viele Männchen und Weibchen; von letzteren die meisten mit Brut, einige mit Wintereiern.
1877. 10. October: 41 Jungfernweibchen, 2 Winterweibchen, 39 Männchen gefangen.
21. October: Unter etwa 300 Individuen nur 30 Weibchen in Wintereibildung, zahlreiche Männchen.
24. October: 40 Männchen, 7 Jungfernweibchen, 44 Weibchen in Wintereibildung.
5. November: 54 Männchen, 20 Jungfernweibchen, 27 Weibchen in Wintereibildung.
10. November: Massen von Individuen! Zahllose Männchen, viele Weibchen mit Wintereiern, aber auch viele mit Embryonen.

#### 14. *Leptodora hyalina* Lilljeborg.

Ende April fand ich die Larven von *Leptodora* im Lago maggiore, im Bodensee fehlten sie noch um diese Zeit; man wird das Ausschlüpfen der ersten Generation aus den Wintereiern bei uns auf Anfang Mai setzen dürfen. Anfang Juni ist im Bodensee diese erste Generation noch jung und ohne Brut, auch sehr spärlich vorhanden. Noch Ende Juni ist ihre Zahl sehr gering, im Juli aber vermehren sie sich merklich und Anfang August findet man Massen von Thieren, alles parthenogenesirende Weibchen. Etwas später treten schon die ersten Männchen auf, deren Zahl dann im September immer mehr zunimmt und gegen Ende October die der Weibchen übertrifft. Das erste Weibchen mit Wintereiern begegnete mir Anfang October, gegen Ende October werden die Weibchen mit Sommereiern selten und die Fortpflanzung ist überwiegend eine geschlechtliche und bleibt es auch im November. Im November schon nimmt die Zahl der Individuen erheblich ab und im December verschwinden die *Leptodoren* allmähig ganz und fehlen im See vom Januar bis März.

Im Wesentlichen verhält es sich also hier wie bei *Bythotrephes*,

d. h. es existirt nur ein einziger jährlicher Generations-cyclus und nur eine Sexualperiode, und diese fällt in den Herbst. Sie beginnt aber früher und die Reihe der rein eingeschlechtlichen Generationen muss hier eine kürzere sein, da sie nur die Zeit von drei bis vier Monaten auszufüllen hat, während bei *Bythotrephes* deren sechs.

Da ich bereits in der fünften Abhandlung dieser »Beiträge« zahlreiche Angaben über die zeitliche Zusammensetzung der Leptodoren-colonie des Bodensees gegeben habe, halte ich es für unnöthig, hier noch weiteres Detail darüber mitzutheilen.

Im Anschluss an diese rein monocyclischen Arten seien noch einige Arten genannt, welche ich vorläufig auch für monocyclisch halten muss, ohne dass aber die vorliegenden Beobachtungen zum vollen Beweis genügen. Dahin gehört eine Reihe von Lynceiden und *Lyncodaphniden*.

#### 15. *Eurycercus lamellatus* O. F. Müller.

Dieser grösste aller Lynceiden ist bekanntlich sehr häufig in Sümpfen und lebt dort zwischen den Pflanzenwäldern des Ufers oder des Wassergrundes, ähnlich der *Sida*, nur weniger im pflanzenfreien Wasser umherschwimmend. Er läuft meist nur zwischen den Pflanzen umher oder heftet sich nach Art der *Sida* mit seinem Saugnapf an Blättern und Stengeln fest.

Ich fand ihn schon im Frühjahr in mächtig grossen Exemplaren (24. Mai), so dass ich annehmen muss, dass er theilweise überwintert. Sowohl im Mai, als im Juni, August und September habe ich immer nur Weibchen gesehen, die wie fast alle Daphnoiden gegen den Herbst hin an Häufigkeit bedeutend zunahmen. Das erste Männchen traf ich am 29. October (1878), häufig werden dieselben aber erst im November und auch die Bildung von Wintereiern beobachtete ich nicht vor dem 7. November. Neben der geschlechtlichen bleibt aber immer auch noch die parthenogenetische Fortpflanzung bestehen, ja sie gewinnt allmählig wieder die Oberhand. Am 17. November fanden sich zwar noch Männchen, aber alle Weibchen waren mit Brut beladen. Von diesen werden sich dann einzelne den ganzen Winter durch erhalten können.

Ich halte danach die Monocyclie für *Eurycercus* ziemlich gesichert, insofern vom Mai an bis November nur Jungfernweibchen zur Beobachtung kamen und nur für Juli Beobachtungen fehlen. Dass eine Sexualperiode noch früher als Mai fallen sollte, ist unwahrscheinlich, da dies bei keiner der andern polycyclischen Arten regelmässig der Fall

ist, im Laufe des Mai aber beobachtete ich mehrfach Colonien polycyclischer Arten (*Simocephalus*, *Daphnia longispina*) in denselben Sümpfen, in welchen auch eine zahlreiche *Eurycercus*-Colonie lebte; diese aber bestand nur aus Jungfernweibchen.

Wenn deshalb Kurz in einem Zimmeraquarium im Mai Männchen von *Eurycercus* auftreten sah, so bin ich geneigt, dies nicht als Zeichen einer regelmässigen Frühjahrs-Sexualperiode dieser Art aufzufassen, sondern als eine Ausnahme-Erscheinung, deren Ursache indessen nachträglich wohl nicht mehr zu errathen sein wird<sup>1)</sup>.

46. *Pasithea rectirostris*, *Pleuroxus trigonellus* O. F. Müller und *striatus*, *Acroperus leucocephalus* Koch, *Alona testudinaria* Schödler, *Camptocercus rectirostris* Schödler, *Peracantha truncata* O. F. Müller und *Leydigia quadrangularis* Kurz.

Ich betrachte diese acht Arten zusammen, da ich von ihnen allen nur eine Sexualperiode kenne, die nämlich im Spätherbst, ohne jedoch hinreichend zahlreiche Beobachtungen zu besitzen, um eine Frühjahrs-sexualperiode in Abrede stellen zu können. Die meisten dieser Arten habe ich überhaupt nur im Herbst beobachtet und fand dann — und zwar sehr spät, Ende October und Anfang November sowohl die Männchen sehr häufig, als auch die Weibchen fast alle in Wintereibildung. Nur *Leydigia quadrangularis* kenne ich nicht in Geschlechtsthieren, da ich sie überhaupt nur einmal, und zwar im Mai auffand. Kurz beobachtete die Männchen im August und September, erzog sie aber auch aus überwinterten Weibchen<sup>2)</sup>. Da das Letztere auch bei *Daphnia pulex* vorkommt, wie oben gezeigt wurde, so darf vielleicht die Kurz'sche Beobachtung auf eine mehrfache Sexualperiode der Art gedeutet werden.

Im Beginn des Sommers an Freiburg gebunden, bin ich in der anstehendem Wasser äusserst armen Gegend nicht im Stande gewesen, hinreichende Beobachtungen über das Verhalten dieser Arten im Vor-sommer anzustellen. Günstiger wohnende Forscher werden darüber Gewissheit verschaffen können.

---

1) »Ueber androgyne Missbildung bei Cladoceren«. Wien. Sitzungsberichte. 1874. 42. Februar. p. 6. Anmerkung: Kurz schrieb — wie oben bereits gesagt wurde — das Auftreten der Männchen dem allmäligen Eintrocknen des Wassers zu.

2) Dodekas neuer Cladoceren. Wien. Sitzungsberichte. 1874. p. 53.

## 17. Die Meeresdaphnoiden.

Wahrscheinlich gehören auch die Daphnoiden des Meeres zu den monocyclischen Arten; ich besitze indessen nur wenige Beobachtungen über die Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung bei ihnen. So viel ist sicher, dass zu gewissen Zeiten keine Geschlechtsthiere vorkommen, während zu anderer Zeit dieselben vorherrschen oder sogar die Jungfernweibchen ganz verdrängen. Von *Evadne spinifera* und *tergestina*, sowie von *Podon intermedius*, fand ich im Frühjahr (April) in Neapel nur Jungfernweibchen. Die parthenogenetische Vermehrung scheint bis in den August anzuhalten. Herr Dr. SPENGLER, der während seines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel die Güte hatte, in meinem Interesse auf diese Verhältnisse seine Aufmerksamkeit zu richten, fand Anfang August täglich Tausende von *Evadne spinifera* und *tergestina* im Auftrieb, aber nur Jungfernweibchen; am 10. August fand sich das erste Geschlechtsweibchen mit Winterei und zwar von *Evadne tergestina* und in den nächsten Tagen vermehrte sich ihre Zahl noch. Ueber September und October fehlen mir Angaben, doch wird man annehmen dürfen, dass ähnlich wie bei *Leptodora* während dieser ganzen Zeit die geschlechtliche Fortpflanzung andauert, um zuletzt die eingeschlechtliche ganz zu verdrängen. Wenigstens fand Herr Dr. SPENGLER am 11. November von *Evadne tergestina* nur noch Geschlechtsthiere, von *E. spinifera* dagegen einige wenige Jungfernweibchen.

Ob die Meeresarten im Winter ganz verschwinden, weiss ich nicht zu sagen, jedenfalls werden sie an Zahl ungemein reducirt.

## C. Acyclische Arten.

Vielleicht giebt es genau genommen keine acyclischen Arten, d. h. Arten, bei denen kein periodischer Wechsel von geschlechtlicher und eingeschlechtlicher Fortpflanzung vorkommt, sondern es giebt nur acyclische Colonien. Für die zweite der hier zu besprechenden Arten haben sicher nur einzelne Colonien auf die geschlechtliche Fortpflanzung verzichtet und vermehren sich ohne Unterbrechung den Winter und Sommer durch Parthenogenese; in andern, und zwar den meisten Colonien der Art bestehen die Sexualperioden fort.

Jedenfalls ist aber auch dies schon eine bemerkenswerthe Erscheinung, dass in einzelnen Colonien, welche in besonders günstigen Verhältnissen leben, ein vollständiges oder nahezu vollständiges Ausfallen der geschlechtlichen Fortpflanzung eingetreten ist und damit eine

Rückkehr von der Heterogonie zur Homogonie, von der cyclischen Fortpflanzung zur acyclischen.

Weiteren, planmässig angestellten Beobachtungen muss es vorbehalten bleiben zu entscheiden, ob es sich hierbei stets nur um einzelne Colonien handelt, oder ob es auch ganze Arten giebt, welche zur Acyclie zurückgekehrt sind.

#### 48. *Bosmina longicornis* und *longispina*.

Von beiden genannten *Bosmina*-Arten sind mir zwar Männchen zu Gesicht gekommen, allein in so geringer Zahl im Verhältniss zu den Weibchen, dass dieser Umstand in Verbindung mit einigen andern den Gedanken nahe legte, es möge sich hier um Arten handeln, bei denen die Fortdauer der Art nicht mehr auf der geschlechtlichen Fortpflanzung beruht, sondern bei welchen Dauereier nur noch ausnahmsweise hervorgebracht werden.

*Bosmina longicornis* habe ich hauptsächlich in den Sümpfen und kleinen Seen um Lindau herum verfolgt. Vom Mai bis in den November fand ich in der Regel nur Jungfernweibchen, nur ein einziges Mal (10. November) kamen auch einige (zwei bis drei) Männchen unter einer zahllosen Menge von Weibchen vor. Eine Verhältnisszahl kann ich nicht angeben; als mir durch einen Zufall die gefundenen Männchen verunglückten und ich behufs gewisser anatomischer Fragen mich bemühte, einige andere zu bekommen, führte eine zweistündige Musterung vieler Hunderte von Thieren nicht zum Ziel — es war kein einziges Männchen darunter. Niemals fand ich ein Weibchen mit Winterei.

Die folgenden genaueren Daten mögen dies belegen:

1876. 9. Juni: Im Büchelweiher bei Lindau, wenige Weibchen mit Brut.
30. Juni: Ebendasselbst, viele Weibchen mit Brut.
16. August: Im Bettbauer Weiher bei Lindau einzelne Weibchen mit Brut.
24. October: In Tümpel I in Freiburg, wohin die Art aus den Lindauer Sümpfen im Juni 1876 verpflanzt worden war, hat sie sich stark vermehrt, zahlreiche Weibchen mit Brut, aber kein Männchen.
7. November: Ebendasselbst, zahlreiche Jungfernweibchen.
20. November: Ebendasselbst, Massen von Weibchen mit Brut, unter 80 Individuen kein Männchen.
14. December: Ebendasselbst, ebenso, die Weibchen alle noch in starker Vermehrung.

22. December: Ebendasselbst, noch immer Massen von Jungfernweibchen.

1877. 3. Januar: In Tümpel I nur wenige Jungfernweibchen.

12. Februar: Ebendasselbst wurde keine *Bosmina* mehr gefangen.

3. Mai: Ebendasselbst keine *Bosminen*.

11. Juni: Ebenso.

28. Juli: Ebenso, Ueberwucherung des ganzen Aquariums durch die »Wasserpest« und Ausleerung desselben im Herbst, wie oben bereits angeführt. Obgleich nun im folgenden Jahre mehrere Arten von Daphnoiden von selbst wieder erschienen (*Polyphemus*, *Daphnella*, *Acroperus*, *Daphnia pulex* etc.), so blieb doch *Bosmina* gänzlich aus.

Ausserdem wurden beobachtet:

1877. 21. Mai: Im Büchelweiher bei Lindau zahlreiche Jungfernweibchen von *Bosmina*, darunter viele junge.

10. November: Im Bettbauer Weiher bei Lindau Massen von Jungfernweibchen, darunter ganz vereinzelt Männchen.

Aus diesen Beobachtungen scheinen mir besonders diejenigen beachtenswerth, welche sich auf Tümpel I beziehen. Dort wurden durchaus keine Männchen beobachtet, auch nicht im October und November, der Zeit, in welcher sie bislang allein sonst gefunden worden sind, die Weibchen pflanzten sich vielmehr rein parthenogenetisch bis in den Januar hinein fort und starben dann aus. Ich vermuthe, dass an Letzterem die ungünstigen Bedingungen dieses künstlichen Standortes schuld waren, vor Allem der gänzliche Mangel der Sonne (im Winter) und die, wenn auch nicht vollständige Deckung des Bassins mit Brettern, welche das Licht noch mehr abhielten.

Jedenfalls beweist wohl das gänzliche Fehlen der *Bosminen* im folgenden und nächstfolgendem Jahr, dass Dauereier nicht hervor gebracht worden waren.

Die andere, von mir beobachtete Art ist die von LEYDIG zuerst beschriebene *Bosmina longispina*, welche stets im Bodensee anzutreffen ist, zu manchen Zeiten in ganz unglaublichen Massen. Sie wurde durch mehrere Jahre hindurch verfolgt und festgestellt, dass sie den Winter über regelmässig ausdauert. Sie ist zu jeder Jahreszeit vorhanden und besteht in der Regel nur aus Weibchen, nur ein einziges Mal traf ich auf zwei Männchen und zwar am 9. October 1877. Ich lasse die in mein Tagebuch eingetragenen Beobachtungen hier folgen:

**Bosmina longispina aus dem Bodensee.**

1874. 29. October: Massen von Weibchen mit Brut oder Sommereiern, kein Männchen.
1875. 6. Februar: Ebenso.
42. April: Zahlreiche Jungfernweibchen.
30. Juni: Ebenso.
2. November: Zahllose Jungfernweibchen, kein Männchen, kein Weibchen mit Winterei.
26. December: Massen von Jungfernweibchen.
1876. 16. Januar: Massen von Jungfernweibchen.
4. Juni: Zahlreiche Weibchen mit Brut.
6. Juni: Ebenso.
27. August: Spärliche Jungfernweibchen.
2. October: Ebenso.
1877. 22. Mai: Zahlreiche Jungfernweibchen, kein Männchen.
9. October: Massen von Jungfernweibchen, kein Weibchen mit Winteriern, aber zwei Männchen.
48. October: Unter 100 Weibchen keins mit Winterei, kein Männchen auffindbar.
1878. 44. October: Massen von Weibchen mit Sommereiern, keins mit Winterei, kein Männchen.

Nach diesen Daten muss man also wohl annehmen, dass die eingeschlechtliche Fortpflanzung hier zur Herrschaft gelangt ist, dass Winter-eier entweder gar nicht mehr gebildet werden, oder doch nur ganz vereinzelt und dass die Männchen zwar zuweilen vorkommen, aber doch so selten, dass die Erhaltung der Art im Bodensee unmöglich von ihnen abhängen kann. Es ist also hier unzweifelhaft, dass die Art in ununterbrochener Parthenogenese sich fortpflanzt. Da sie im December, Januar und Februar immer in stärkerer oder schwächerer Vermehrung angetroffen wurde, ebenso wie in den heissen Monaten, so steht fest, dass die Wintertemperatur des Wassers (um 5<sup>o</sup> C.) ihrer Parthenogenese kein Ziel setzt. Da alle andern Daphnoiden des Sees im Winter aussterben, so muss also diese *Bosmina* die niedere Wassertemperatur besser zu ertragen im Stande sein.

Uebrigens möchte ich vermuthen, dass bei den meisten *Bosmina*-arten die geschlechtliche Fortpflanzung im Verschwinden begriffen ist. Allerdings sind Männchen sowohl als Dauereier von einigen Arten beschrieben worden, aber von nicht wenigen sind sie noch gänzlich unbekannt; und spärlich scheinen sie stets gewesen zu sein. Von

*Bosmina microps* P. E. Müller, *B. brevirostris* P. E. Müller, von *B. maritima* P. E. Müller sind bis jetzt noch keine Männchen gesehen worden, und wenn auch P. E. MÜLLER die Männchen von *B. diaphana* »in nicht wenigen Exemplaren« im October beobachtete <sup>1)</sup>, so scheinen doch diejenigen von *B. cornuta* Jurine, sowie die von *B. longirostris* überall nur selten vorzukommen, wie denn SCHÖDLER <sup>2)</sup> dies für die erstere ausdrücklich angiebt und nicht wenige Daphnidenbeobachter scheinen Männchen von Bosminen überhaupt nie gesehen zu haben.

Es lohnt sich wohl, diesen Verhältnissen näher nachzuspüren, denn es hängen Fragen von allgemeinerer Bedeutung damit zusammen.

Verhält es sich nämlich wirklich so, haben die meisten *Bosmina*-arten die geschlechtliche Fortpflanzung und damit die Erzeugung von Dauereiern mehr oder weniger vollständig aufgegeben, so haben sie damit zugleich eines der wesentlichsten Mittel zur Verbreitung und Wanderung der Art verloren, die Colonien verschiedener Wohnplätze werden nicht leicht, in vielen Fällen gar nicht mehr sich vermischen können und die Ausprägung zahlreicher Localracen stünde zu erwarten, oder müsste schon eingetreten sein.

Es stimmt mit diesem Schluss, dass gerade die Gattung *Bosmina* als eine der systematisch schwierigsten gilt, und dass es in der That häufig nicht wohl möglich ist, Exemplare einer beliebigen Colonie mit irgend einer der oft recht genauen Artdiagnosen in vollen Einklang zu bringen. Fast immer passt ein oder das andere Merkmal nicht, während die übrigen stimmen.

#### 19. *Chydorus sphaericus* O. F. Müller.

Diese winzige Lynceidenart ist in beiden Geschlechtern bekannt. Das Männchen wurde zuerst von ZENKER, dann von KURZ beschrieben und Letzterer fügte noch die Entdeckung einer eigenthümlichen Ehippialbildung bei den Geschlechtsweibchen hinzu. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die Art sich geschlechtlich fortpflanzt und zwar fällt nach der Angabe von KURZ die Geschlechtsperiode in den December.

Um so mehr musste es mir auffallen, dass ich nicht im Stande war, hier in Freiburg Männchen oder Weibchen mit Ehippien aufzufinden <sup>3)</sup>, obgleich das Thier hier, wie wohl überall, sehr gemein ist.

Ich fasste nun einen Standort der Art speciell ins Auge, einen

1) P. E. MÜLLER, Danmarks Cladocera. 1868—1869. p. 451.

2) J. E. SCHÖDLER, Cladoceren des frischen Haffs, nebst Bemerkungen über anderweitig vorkommende verwandte Arten. Arch. f. Naturgesch. 1866.

3) Siehe den »Zusatz zu *Chydorus*«.

laufenden Brunnen im Hofe der hiesigen Universität, aber auch bei dieser concentrirten Art der Beobachtung gelang es nicht, zu irgend einer Zeit des Jahres geschlechtliche Fortpflanzung zu beobachten, wohl aber festzustellen, dass die Art den Winter über ausdauert.

Ich untersuchte die Colonie zu alien Jahreszeiten, besonders häufig aber um die muthmassliche Zeit der Geschlechtsperiode (December), ohne jemals einem Männchen oder Geschlechtsweibchen zu begegnen. Im Winter 1878—1879 nahm ich am 7., 18. und 26. November, am 5., 13. und 30. December eine genaue Musterung einer grossen Zahl von Individuen vor, aber immer mit demselben Erfolg: die Colonie bestand nur aus Jungfernweibchen, die auch am 12. Januar und 23. Februar 1879 noch vorhanden und in Vermehrung begriffen waren. Da im Januar acht Tage lang eine Kälte bis zu — 9° R. geherrscht hatte, bei der übrigens der sprudelnde Brunnen niemals zugefroren war, so dürfte dies zum Beweis genügen, dass die Art hier jeden Winter über ausdauert.

Hält man diese Thatsachen mit den oben erwähnten Erfahrungen von ZENKER und KURZ zusammen, so wird man zu der Ansicht geführt, dass diese Art die geschlechtliche Fortpflanzung an manchen Orten aufgegeben hat, während sie dieselbe an andern noch beibehält. Nicht alle Localitäten, an denen die Art vorkommt, werden die Möglichkeit bieten, auch in harten Wintern auszudauern und an solchen wäre das Aufgeben der Dauereibildung gleichbedeutend mit der Vernichtung der Colonie.

Es bietet somit die Fortpflanzung dieser Art ein Gegenstück zur Fortpflanzungsweise von *Apus*, insofern nämlich auch *Apus* in rein parthenogenetischen Colonien bekannt ist und in zweigeschlechtlichen. Der Unterschied liegt nur darin, dass wir bei *Chydorus* den Grund einsehen können, warum in gewissen Colonien die geschlechtliche Fortpflanzung beibehalten werden muss: die Bildung von Dauereiern ist hier mit derselben unauflöslich verknüpft, man kennt keine Daphnoidenart, bei welcher Dauereier ohne Anwesenheit von Männchen gebildet würden und es scheint, dass allgemein die Dauereier zerfallen, wenn Befruchtung ausbleibt. Bei *Apus* dagegen wird nur eine Eiart, eben Dauereier, erzeugt und diese Eier entwickeln sich ebensogut parthenogenetisch, als unter dem Einfluss der Befruchtung. Die Beibehaltung der Zweigeschlechtlichkeit ruht also hier auf anderem Grunde, während das Aufgeben derselben wohl in beiden Fällen die gleiche Ursache hat.

### Zusatz zu Chydorus.

Nach Abschluss des Manuscriptes wurde mir noch Gelegenheit, die bisher vergeblich gesuchte Geschlechtsperiode von Chydorus zu beobachten. Ich fand am 5. Mai 1879 in einem Sumpf der Rheinebene bei Freiburg eine Chydoruscolonie, welche neben einer Ueberzahl von Jungfernweibchen auch Geschlechtsweibchen und Männchen enthielt und am 12. Juni hatte sich die Geschlechtsperiode noch stärker entwickelt. Da nun zugleich durch die Beobachtungen Anderer eine Geschlechtsperiode im December beobachtet ist, so wird man die Art im Allgemeinen zu den polycyclischen Arten zählen müssen. Wahrscheinlich werden fernere Beobachtungen lehren, dass sehr viele Lynceiden in diese Kategorie gehören.

Die Chydoruscolonie des Universitätsbrunnens wurde nach diesen Erfahrungen sogleich untersucht, zeigte aber am 13. Juni wie stets vorher nur Jungfernweibchen in ungeheurer Anzahl und in starker Vermehrung. Einen Monat vorher (7. Mai) hatte ich die ganze Colonie ausgestorben gefunden, alles thierische und pflanzliche Leben des Brunnens war durch hineingeschüttete Lauge getödtet worden. Aus der raschen Wiederbesetzung muss wohl geschlossen werden, dass die ganze, etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde lange Röhrenleitung, welche den Brunnen speist, von Chydorus bevölkert ist. Dies kann insofern nicht überraschen, als innerhalb der Leitung eine Gleichmässigkeit der Lebensbedingungen herrschen muss, welche diejenige des Brunnens noch weit übertrifft.

Es versteht sich übrigens von selbst, dass ich die Frage nach der vollkommenen Acyclie dieser (und ähnlicher) Chydoruscolonien noch nicht für vollständig entschieden halte. Fortgesetzte und besonders auch weiter ausgedehnte Beobachtungen werden erst Gewissheit darüber geben können, ob nicht doch auch bei so situirten Colonien von Zeit zu Zeit Geschlechtsperioden eintreten. Besonders die in Höhlen vorkommenden Daphniden sollten darauf hin untersucht werden.

### III. Die Ursachen der Vernichtungsperioden.

Aus den bisher mitgetheilten Ergebnissen folgt fast von selbst eine auffallende indirecte Abhängigkeit des Cyclus von den äussern Lebensbedingungen. Bei sehr vielen Arten scheint die Anzahl rein eingeschlechtlicher Generationen danach normirt zu sein, zu welcher Zeit des Jahres oder genauer wie lange nach Gründung einer Colonie in der Regel ungünstige Einflüsse dem Leben der Colonie ein Ende zu machen pflegen. Die dieser »Vernichtungsperiode«

unmittelbar vorhergehenden Generationen sind die geschlechtlichen, die Dauereier producirenden.

So ist für die meisten, seebewohnenden Arten augenscheinlich die Ursache ihres Aussterbens im Beginn des Winters zu suchen, für die pfützenbewohnenden Arten kommt ausserdem noch das sommerliche Austrocknen des Wassers in Betracht und in beiden Fällen finden wir die Geschlechtsperiode so gelegt, dass sie der Vernichtungsperiode unmittelbar vorhergeht.

Es sind aber auch Fälle mitgeteilt worden, in denen ein solcher Zusammenhang nicht ohne Weiteres hervortrat. Bei den sumpfbewohnenden Arten *Polyphemus* und *Daphnella brachyura* tritt die Geschlechtsperiode zu einer Zeit ein, wo keine Nöthigung dazu erkennbar ist, im Anfang des Sommers und in Wasseransammlungen, welche niemals austrocknen. Man könnte allerdings annehmen, es habe sich diese Form des *Cyclus* an solchen Orten entwickelt, wo wirklich im Sommer ein völliges Austrocknen der Sümpfe die Regel ist.

Die Annahme hat Manches für sich, denn in der That trocknen ja zahlreiche Sümpfe, besonders in etwas wärmeren Gegenden allsommerlich aus. Trotzdem kann sie nicht eher als wahrscheinlich angenommen werden, als nicht nachgewiesen ist, dass eine Erklärung aus den bei uns bestehenden Verhältnissen nicht gegeben werden kann. Dies um so mehr, als die beobachteten Thatsachen selbst darauf hinzuweisen scheinen, dass einer *Daphnoiden*colonie noch in anderer Weise ein Ziel gesetzt werden kann, als durch Kälte oder Austrocknen.

Gerade die genannten beiden Arten zeigten nicht nur die Sexualperiode mitten im Sommer, sondern sie verschwanden auch kurz darauf an den betreffenden Orten vollständig.

Es fragt sich also zunächst, durch welche Ursachen die Vernichtung einer Colonie herbeigeführt werden kann und dies soll in Folgendem untersucht werden.

#### A. Temperatur.

Fast selbstverständlich scheinen die beiden schon genannten Ursachen: Austrocknen und Kälte. Wenn man unter der letzteren die Temperaturen unter  $0^{\circ}$  versteht, so bildet sie allerdings für alle *Daphnoiden* eine absolute Vernichtungsursache. Bei niederen Temperaturen über  $0^{\circ}$  aber ist die Resistenz bei verschiedenen Arten sehr verschieden und das Aussterben der meisten *Daphnid*colonien im Winter, auch in grossen Wassermassen, welche nicht zufrieren, ist nicht so selbstverständlich. Die meisten *Seedaphnoiden* sterben im November

aus, halten sich höchstens noch in spärlichen Individuen bis in den December. Die mittlere Temperatur der Oberflächenschicht des Sees beträgt aber im November noch  $9,4^{\circ}$  C., im December  $6,5^{\circ}$ , im Januar und Februar immer noch  $5,6^{\circ}$  und  $5,5^{\circ}$  C. Tiefer sinkt die Temperatur an der Oberfläche überhaupt nicht, oder doch nur ausnahmsweise, wenigstens im Genfer See, dem der Bodensee in seiner physikalischen Beschaffenheit wohl am nächsten steht. In der Tiefe herrscht bekanntlich — wie FOREL<sup>1)</sup> kürzlich in seinen vortrefflichen Untersuchungen über die Tiefseefauna aufs Neue hervorgehoben hat, das ganze Jahr hindurch dieselbe Temperatur von  $4,4^{\circ}$ — $4,9^{\circ}$  C.

Für einige Sumpfbewohner wurde oben gelegentlich angeführt, dass sie sofort nach dem ersten stärkeren (mit Eisdecke verbundenen) Frost verschwinden, so von *Daphnella* und *Polyphemus*; diese müssen direct schon durch die Temperatur von  $3$ — $4^{\circ}$  C. getödtet werden, denn tiefer sinkt die Temperatur nicht unter solchen Umständen.

Viel resistenter sind *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycerus lamellatus* und vermuthlich noch viele andere Bewohner kleinerer Wasseransammlungen. Die erstgenannte Art habe ich zwei Wochen hindurch in Eiswasser gehalten, d. h. in Wasser, in welchem Eis schmolz; auch fand ich eine kleine Zahl von Individuen dieser Art mitten im Winter (4. Januar) in einer Regentonnen, deren Wasser zum grössten Theil zu einem enormen Eisklotz gefroren war.

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die auf ähnliche Versuche und Beobachtungen gegründete Angabe von FÉLIX PLATEAU<sup>2)</sup>, »que les articulés aquatiques indigènes vivent parfaitement dans l'eau à zéro«, wenigstens für *Daphnia pulex* vollkommen richtig ist. Wahrscheinlich ist sie es für viele Bewohner der Gräben und kleinen Sümpfe. Dennoch wäre es ein Irrthum, wollte man daraus schon schliessen, dass diese Arten regelmässig überwintern. Nach meinen Erfahrungen widersteht wenigstens *Daphnia pulex* einer längeren Kälte nicht und das vollständige Ueberwintern einer Colonie erfordert doch stets einen ungewöhnlich milden Winter (siehe oben: die Beobachtungen der *Pulex*colonie in Tümpel I).

Ueberhaupt wird in biologischer Hinsicht zu unterscheiden sein zwischen Erhaltung des Lebens bei einer bestimmten, niedrigen Temperatur und Erhaltung der Fortpflanzungsfähigkeit. Das Erstere allein genügt nicht zur Ueberwinterung einer Daphnoidencolonie,

1) FOREL, Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman. Lausanne 1874 und 1876.

2) FÉLIX PLATEAU, Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques; II. partie. p. 25. Bruxelles 1872.

weil das Leben des einzelnen Individuums zu kurz ist, und in der Regel den Winter nicht überdauern wird. Es ist sehr möglich, dass alle die pelagischen Arten, deren Aussterben im Winter oben angeführt wurde, ganz wohl noch bei der Minimaltemperatur des Sees ( $5,7^{\circ}$  C.) leben können. Sie pflanzen sich aber nicht mehr fort und sterben deshalb aus. Die wenigen Exemplare von *Bythotrephes* und *Leptodora*, welche man Ende December fängt, sind kümmerlich und entweder ganz ohne Brut, oder in Dauereibildung. Es ist auch nicht etwa daran zu denken, dass sie im Winter in grosse Tiefen hinabstiegen, sie würden dadurch Nichts gewinnen, da die Ausgleichung der Temperatur zwischen Tiefe und Oberfläche in der Regel nicht vollständig erfolgt, sondern die Oberflächenschicht um etwa  $4^{\circ}$  C. wärmer bleibt. Ich habe übrigens auch Ende November in 50—60 Meter Tiefe mit dem feinen Netz gefischt und die betreffenden Arten nur äusserst spärlich erhalten, während sie in 5 und 10 Meter Tiefe noch in Menge vorhanden waren.

Diese Arten sterben also zweifellos im Winter aus und wir dürfen daraus wohl den Schluss ziehen, dass sie durch die niedrigere Temperatur — wenn auch nicht direct getödtet — so doch in ihren Lebensfunctionen herabgesetzt werden.

*Bosmina longispina* dagegen vermehrt sich in dem Bodensee den ganzen Winter hindurch und bei *Chydorus sphaericus* konnte ich in der Colonie des hiesigen Universitätsbrunnens dasselbe feststellen. Die letztere Art erfreut sich dabei einer Durchschnitts-Temperatur von  $4^{\circ}$  C.

Eine verschiedene Resistenzfähigkeit der Daphnoiden gegen niedere Temperatur muss somit angenommen werden.

Aber auch gegen höhere Temperaturen verhalten sich nicht alle Arten gleich. Ich habe auch darüber eine Reihe von Versuchen angestellt und zwar hauptsächlich deshalb, um Antwort auf die Frage zu erhalten, ob das erwähnte, oft sehr plötzliche Verschwinden von Daphnoidencolonien mitten in der guten Jahreszeit auf einer zu starken Erwärmung des Wassers durch die Sonne beruhen könne.

Ich schicke voraus, dass ähnliche Versuche bereits von SPALLANZANI angestellt worden sind, neuerdings aber in ausgedehnterem Massstabe und in sehr exacter Weise von FÉLIX PLATEAU <sup>1)</sup>. Beide Versuchsreihen enthalten indessen nur je eine Daphnidenart. PLATEAU erhielt überdies mit *Daphnia sima* (*Simocephalus vetulus*) Resultate, welche nicht vollständig mit den meinigen übereinstimmen; ich fand etwas höhere

1) Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques. II. partie. Bruxelles 1872.

Temperaturmaxima, ein Umstand, der übrigens nur der verschiedenen Methode zuzuschreiben ist, welche wir anwandten.

Während nämlich PLATEAU das Wasser in seinem Versuchsglas zuerst über 50° C. erwärmte und dann nach Entfernung der Wärmequelle in das allmähig sich abkühlende Wasser seine Versuchsthiere hineinsetzte, machte ich es umgekehrt, d. h. ich erwärmte das Wasser, in dem sich die Thiere vorher schon befunden hatten, ganz allmähig, in der Voraussetzung, dass auf diese Weise leichter eine Adaptation eintreten könne.

### Versuch 1. *Daphnia pulex*.

Etwa 50 kleine und grosse Weibchen von *Daphnia pulex* wurden in einem Becherglas in ein Wasserbad von der Zimmertemperatur (15,8° C.) gehängt und dieses allmähig erwärmt:

Zeit	Temperatur des Wassers im Becherglas	
11 U. 20 M.	17,50 <sup>0</sup>	} Alle sehr munter frei umherschwimmend.
11 25	23,75	
11 30	26,50	
11 35	27,50	
11 45	27,50	
2	27,50	} Alle munter, viele zeigen Neigung sich festzusetzen, schwimmen aber lebhaft umher, sobald man sie aufjagt.
3	30,00	
4	30,00	
5 10	31,25	
5 32	33,00	} Sehr lebhaft, fast alle schwimmen umher, andere sitzen am Glase, keine ist gelähmt.
5 45	35,00	
5 50	36,25	
6 0	37,25	Die grösseren Thiere liegen gelähmt am Boden, die kleineren schwimmen noch umher.
6 4	37,80	Die grossen völlig bewegungslos, von den kleinen schiessen einige noch umher.
6 10	38,75	Alles todt!
6 15		Bei allmähiger Abkühlung wird keine der <i>Pulex</i> wieder lebendig.

### Versuch 2. *Simocephalus vetulus*.

Etwa 20 kleinere und grosse Weibchen wurden genau ebenso behandelt, wie die Daphnien in Versuch 1, mit dem einzigen Unterschied, dass der Versuch erst um 3 Uhr begann, die Erwärmung also rascher vor sich ging.

Zeit		Temperatur des Wassers	
3 U.	M.	17,50 <sup>0</sup>	} Alle lebhaft, theils festsitzend, theils schwimmend.
4		30,00	
5	10	31,25	
5	32	33,00	
5	45	35,00	
5	50	36,25	
6		37,25	Die grösseren Thiere sind wie gelähmt, liegen am Boden, strudeln noch einige Zeit mit den Füssen, können aber nicht mehr schwimmen.
6	4	37,80	Alle grossen Thiere bewegungslos, einige kleinere noch schwimmend.
6	10	38,75	Alle scheinen völlig todt! Dennoch erholt sich eines der grösseren Thiere (mit Embryonen im Brutraum) bis zum nächsten Morgen bei allmäliger Abkühlung wieder vollständig.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass beide Arten eine Temperatur von 36,25<sup>0</sup> wenigstens einige Minuten lang gut ertragen, dass sie bei 37,25<sup>0</sup> Lähmungssymptome bekommen und bei 38,75<sup>0</sup> sterben. Simocephalus scheint etwas härter zu sein, da einzelne diese Temperatur 5 Minuten lang scheinodt aushielten und dann wieder zum Leben erwachten bei allmäliger Abkühlung des Wassers.

### Versuch 3. Daphnia magna.

Etwa 30 Weibchen wurden in derselben Weise langsam erwärmt.

Zeit		Temperatur des Wassers	
3 U.	M.	15,80	} Alle fahren unruhig im Wasser umher.
3	10	25	
3	20	27,5	
3	40	27,0	
3	50	28,0	
4	5	34,5	
4	15	37,0	Viele setzen sich fest. Die Bewegungen lahm.
4	25	37,9	Alle liegen gelähmt am Boden.

### Versuch 4. Daphnia similis Claus aus Nilschlamm erzogen.

Zeit		Temperatur des Wassers	
3 U.	M.	15,80	Steigerung der Temperatur in demselben Tempo wie in Versuch 3.
4	5	34,5	Viele setzen sich fest.
4	15	37,0	Schwimmbewegungen langsam.
4	25	37,9	Die meisten gelähmt.
4	30	38,1	Alle gelähmt.

Versuch 5. *Moina rectirostris*.

Mehrere Thiere beiderlei Geschlechts wurden wie in den übrigen Versuchen behandelt.

Zeit	Temperatur des Wassers	
3 U. M.	15,8 <sup>0</sup>	Die Erwärmung geschieht in demselben Tempo wie in Versuch 3. Alle schwimmen noch munter umher. Ebenso. Ebenso. Schwimmbewegungen langsam und unsicher. Alle liegen gelähmt am Boden, erholen sich aber bei langsamer Abkühlung zum Theil wieder.
3 50	28,0	
4 5	34,5	
4 25	38,0	
4 35	39,0	
4 38	41,0	
4 40	42,0	
4 43	42,0	

Die Erwärmung von Zimmertemperatur bis auf das Maximum erfolgte in den drei letzten Versuchen innerhalb wenig mehr als 1 $\frac{1}{2}$  Stunde, während sie in den beiden ersten Versuchen 6 Stunden in Anspruch nahm; dass das Resultat dadurch nicht beeinflusst wurde, dass vielmehr die Zeit von 1 $\frac{1}{2}$  Stunden zu der überhaupt möglichen Adaptation des Organismus an die steigende Temperatur ausreicht, geht aus einem Controlversuch mit *Daphnia pulex* hervor, der bei 1 $\frac{1}{2}$  stündiger Dauer der Erwärmung genau dasselbe Resultat lieferte, welches vorher bei 6 stündiger Dauer sich ergeben hatte.

Aus diesen Versuchen ersieht man indessen noch nicht, bei welcher Höhe der Temperatur die Thiere noch auf die Dauer fortleben können.

Um dies wenigstens annähernd zu erfahren, variierte ich den Versuch so, dass ich die Temperatur längere Zeit einige Grade unter dem Minimum hielt, bei welchem zuerst Lähmungssymptome eingetreten waren. Dieses Minimum liegt für *Daphnia pulex* zwischen 36,25<sup>0</sup> und 37,25<sup>0</sup>. Nachdem die Wärme im Laufe einer halben Stunde von 30<sup>0</sup> bis 35<sup>0</sup> gestiegen war, zeigten sich bei keinem Thier Lähmungssymptome; sobald aber die Temperatur sodann auf 36<sup>0</sup> stieg, traten sie ein und eine Verminderung auf 35<sup>0</sup> und 34<sup>0</sup> verhinderte nicht den Tod aller Individuen.

Nach diesem Versuch läge das Maximum um 35<sup>0</sup>. Damit stimmt auch der folgende Versuch, der zugleich zeigt, dass einzelne Individuen (frisch gehäutete?) bedeutend empfindlicher gegen höhere Temperatur sind, als die übrigen.

Versuch 6. *Daphnia pulex*.

Zahlreiche junge und sechs alte Weibchen.

Zeit	Temperatur	
4 U. 43 M.	13 <sup>0</sup>	Beginn des Versuchs.
4 54	30	} Alle munter.
5	32	
5 20	32,5	Zwei grössere Individuen liegen halb gelähmt am Boden, alle andern munter.
6 5	32,2	Ebenso; die zwei gelähmten bewegen sich zuweilen von der Stelle.
6 20	33,4	Ebenso; alle übrigen munter.
6 34	35	Ebenso; aber alle grossen Thiere am Boden des Gefässes schwimmend.
6 38	35,5	Alle grossen Thiere halb gelähmt am Boden, auch viele der jungen.
6 40	35,0	Alle am Boden halb gelähmt mit Ausnahme von drei jungen Thieren.
6 45	33,8	Mehrere der alten und alle jungen Thiere wieder munter.
Folgender Tag 12 U. Mitt.	13	Bei allmäliger Abkühlung in demselben Becherglas, ohne Wasserwechsel oder Luftfeinleiten, haben sich sechs kleine und ein altes Weibchen vollständig wieder erholt.

In diesem Versuch Nr. 6 wurde somit die Temperatur von 32 bis 35<sup>0</sup> 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunde lang ohne Schaden ertragen (mit Ausnahme der zwei besonders empfindlichen Individuen), dann begannen aber die Lähmungssymptome schon bei 35,5<sup>0</sup> und die meisten Individuen erholten sich nicht wieder in kälterem Wasser. Daraus, dass bei längerer Dauer des Versuchs das Maximum, welches noch ertragen wird, herabsinkt, kann die Vermuthung abgeleitet werden, dass bei noch längerer Dauer dasselbe noch mehr sinken würde. Ich habe auf weitere Versuche in dieser Richtung verzichtet, weil sie nur schwierig und unsicher ausführbar wären und für die hier zu entscheidenden Fragen ohne grossen Werth sein würden. Wenn es selbst gelänge, eine Art Stunden oder selbst Tage hindurch in einer bestimmten hohen Temperatur lebend zu erhalten, so würde daraus noch nicht geschlossen werden dürfen, dass sie auch im Stande ist, bei dieser Temperatur als Colonie auszuhalten, d. h. sich fortzupflanzen.

Es wird deshalb wichtiger sein, den Punkt zu bestimmen, bei welchem die Thiere auch bei kurzer Versuchsdauer zuerst gelähmt werden, also die Minimaltemperatur, bei welcher ein Absterben eintritt. Man kann dann wenigstens soviel mit Sicherheit sagen, dass die Vernichtung einer Colonie unfehlbar eintreten muss, sobald dieses Minimum für längere Zeit erreicht wird.

In diesem Sinne wurde noch der folgende Versuch unternommen, der hauptsächlich darüber Aufschluss geben sollte, ob nicht Bewohner grösserer Wassermengen eine geringere Resistenz gegen Wärme zeigen.

### Versuch 7.

Zehn Weibchen von *Polyphemus* theils mit Dauereiern, theils mit Brut, ferner eine *Sida crystallina*, mehrere *Diaptomus gracilis* und vier Weibchen von *Daphnella brachyura* wurden der allmäligen Erwärmung ausgesetzt.

Zeit	Temperatur	<i>Polyphemus</i>	<i>Daphnella</i> , <i>Sida</i> und <i>Diaptomus</i>
9 U. M.	15,50		
9 55	22		
10 25	28	Auffallend munter, purzeln am Boden übereinander, schiessen dann wieder auf- und abwärts u. s. w.	Alle schwimmen unruhig umher.
10 40	31,5		
10 47	32		
11 3	35	Kein Individ. gelähmt. Alle noch lebhaft.	Ebenso. Die <i>Sida</i> am Boden, die übrigen lebhaft.
11 7	35	Drei oder vier halb gelähmt am Boden.	Alle <i>Daphnellen</i> und die meisten <i>Diaptomus</i> gelähmt.
11 10	35	Zwei schwimmen noch umher.	
11 16	35,2	Ebenso.	Mehrere <i>Diaptomus</i> schwimmen noch umher.
11 30	34,6	Ebenso.	Ebenso.
12	31,5	Ebenso.	Ebenso.
2 30	23	Zwei ganz munter, acht todt.	Fünf <i>Diaptomus</i> ganz munter, die <i>Sida</i> und sämtliche <i>Daphnellen</i> todt.

Zunächst geht aus diesem Versuch hervor, dass *Sida* und *Daphnella* zarter sind, als *Polyphemus* und *Diaptomus*, da von Letzteren mehrere Individuen die Temperatur von 35° eine Viertelstunde lang aushielten und bei eintretender Abkühlung sich vollständig erholten, während die Ersteren starben. Weiter aber ergibt sich wieder, dass auch hier bei den härteren Arten individuelle Unterschiede vorkommen, denn von den 10 *Polyphemus* überlebten nur zwei, von der grösseren Anzahl von *Diaptomus* nur fünf.

Bestimmt man das Minimum als diejenige Temperatur der aufsteigenden Scala, bei welcher die Majorität der Versuchsthiere zuerst gelähmt wurde, und zieht man dabei nur die Versuche mit kurzer Dauer in Betracht, so erhält man vor Allem das Resultat, dass dieses Mini-

zum für verschiedene Arten verschieden ist, und zwar, dass es für Bewohner grösserer Wassermengen niedriger liegt, als für solche kleinerer und kleinster. Folgende Tabelle giebt darüber Aufschluss.

	Daphnella und Sida	Diaptom. gracilis	Polyphem.	D. pulex	Simocephalus	D. magna	D. similis	Moina rectirostris
Minimum, bei welchem Lähmung für die Majorität der Versuchsthiere eintrat.	35 <sup>0</sup>	35,2 <sup>0</sup>	35,2 <sup>0</sup>	37,8 <sup>0</sup>	37,8 <sup>0</sup>	37,9 <sup>0</sup>	37,9 <sup>0</sup>	42 <sup>0</sup>

Daphnella, Sida, Diaptomus gracilis und Polyphemus sind Sumpf- und Seebewohner und ertragen nicht über 35—35,2<sup>0</sup> C., Daphnia pulex, Simocephalus vetulus sind Sumpf- und Tümpelbewohner und ertragen nicht über 37,8<sup>0</sup>, Daphnia magna und similis sind Tümpel- und Pfützenbewohner und ertragen ebenfalls keine noch höhere Wärme, nur Moina rectirostris, eine ausschliessliche Pfützenbewohnerin stirbt erst bei 42<sup>0</sup>.

Es ist daraus ersichtlich, dass eine Anpassung an die den verschiedenen Wohnorten zukommenden Temperatur-Maxima — soweit sie möglich war — eingetreten ist. Damit ist aber nicht gesagt, dass diese Anpassungsgrenze nicht auch überschritten werden könnte, d. h. dass nicht eine Temperatur vorkommen könnte, welche die Colonie vernichtet. Leider kann ich nicht bestimmt sagen, ob dies in unserm Klima häufig oder doch zuweilen geschieht. Der ungewöhnlich kühle und regnerische Sommer 1879 hat es mir unmöglich gemacht, Temperaturmessungen zur Zeit der höchsten Hitze in Sümpfen und Wasserlachen vorzunehmen. Es ist indessen unwahrscheinlich, dass die Vernichtung von Daphnoidencolonien durch zu hohe Wassertemperatur bei uns irgend eine Rolle bei der Fixirung ihrer Generationsfolge spielt. Sümpfe mit mehreren Fuss Wassertiefe werden wohl sehr selten oder nie bis zu 35<sup>0</sup> C. erhitzt, und Lachen oder Pfützen mögen zwar wohl diese Temperatur erreichen, trocknen dann aber auch zugleich rasch aus, so dass das Austrocknen als die definitive Vernichtungsursache anzusehen ist. In heisseren Ländern aber mag auch Vernichtung der Colonie durch zu heisses Wasser vorkommen, ohne dass Austrocknen nachzufolgen braucht.

Für die oben angeführten speciellen Fälle plötzlichen Verschwindens einer Colonie kann hohe Wassertemperatur als Ursache vollkommen ausgeschlossen werden, wie weiter unten gezeigt werden soll.

## B. Feinde.

So zahlreich auch die Thiere sind, welche sich von Daphnoiden ernähren, so sehe ich doch keinen Grund zu der Annahme, dass sie allein je im Stande wären, der Vermehrung einer Colonie so absolute Schranken zu ziehen, wie dies zu hohe oder zu niedere Temperatur, oder auch Austrocknen des Wassers thun müssen. Noch weniger scheint mir eine alljährlich sich zu bestimmter Zeit wiederholende Vernichtung gewisser Arten durch ihre Feinde irgendwie wahrscheinlich.

Ich glaube dies deshalb nicht, weil die parthenogenetische Vermehrung aller Daphnoiden eine so ausserordentlich intensive ist, dass sie einer sehr starken Zerstörung die Waage halten muss.

Eine der am langsamsten sich vermehrenden Arten ist *Bythotrephes*. Obgleich nun die Blaufelchen des Bodensees (*Coregonus Wartmanni*) sich im Sommer und Herbst beinah ausschliesslich von dieser Polyphe-mide ernähren, und man ihren Magen zu dieser Zeit vollgepfropft findet von Hunderten von *Bythotrephes*, so wimmelt doch der See von ihnen und ihre Zahl wächst sichtlich in enormer Proportion bis zum Eintritt des Winters.

Man könnte sich wohl eine periodische Zerstörung von Daphnoiden-colonien so vorstellen, dass zu gewisser Jahreszeit gewisse Feinde Brut absetzen und dann also stärker zerstörend eingreifen. Dies ist auch thatsächlich der Fall, so z. B. beim Heranwachsen der jungen Fischbrut des Jahres, ist aber — soweit meine Erfahrungen reichen — nicht im Stande, die betreffende Daphnoiden-colonie zu vernichten oder auch nur sichtlich zu verkleinern.

Ein hübsches Beispiel dafür glaube ich im October 1876 in dem fischreichen Deegersee bei Lindau beobachtet zu haben. Während zu derselben Zeit in allen benachbarten Weihern und Sümpfen, in denen keine Fische gehalten werden, ungeheure Mengen von *Sida crystallina* vorkamen und zwar von jedem Alter und jeder Grösse, fehlten im Deegersee die grossen Exemplare gänzlich! Dagegen war aber eine unglaubliche Menge junger Siden vorhanden. Ich wüsste keine andere Erklärung für diese Erscheinung, als dass die grossen *Sida*-Individuen hier einer starken Verfolgung durch die Fische ausgesetzt gewesen sind, was aber nicht die Zerstörung der *Sida*-colonie zur Folge hätte, sondern nur eine Decimirung derselben zu Gunsten der jüngeren Thiere.

Ausser den meisten kleineren Fischen besitzen die Daphnoiden noch zahlreiche Feinde in niederen Thiergruppen.

Dahin gehören fast alle räuberischen Wasserinsecten und Insectenlarven, vor Allem die unzählbaren Schaaren von Ephemeridenlarven (besonders Chloeon), welche unsere Sümpfe bevölkern, die Larven der Libellen und diejenigen der kleineren Dytisciden, sodann die Cyprisarten, deren räuberische Thätigkeit man in Aquarien am besten beobachten kann, und die Hydra. Auch manche Strudelwürmer sind gefährliche Feinde der Daphnoiden; wenigstens habe ich einige Mesostomum Ehrenbergi wiederholt Hunderte von Daphnia pulex in ihren Schleimnetzen fangen und dann aussaugen sehen; sie allein tödteten buchstäblich alle Daphnien des betreffenden Aquariums.

Was aber im kleinen Raum eines Aquariums möglich ist, die völlige Ausrottung einer Daphniacolonie, das könnte auf dem natürlichen Wohnorte kaum je vorkommen. Sowohl das Mesostomum, als die meisten der genannten kleinen Daphnoidenfeinde sind keine, oder doch schlechte Schwimmer und können ihre Angriffe nur von festen Punkten aus unternehmen, vom Pflanzendickicht des Teichgrundes oder am Uferrand, es bleibt somit immer die ganze Zone des pflanzenfreien Wassers als Zufluchtsort für die Verfolgten.

Freilich giebt es auch ausser den Fischen noch schwimmende Feinde genug, schwimmende Phryganidenlarven, Wasserwanzen, und vor Allem die oft in Menge auftretenden Wassermilben.

Selbst Rotatorien können Daphnoiden gefährlich werden. Im Sommer 1878 fand ich eine grosse Colonie von Daphnia pulex von einer Brachionusart besetzt. Beinahe alle Individuen trugen bis zu 12 dieser relativ grossen Rädertiere auf sich. Dieselben sassen zum grössten Theil aussen auf der Haut, meist auf dem Rücken oder am Schalenrand und können da ihrem Träger wohl nicht viel Schaden angerichtet haben. Sie hatten sich mit dem klebrigen Secret ihrer Fussdrüse festgeheftet, welches als grünliche, feinkörnige Masse zurückblieb, wenn das Thier sich loslöste.

Ganz harmlos waren aber diese Gäste doch nicht; ich habe sie wiederholt in der Bruthöhle ihrer Wirthe angetroffen und dann waren die Eier der Daphnia zerstört und die Brachionus schienen das aufgelöste Ei zu fressen.

Indessen überlebten die Daphnien ihre Gäste, denn im October fand ich nur ganz vereinzelt Brachionus noch auf ihnen.

Viel gefährlichere Feinde sind Pilze und Protisten, von denen schon LEYDIG<sup>1)</sup> mehrere erwähnt hat. Auch P. E. MÜLLER theilt mit, dass die pelagischen Daphnoiden der nordischen Seen massenweise an einem

1) Naturgeschichte der Daphniden. p. 77.

Pilz (*Saprolegnia*) zu Grunde gehen, der sein Mycelium unter der Haut entwickelt, alle Organe mit seinen durchsichtigen Fäden bedeckt und endlich mit seinen fructificirenden Stengeln nach aussen durchbricht.

Ich selbst habe mehrerlei pflanzliche oder protistische Schmarotzer bei Daphnoiden gesehen, aber nie in solcher Menge, dass an ein Vernichten der Colonie zu denken gewesen wäre. Am häufigsten begegneten sie mir im Spätherbst, was wohl einerseits mit der grossen Anzahl der Daphnidenindividuen zusammenhängt, andererseits aber auch wohl mit der allmäligen Ausbreitung der Schmarotzer im Laufe der Generationen des Sommers.

Im November 1878 fand ich eine Colonie von *Daphnia pulex*, in welcher etwa drei Individuen von je 100 von einem Pilz befallen waren, der ebenfalls seine Fäden unter der Haut hersandte. Die Thiere waren schon fürs blosse Auge leicht kenntlich an gelbrothen Massen, die den Darm und die Ovarien umlagerten und bis in die Füsse hineindrangen. Sie bestanden aus Klumpen zahlloser Schaaren kleiner ovaler, stark lichtbrechender Körperchen, an denen sich eine homogene bläuliche Rinde und eine feinkörnige röthliche Märksubstanz unterscheiden liess.

Ogleich sich nun diese beträchtliche Liste der Daphnoidenfeinde gewiss noch erheblich vermehren liesse, glaube ich doch, dass ein Ausrotten einer Colonie lediglich durch Feinde nicht oder nur ganz ausnahmsweise (etwa durch Pilze in Gemeinschaft mit den übrigen Vertilgern) vorkommt. Ich kenne wenigstens keinen Fall, der mit einiger Wahrscheinlichkeit so zu deuten wäre.

Das oben erwähnte rasche Verschwinden einer *Polyphemus*- und einer *Daphnellacolonie* mitten im Sommer lassen diese Deutung nicht zu, wie eine nähere Analyse dieser Fälle zeigen wird.

Am 9. Juni 1876 beobachtete ich in dem Büchelweiher bei Lindau eine Colonie von *Polyphemus* in voller geschlechtlicher Fortpflanzung; unter der Masse von Weibchen befanden sich etwa doppelt so viele in Dauereibildung, als mit Brut. Am Ende des Monats war die zweigeschlechtliche Fortpflanzung wieder in die eingeschlechtliche übergegangen und die Zahl der Individuen hatte bedeutend abgenommen. Am 11. August war nicht ein einziges Individuum aufzutreiben und so blieb es bis zum 13. October, an welchem Tage wieder einige Jungfernwelbchen vorhanden waren.

Stünde dieser Fall allein für sich da, so wäre die Deutung einer Vernichtung durch Feinde nicht ausgeschlossen. Nun wimmelt es aber zu derselben Zeit, am 1. Juli, als *Polyphemus* zu verschwinden begann, an derselben Stelle des Weihers von *Daphnellen*, die sich in voller geschlechtlicher Fortpflanzung befanden, um im Laufe des Monats

dann ebenfalls zu verschwinden, denn auch von dieser Art fand ich am 11. August an derselben Stelle des Weihers und trotz genauestem Durchsuchen nicht ein einziges Exemplar mehr und so blieb es bis in den October hinein.

Wenn nun an derselben Stelle des Weihers zur selben Zeit (1. Juli) die eine Art im Niedergang, die andere im Aufgang begriffen ist, so wird man ersteren der Vernichtung durch Feinde kaum zuschreiben können, da die beiden etwa gleich grossen und gleich schwachen Arten auch dieselben Feinde haben werden. An ein Vertilgen der einen Art durch die andere ist aber deshalb nicht zu denken, weil die harmlose *Daphnella* dem räuberischen *Polyphemus* nachfolgte.

Es mag hier gleich angeschlossen werden, dass auch allzu hohe Wärme des Wassers nicht die Ursache des Verschwindens gewesen sein kann; einfach aus dem Grunde, weil — wie die oben mitgetheilten Versuche lehren — *Daphnella* noch empfindlicher gegen hohe Temperatur ist, als *Polyphemus*, beide Colonien aber am 1. Juli bei der gleichen Temperatur lebten, *Polyphemus* im Niedergang, *Daphnella* im Aufgang.

Nach alle diesem wird man zugeben, dass die Annahme regelmässig wiederkehrender, also periodischer Vertilgung durch Feinde zurückgewiesen werden muss. Die Vertilgung durch Feinde gehört also nicht mit unter die »Vernichtungsursachen«, in dem oben präcisirten Sinn.

Dagegen mögen noch manche Einflüsse dahin gehören, deren Wirkungen wir jetzt noch nicht recht einsehen können. So vor Allem die Veränderungen eines Wasserbeckens, welche durch die Wachstumsperioden der Wasserpflanzen bedingt sind.

Für eine *Daphniden*art, welche pflanzenfreies Wasser braucht, wird ein Sumpf nur so lange die passenden Existenzbedingungen bieten, als die Pflanzen, welche vom Boden emporsteigen, noch freien Raum übrig lassen.

Es ist mir in hiesiger Gegend oft aufgefallen, dass Colonien von *Daphnia pulex*, welche im ersten Frühjahr Hunderttausende von Individuen enthielten, etwas später im Jahr spurlos verschwunden waren.

Derselbe Tümpel z. B., der im März 1876 Massen von Jungfernweibchen, aber auch bereits einige Männchen und Sexualweibchen enthielt, enthielt am 21. Juni desselben Jahres keine *Daphnia pulex* mehr. Er hatte sich inzwischen insofern verändert, als er statt einer offenen Wasserfläche jetzt eine dichte Decke von Wasserlinsen auf sich trug.

Ich möchte vermuthen, dass das Verschwinden der Art mit dieser Pflanzenwucherung zusammenhing. Die Vernichtung der Colonie braucht ja nicht directe Folge der Pflanzenwucherung zu sein, sondern mehr

eine indirecte, indem z. B. gewissen Feinden dadurch eine unbeschränkte Macht gegeben wird; ich erinnere an das oben erwähnte Mesostomum.

Viel eingreifender noch müssen solche Pflanzen wirken, welche im Laufe des Sommers ein kleines Wasserbecken geradezu ausfüllen, wie man dies an kleinen Sümpfen häufig beobachten kann. Die beiden Arten: *Polyphemus oculus* und *Daphnella brachyura* verschwanden so aus meinem Tümpel Nr. 4 im Sommer 1877, während die *Elodea canadensis* das Wasserbecken mehr und mehr ausfüllte und wohl ohne Zweifel in Folge dieser Wucherung, da sie in andern Jahren (auch den folgenden) den ganzen Sommer aushielten.

Die Resultate dieses Abschnittes stellen sich demnach folgendermassen: Als periodische Vernichtungsursachen für Daphnoidencolonien können gelten:

- 1) Zu niedrige Temperatur.
- 2) Zu hohe Temperatur (wenigstens in wärmeren Zonen).
- 3) Austrocknen.
- 4) Erstickender Pflanzenwuchs in Verbindung mit Feinden.

Alle diese Momente können für bestimmte Arten mehr oder weniger regelmässig eintreten und dadurch einen Einfluss auf die Feststellung ihres Generationencyclus ausüben, wie später noch näher dargelegt werden soll. Möglich, dass noch ein fünftes Moment in Betracht kommt, nämlich zu hoher Salzgehalt. Doch besitze ich keine Erfahrungen über Salzwassercolonien. Fäulniss des Wassers gehört nicht hierher, da sie immer nur sporadisch, nie in allen oder den meisten Wohnstätten einer Art vorkommt und ebensowenig mit irgend welcher Regelmässigkeit eintritt.

#### IV. Die Entwicklungsbedingungen der Dauereier.

Dass die Dauereier der Daphnoiden lange Zeit, zum mindesten den Winter über entwicklungsfähig bleiben, dass sie eintrocknen und einfrieren können, ohne darunter zu leiden, ist bekannt. Dagegen fehlte es bisher an der genaueren Kenntniss der Bedingungen, unter welchen die volle Entwicklung des Embryos eintritt, man kannte nicht die durchschnittliche Dauer der Latenzperiode, man wusste nicht, ob die Dauereier sich nicht unter günstigen Umständen auch sofort nach der Ablage entwickeln können und ebensowenig ob nicht die dem Ei inwohnende Tendenz zu einer Latenzperiode von bestimmter Dauer abgekürzt werden könne durch irgend welche äussere Einflüsse.

Für die Beurtheilung des Daphnoidencyclus ist aber eine Kenntniss dieser Punkte wichtig. Bei polycyclischen Arten, z. B. bei *Moina*, bei welcher sehr bald nach Gründung der Colonie schon Dauereier abgelegt werden, handelt es sich darum, beurtheilen zu können, ob diese Eier bei längerer Dauer der betreffenden Pfütze ausschlüpfen können. Es würden dann zwei Cyclen übereinander greifen u. s. w.

Ich habe nun, um mich über die Hauptpunkte, welche hier in Betracht kommen, ins Klare zu setzen, einige Versuche angestellt, die ich in Kürze mittheilen will.

Ich schicke voraus, dass, soweit meine Erfahrungen reichen, die Dauereier der Daphnoiden unmittelbar nach erfolgter Befruchtung die Furchung durchlaufen, dann aber in der Entwicklung stehen bleiben, wahrscheinlich also auf dem Blastulastadium. So verhält es sich bei *Bythotrephes* und *Polyphemus*<sup>1)</sup>, so nach Herrn Dr. SPENGLER's brieflicher Mittheilung bei *Evadne*, so finde ich es auch bei *Moina* und *Daphnia*.

Es fragt sich nun zunächst, ob das Stehenbleiben der Entwicklung unter allen Umständen stattfindet, und wenn dies der Fall, welches das Minimum der Latenzperiode ist. Da eine Weiterentwicklung der Embryonalanlage nur im Wasser möglich ist, so knüpft sich daran die Frage, ob eine Entwicklung der Dauereier eintritt, wenn dieselben von der Ablage an im Wasser bleiben.

Bekanntlich ist Letzteres bei den Eiern mehrerer Phyllopoden nicht der Fall. Die Eier von *Apus* entwickeln sich nach BRAUER nur, wenn sie vorher eingetrocknet waren und ebenso nach SPANGENBERG die von *Branchipus*.

Bei *Moina*- und bei *Daphnia*-Arten erfolgt die Entwicklung auch ohne vorheriges Eintrocknen, wie die folgenden Versuche beweisen, bei welchen die Dauereier vom Moment der Eiablage bis zum Ausschlüpfen des Embryo stets unter Wasser und zwar am Boden des betreffenden Gefässes gelegen haben.

1) Ich muss meine frühere Angabe, dass die Dauereier von *Polyphemus* ihre Embryonalentwicklung noch nicht im Brutraum der Mutter beginnen (siehe: diese »Beiträge« II) dahin verbessern, dass dies dennoch der Fall ist. Den Process der Furchung selbst habe ich zwar nicht beobachtet, wohl aber das Resultat desselben: die Keimbaut. Am zweiten Tag bedecken Zellen die Oberfläche des Eies, welche sich polygonal abplatten, nicht ganz leicht sichtbar sind, aber mit voller Bestimmtheit nachweisbar. In diesem Zustand wird das Ei gelegt und bleibt der Keim latent.

Versuch 1. *Moina paradoxa*.

Dauereier		Temperatur des Wassers	Zeit des Ausschlüpfens des Embryo	Zahl der ausgeschlüpften Jungen	Dauer der Entwicklung
Zahl der Ehippien	Ablagezeit				
?	16. Juni	ungefähr 20° C. im Mittel	17. bis 19. Juli	3 Weibchen	30—32 Tage
?	17. Juni		25. bis 27. Juli	9 Weibchen	37—39 Tage
	3. September	10—17°	12. September	2 Weibchen	10 Tage
30	12. bis 19. November		bis zum 9. Januar	0 Weibchen	
100	19. bis 29. November		bis zum 9. Januar	0 Weibchen	

Versuch 2. *Daphnia pulex*

Dauereier		Temperatur des Wassers	Zeit des Ausschlüpfens des Embryo	Zahl der ausgeschlüpften Jungen	Dauer der Entwicklung
Zahl der Ehippien	Ablagezeit				
6—8	13. bis 25. April	10—15° C.	12. Mai	4 Weibchen	zwischen 18 und 31 Tagen
Viele	1. bis 12. Juni	vermuthlich etwa 14—20°	5. Juli	4 Weibchen	zwischen 30 und 41 Tagen
Viele	1. bis 12. Juni		18. Juli	4 Weibchen	zwischen 35 und 47 Tagen
Viele	September und October	10—17°	22. December bis 19. Januar	27 Weibchen	zwischen 60 und 80 Tagen etwa
27	1. bis 7. November	10—17°	bis zum 9. Januar	0 Weibchen	

Diese Versuche genügen, um die beiden Thatsachen festzustellen, dass die Eier sich auch ohne Austrocknen entwickeln können, dass aber dabei die Latenzperiode nie vollständig ausfällt, wenn sie auch bedeutend abgekürzt werden kann. Bei *Moina* beträgt der kürzeste Zeitraum von der Ablage des Eies bis zum Ausschlüpfen 10 Tage (3. bis 12. September), davon kommen auf die Embryonalentwicklung höchstens etwa 5 Tage, so dass die Latenzperiode nur 5 Tage dauerte. Obgleich die Temperatur des Wassers nicht in allen Fällen genau bestimmt wurde, so kann man doch leicht abnehmen, dass die ziemlich verschiedene Dauer der Latenzperiode nicht von Temperaturunterschieden herrührt, sondern in den Eiern selbst ihren Grund haben muss. Die Versuchsgläser wurden stets an der Nordseite eines im Sommer sehr kühlen Zimmers hinter geschlossenen Fenstern aufbewahrt. Die Wassertemperatur kann deshalb in den Monaten Juni, Juli und Anfang September nicht über 20° C. und nicht unter 14° C. betragen haben. Der Unterschied von der Zimmertemperatur der

Wintermonate (10—17,5° C.) erscheint um so weniger erheblich, als sich später zeigen wird, dass höhere Wärmegrade allein durchaus nicht im Stande sind, die Latenzperiode abzukürzen.

Zu einer genaueren Präcisirung der unter bestimmten Temperaturen durchschnittlich eingehaltenen Latenzdauer reichen diese Versuche nicht aus. Man wird aber aus ihnen den Schluss ziehen dürfen, dass bei polyphyletischen Arten im Sommer ein Uebereinandergreifen zweier Cyclen sehr wohl vorkommen kann, sowie dass die Entwicklung eines zweiten Cyclus nach Ablauf des ersten auch dann eintreten kann, wenn kein Austrocknen stattfand.

Ein weiterer zu entscheidender Punkt war der, ob durch Wärmedifferenzen eine Abkürzung der Latenzperiode herbeigeführt werden kann.

Dass Erhöhung der Temperatur bis 32° C. dazu nicht im Stande ist, beweist der folgende Versuch, der mehrmals mit demselben negativen Resultat wiederholt wurde.

### Versuch 3. *Daphnia pulex*.

Wintereier, welche Ende October abgelegt, und dann vom 2. bis 7. November getrocknet worden waren, wurden am 7. November in einem Becherglas mit kaltem Wasser ins Wasserbad gesetzt und allmählig bis zu 32° C. erwärmt. Die Temperatur blieb in den folgenden Tagen nicht immer constant, betrug während des Tages 25—32° C., sank aber während der Nacht mehrmals bis zu 20° C. herab.

Bis zum 25. November schlüpfte keine *Daphnia* aus.

Während also höhere Temperatur die Entwicklung nicht beschleunigt, erfolgt dies mit ziemlicher Sicherheit durch niedere Temperatur, wenigstens bei den Eiern von *Daphnia pulex* und Verwandten. Lässt man dieselben einfrieren, so entwickeln sich bei nachfolgendem Aufthauen stets einige Junge (bei Zimmertemperatur) und zwar auch dann, wenn die getrockneten Eier noch nicht den ganzen Winter gelegen haben. Sie verhalten sich also ähnlich, wie nach den interessanten Versuchen BRAUER'S die Eier gewisser Phyllopoden (*Apus productus* u. a. m.).

Es wurden mehrere derartige Versuche angestellt, so:

### Versuch 4. *Daphnia pulex*.

Eine grössere Anzahl Ehippien vom Ende October, welche vom 2. bis 7. November trocken gelegen hatten, wurden am 7. November

mit Wasser übergossen und bei Zimmertemperatur (40—17° C.) aufbewahrt. Es entwickelte sich kein Junges daraus bis zum 9. Januar.

Eine andere Partie Ephippien des gleichen Ursprungs, welche bis zum 2. December ganz gleich behandelt worden waren, wurden am 2. und 3. December dem Frost ausgesetzt, so zwar, dass sie in einen Eisklotz einfroren. Nach dem Aufthauen in Zimmertemperatur erschienen schon am 5. December fünf junge *Pulex*weibchen, denen am 10. noch drei nachfolgten.

#### Versuch 5. *Daphnia pulex*; *Simocephalus vetulus*.

Eine grössere Anzahl Ephippien von den beiden genannten Arten, welche in der ersten Hälfte des November abgelegt worden waren, wurden — ohne vorher getrocknet zu sein — am 18. November auf Eisstückchen gestreut, welche innerhalb 6 Stunden schmolzen.

Der Versuch wurde nun in zwei Theile getheilt:

#### A

wurde vom 18. bis zum 25. November im Wasserbad auf einer Temperatur von 20—28° C. gehalten, entwickelte aber während dieser 8 Tage keine Junge, er wurde sodann bei Zimmertemperatur aufbewahrt, um zu sehen, ob die Eier nicht etwa abgestorben seien in Folge der höheren Temperatur; erst am 7. Januar schlüpften 2 *D. pulex* aus.

#### B

wurde bei Zimmertemperatur aufbewahrt und ergab:

25. November: 2 *Simocephalus*.

26. November: 11 *D. pulex*.

Am 3. December wurden die Ephippien abermals dem Einfrieren unterworfen, thauten am 4. December wieder auf und ergaben am:

8. December: 5 *D. pulex*.

9. December: 6 *D. pulex*.

13. December: 30 *D. pulex*.

#### Versuch 6. *D. pulex*, *Ceriodaphnia quadrangula* und *Simocephalus vetulus*.

Zahlreiche Ephippien desselben Ursprungs wie in Versuch 5 wurden am 18. November ebenso auf Eisstückchen gestreut und dann das Gefäss in eine Kältemischung von Salz und Eis gestellt. Bis zum Mittag des 19. war alles Eis geschmolzen und der Versuch wurde von nun an bei gewöhnlicher Zimmertemperatur aufbewahrt.

Am 25. November waren ausgeschlüpft: 12 Weibchen von *Simo-*

cephalus, 4 von *Daphnia pulex* und 4 von *Ceriodaphnia quadrangula*. Später folgte noch eine Anzahl *Simocephalus* nach bis zum 2. December.

Aus dem Versuch 5 A wird der Schluss zu ziehen sein, dass ein kurzes (6tägiges) Austrocknen der Eier keine Abkürzung der Latenzperiode herbeiführt; aus 5 B der Schluss, dass auch ein nur 2tägiges Einfrieren die Latenzperiode sofort beendigen kann. In Versuch 5 hatte sogar eine nur sechsstündige Einwirkung der Temperatur von 0° denselben Erfolg.

Zugleich aber lehrt dieser Versuch, dass höhere Temperatur (20—28° C.) den günstigen Erfolg des Einfrierens wieder aufhebt. Doch scheinen individuelle Verschiedenheiten der Eier mitzuspielen, da in Versuch 5 B nach dem ersten Einfrieren nur 13 Junge ausschlüpfen und dann ein Stillstand eintrat, der erst durch ein abermaliges Einfrieren gelöst wurde. Allerdings ist hier auch die Auslegung zulässig, dass der erste Frost die Eier nicht alle gleichmässig getroffen hatte, da sie nur auf die Eisstücke daraufgestreut worden waren.

Die Wirkung rascher Temperatursteigerung, wie sie durch Einfrieren und Aufthauen und Erwärmen bis zur Zimmertemperatur gesetzt wird, scheint nicht auf die Eier aller Arten gleich energisch zu wirken. Ich habe wenigstens Dauereier von *Moina* mehrfach einfrieren lassen und nachher im Laufe eines Monats keine Brut erhalten. In einem Falle schlüpfte ein Junges aus, aber auch erst nach 16 Tagen. Ich theile diesen letzten Versuch hier mit:

#### Versuch 7. *Moina paradoxa*.

Etwa 30 Ehippien, vom 29. November bis 10. December abgelegt, wurden unter Wasser aufbewahrt, zuerst im Zimmer, dann am 13. December bei — 7,5° C. vor dem Fenster. Am 14. December wurden sie durch langsames Aufthauen wieder aus dem Eisklumpen gelöst, in den sie eingefroren waren und bei Zimmertemperatur aufbewahrt. Erst am 31. December schlüpfte ein Junges aus.

Für die Eier der sumpfbewohnenden Daphninen wird aus diesen Eisversuchen zu schliessen sein, dass sie durch ein- oder mehrfaches Einfrieren im Laufe des Winters zu sofortiger Entwicklung disponirt werden, sobald nach dem Aufthauen das Wasser sich bis auf einen gewissen noch nicht näher bestimmten Punkt erwärmt. Es werden also dann binnen kurzer Zeit eine grosse Menge von jungen Thieren ihre Eihüllen verlassen.

Aehnlich wie das Einfrieren scheint anhaltendes Austrocknen zu wirken. Werden Eier, welche ein oder mehrere Jahre

lang<sup>1)</sup> trocken aufbewahrt wurden mit Wasser von gewöhnlicher Zimmertemperatur angesetzt, so erscheinen die Jungen rasch hintereinander, bei Moina z. B. nach 8—12 Tagen. Es kann auch dann noch Nachzügler geben; diese beruhen aber darauf, dass die ausgetrockneten und mit Luft gefüllten Ephippien, welche stets oben schwimmen, leicht aufs Trockne gerathen und ihre Entwicklung erst wieder fortsetzen, wenn sie von Neuem ins Wasser gelangen.

Man wird sonach annehmen dürfen, dass auch solche Dauereier, welche im Frühling oder Sommer abgelegt wurden, also niemals dem Frost ausgesetzt waren, wenn sie nur stark ausgetrocknet sind, zu sofortiger Entwicklung disponirt sind, sobald sie ins Wasser gerathen.

In Bezug auf die in Ephippien eingeschlossenen Dauereier der Daphninen dürfen somit folgende Sätze als sichergestellt betrachtet werden:

1) Dauereier, welche im Wasser abgelegt und unter Wasser aufbewahrt wurden, entwickeln sich höchst ungleichmässig, zuweilen schon nach 10 Tagen, meist aber erst nach einem, zwei, drei oder noch mehr Monaten; ebenso verhalten sich Eier, welche nur einige Tage trocken gelegen haben. Dies heisst also: dass die Dauer der Latenzperiode, soweit sie lediglich durch die Disposition des Eies bedingt wird, bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen ist.

2) Die Latenzperiode kann abgekürzt werden:

- a. durch vollständiges Austrocknen der Eier;
- b. durch Einfrieren der Eier mit nachfolgender Temperatursteigerung auf 10—17° C. (möglicherweise auch schon bei niederer Temperatur).

3) Die Latenzperiode wird nicht abgekürzt:

- a. durch unvollkommenes Austrocknen der Eier;
- b. durch Temperaturen über 20° C.

---

Im Anschluss an diese Untersuchungen möchte ich hier noch auf ein verschiedenes Verhalten der Ephippien bei Moina einerseits und bei Daphnia und Verwandten andererseits aufmerksam machen, welches auf einer hübschen Anpassung zu beruhen scheint.

Die Ephippien von Moina nämlich sinken stets unter, wenn

1) Aus Schlamm, welcher drei Jahre lang trocken im Zimmer gelegen hatte und während dieser ganzen Zeit niemals angefeuchtet worden war, entwickelten sich noch zahlreiche Moinen.

sie vom Thier abgestreift werden, und man findet deshalb in einem Moina-Aquarium den Boden besät mit weissen Ehippien. Die Ehippien schwimmen erst, nachdem sie einmal gründlich ausgetrocknet worden sind. Die zelligen Räume zwischen den beiden Blättern des Ehippiums füllen sich dann mit Luft. Wenn man getrockneten Moina-Schlamm mit Wasser übergiesst, so kommen alle Eier an die Oberfläche, gerade so wie bekanntlich die Eier der Phyllopoden.

Ganz anders bei *Daphnia* und ihren nächsten Verwandten: *Scapholeberis*, *Ceriodaphnia* und *Simocephalus*. Auch hier können zwar die frisch abgestreiften Ehippien zu Boden sinken und sie thun dies an gewissen Localitäten auch in Masse, aber nur dann, wenn sie nicht zuvor in Berührung mit der Luft gekommen sind. Sobald aber eine *Daphnia* mit ihrem Ehippium die Oberfläche des Wassers berührt hat, adhärirt die Luft an ihr — wie schon RAMDOHR beobachtete — und oft so hartnäckig, dass sie nicht wieder untertauchen kann. Sie häutet sich dann an der Oberfläche und das Ehippium erhält sich schwimmend.

Massen von Ehippien gelangen so auf die Wasserfläche, unmittelbar nachdem sie abgelegt wurden, wie ich sie denn auch thatsächlich nicht nur bei *Daphnia*-Arten, sondern in ungeheurer Menge bei *Ceriodaphnia quadrangula* auf der Oberfläche eines Sees zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung angetroffen habe.

Die nächste Ursache dieser Verschiedenheit liegt darin, dass bei *Moina* die Eier im Verhältniss zum Ehippium grösser sind, das leichte Ehippium also von ihnen -zu Boden gezogen wird; ferner darin, dass die Luft der Moinaschale weit weniger leicht anhaftet, als der *Daphnia*-schale; die tiefere Ursache aber wird man wohl darin sehen müssen, dass für *Moina* das Schwimmvermögen frisch abgelegter Ehippien überflüssig ist, während für *Daphnia* und Verwandte ein wesentlicher Vortheil damit verknüpft ist. Die Moinen leben in Pfützen und Lachen, welche immer von Zeit zu Zeit wieder austrocknen. Die am Boden liegenden Wintereier können dann mit Schlammstückchen durch Thiere aller Art verschleppt werden. *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Simocephalus*, *Scapholeberis* und andere bewohnen zum Theil tiefere Gewässer, die nie austrocknen; sie haben somit in den schwimmenden, den Vögeln sehr leicht sich anhängenden Ehippien ein vortreffliches Verbreitungsmittel erlangt, ohne welches sie von vielen ihrer Wohnorte gar nicht sich ausbreiten könnten.

---

Alles bisher Vorgebrachte bezog sich nur auf die Dauereier derjenigen Daphnoiden, welche Ehippien hervorbringen.

Wie früher <sup>1)</sup> schon gezeigt wurde, besitzen aber die meisten Daphnoiden keine Ephippien. Ausserhalb der kleinen Gruppe der Daphninae finden sich so künstlich eingerichtete Schutzvorrichtungen für die Eier nur noch bei einigen Lynceiden vor, doch weniger ausgebildet. Die Sidinen lassen ihre Eier ins Wasser fallen, umhüllt von einer minimalen Schicht klebrigen Stoffes, mittelst dessen sie fremden Körpern auf dem Grund anhaften, Polyphemus versieht seine Eier mit einer dickeren Gallertschicht, Leptodora, Bythotrephes und Evadne schützen sie nur durch eine dicke, doppelte hornige Schale und nur die Lynceiden zeigen wieder die Tendenz, die abgestreifte Haut des Mutterthieres als Schutz für das Ei zu verwerthen und es kommt hier zum Theil sogar zur Bildung von Ei-Logen.

Wie verhält es sich nun mit allen jenen Eiern, welche nicht in einem Ephippium abgelegt werden? unter welchen Bedingungen entwickeln sie sich? wo gerathen sie überhaupt hin und wie werden sie verbreitet?

Ausser dem Wenigen, was ich selbst früher schon mitgetheilt habe, wissen wir leider darüber so gut wie Nichts; auch war ich seither nicht in der Lage, darüber weitere Beobachtungen anzustellen.

Für Leptodora, Polyphemus, Sida, Daphnella, Bythotrephes habe ich angegeben, dass sie unter normalen Verhältnissen langsam zu Boden sinken; sie sind um ein Weniges schwerer als Wasser und schwimmen nur dann an der Oberfläche, wenn sie vorher an die Luft gebracht worden waren. Wir dürfen also annehmen, dass sie sich meistens in den Schlamm einbetten und dort ihre Latenzperiode durchmachen.

Dort werden sie in der Regel weder einfrieren, noch austrocknen, sondern im Wasser selbst ausharren und so wird auch Einfrieren und Austrocknen bei ihnen nicht den gewöhnlichen Anstoss zur Entwicklung abgeben können, sie werden vielmehr nach Ablauf einer gewissen Latenzperiode von bestimmter Dauer sich entwickeln, ähnlich wie die überwinternden Puppen vieler Schmetterlinge erst nach bestimmter Latenzdauer sich entwickeln, und sich durch Wärme nur wenig »treiben« lassen. Uebrigens können alle diese Eier unter Umständen dem Eintrocknen und Einfrieren ausgesetzt werden und in vielen Sümpfen und selbst Seen wird dies sogar oft vorkommen durch das Zurücktreten des Wassers von dem Ufer im Winter. Dass jedenfalls alle diese Arten das Eintrocknen vertragen, beweisen zuerst die oben mitgetheilten Erfahrungen, welche ich in meinen künstlichen Sümpfen an Polyphemus und Daphnella machte. Beide Arten erschienen wieder,

1) Siehe diese »Beiträge«. Abhandlung II. p. 402. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. p. 446.

obgleich die Stümpfe einen ganzen Winter hindurch trocken gelegen hatten. Weiter aber schliesse ich es aus einer von FRIČ<sup>1)</sup> mitgetheilten Thatsache. Viele der grossen, böhmischen Fischteiche werden alle drei Jahre ganz trocken gelegt und mit Gras und Getreide besäet. Nichtsdestoweniger enthalten sie immer wieder dieselbe Daphnoiden-Fauna, wie andere Teiche, welche nie abgelassen werden. Unter ihren Bewohnern befinden sich nun gerade auch Arten mit ephippiumlosen Dauereiern, nämlich *Sida crystallina*, *Daphnella brachyura* und *Leptodora hyalina*.

### V. Zusammenfassung der gewonnenen Thatsachen.

Aus vorstehenden Untersuchungen geht hervor, dass ein- und zweigeschlechtliche Generationen in verschiedener Weise bei den Daphnoiden miteinander abwechseln und dass der Modus ihres Wechsels in auffallender Beziehung zu den äussern Lebensverhältnissen steht. Je nachdem Vernichtungsursachen (Kälte, Austrocknen u. s. w.) mehrmals im Jahr oder nur einmal oder gar nicht die Colonien einer Art heimsucht, finden wir Daphnoiden mit mehrfachem *Cyclus* innerhalb eines Jahres oder mit einem *Cyclus*, oder schliesslich sogar Arten oder wenigstens einzelne Colonien dieser Arten, welche gar keinen *Generationscyclus* mehr erkennen lassen und wir können danach *polycyclische*, *monocyclische* und *acyclische* Arten unterscheiden.

Damit sind indessen die Verschiedenheiten in der *Generationsfolge* noch keineswegs erschöpfend bezeichnet, besonders stuft sich die Gruppe der *polycyclischen* Arten noch vielfach ab und zwar — soweit wir es beurtheilen können — entsprechend den feineren Abstufungen der Lebensverhältnisse, vor Allem nach dem häufiger oder weniger häufigen Eintreten von Vernichtungsursachen. Die beste und wissenschaftlich genaueste Eintheilung der verschiedenen *Cyclus*-formen wäre nicht die eben gegebene, sondern diejenige, welcher die Zahl der ein- und zweigeschlechtlichen Generationen zu Grunde läge, wie sie bei den verschiedenen Arten in ihrer Aufeinanderfolge den *Cyclus* ausmachen. Dazu fehlt indessen noch eine genügende Anzahl von genauen Beobachtungen.

### Die polycyclischen Arten.

Wenn man die Daphnoiden nach ihrem Wohnort in Pfützen-, Sumpf- und See- (Meeres-) Bewohner eintheilt, so gehören alle Pfützen-

1) »Ueber die Crustaceen-Fauna der Wittingauer Teiche etc.« Sitzungsberichte d. k. b. Gesellschaft d. Wissenschaften. 1873.

und die meisten Sumpfbewohner zu den polycyclischen Arten. Versteht man unter der Dauer eines Generationscyclus die Zahl der Generationen vom Dauerei bis wieder zum Dauerei, so besitzen die Pfützenbewohner den kürzesten Cyclus, die Sumpfbewohner aber einen längeren, einige von ihnen sogar einen schon so vielgliedrigen, dass er unter ungünstigeren äussern Verhältnissen nur einmal im Jahr sich abspielen kann und damit eine Art, welche ursprünglich polycyclisch ist, zur Monocyclie gezwungen wird.

Die Generationsfolge der Pfützenbewohner gestaltet sich bei den beiden am genauesten untersuchten Moina-Arten am kürzesten, denn der Cyclus, wenn man ihn in dem eben angegebenen Sinne fasst, bestünde hier nur aus zwei Generationen. Bei Moina ist nur die erste, aus den Dauereiern hervorgehende Generation rein eingeschlechtlich, schon die folgende enthält zahlreiche Geschlechtsthiere, neben welchen aber auch noch parthenogenesirende Weibchen vorkommen. Von Letzteren geht dann die Bildung einer dritten Generation aus, die ebenfalls wieder zum grösseren Theil aus Geschlechtsthieren, zum weit kleineren aus Jungfernweibchen besteht. Noch mehrere Generationen können dann ferner aus einander hervorgehen, alle — soweit sie verfolgt wurden — in derselben Weise zusammengesetzt.

Man wird also genauer sagen müssen: der Generationscyclus dieser Arten kann schon mit zwei Generationen beendet sein, einer ersten eingeschlechtlichen und einer zweiten ein- und zweigeschlechtlichen, welche Letzterer aber noch eine unbestimmte Reihe gemischter Generationen nachfolgen kann. Es ist zweckmässig nur die ersteren als den Generationscyclus im engeren Sinn zu bezeichnen, die ganze Reihe von Generationen aber von der Gründung einer Colonie aus Dauereiern bis zu ihrem Untergang als Colonieperiode zu bezeichnen.

Offenbar entspricht dieser Fortpflanzungsmodus sehr genau den Lebensbedingungen der beiden Moina-Arten.

Die erste Generation vervielfältigt sich in wenigen Tagen auf das Zehn- bis Zwanzigfache und diese neuerzeugte zweite Generation sorgt sofort für die Sicherung der Colonie durch Hervorbringung von Dauereiern. Schon drei Wochen nach dem ersten Regen, der die ausgetrocknete Pfütze füllte, kann die Erhaltung der Art einem abermaligen Austrocknen gegenüber sichergestellt sein, und jede weitere Woche, welche der Colonie gegönnt wird, vermehrt die Anzahl der Dauereier, während zugleich ununterbrochene Jungfernzeugung für Erhaltung und Vermehrung der lebenden Individuen Sorge trägt.

Dieser erste Fall ist zugleich der einfachste und in Bezug auf seine

Ursachen der klarste. So genau und auffallend hier auch die Beziehung zu den äussern Lebensbedingungen ist, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass ein directer Zusammenhang zwischen beiden nicht besteht, dass momentane äussere Einwirkungen auf die Ein- oder Zweigeschlechtlichkeit der Generationen ganz ohne Einfluss sind. So oft und unter welchen äussern Umständen auch die Versuche wiederholt wurden, immer zeigte sich die gleiche Art der Generationsfolge und der Schluss ist unvermeidlich, dass dieselbe hier in der Constitution der Art selbst begründet liegt, dass sie ein für allemal fixirt ist und unter allen Umständen in derselben Weise eintritt. Ich betone dies besonders deshalb, weil es ein Licht auf die zweite Art der Generationsfolge wirft, die weniger scharf ausgeprägt, wechsellvoller und deshalb auch schwieriger in ihren wahren Ursachen zu erfassen ist.

Diese zweite Form der Generationsfolge findet sich bei denjenigen polycyclischen Arten, welche nicht ausschliesslich die kleinsten Wasseransammlungen bewohnen, sondern vorwiegend grössere, also weniger Pfützen und Regenlachen, als tiefere Wasserlöcher, Gräben und Sümpfe. Sie unterscheidet sich von der ersten durch die Zahl der rein eingeschlechtlichen Generationen; es folgen deren mehrere aufeinander, ehe zweigeschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Die Zahl der eingeschlechtlichen Generationen ist offenbar je nach der Art verschieden, bei *Daphnia pulex* sind es deren zwei bis vier, bei *Polyphemus* schwerlich mehr als zwei, bei *Daphnella* aber wahrscheinlich wieder mehr. Von der Zahl der rein eingeschlechtlichen Generationen, natürlich auch von der Schnelligkeit, mit welcher sich dieselben folgen und von der Zeit, welche der ganzen Art gegeben ist, muss es abhängen, ob mehrere Generationscyclen sich im Jahre abspielen können oder nur ein einziger.

*Daphnella brachyura* tritt im Bodensee stets nur monocyclisch, in den benachbarten Sümpfen aber oft polycyclisch auf und es ist sehr wahrscheinlich, dass gar manche dieser Arten, welche im Süden von Deutschland die Zeit zu zwei Cyclen noch finden, im Norden nur einen Cyclen durchlaufen können. Mit Sicherheit wird man dies von den arktischen Daphnien annehmen können. Dass diese noch unter dem 80° nördlicher Breite vorkommen, ist mir aus mündlicher Mittheilung meines Freundes, Herrn Dr. BESSELS, dem kühnen Theilnehmer an der Polaris-Expedition vom Jahre 1871—1872, bekannt<sup>1)</sup>. Auch in Island

1) In dem nach Abschluss des Manuscriptes erschienenen grossen Reisewerke von EMIL BESSELS: »Die amerikanische Nordpol-Expedition« findet sich

kommt eine Daphnia-Art vor, und zwar *D. hyalina*, die Bewohner in unserer Seen, wie ich aus einigen isländischen Exemplaren ersehe, welche ich der Güte des Herrn von ROUGEMONT verdanke. Allerdings ist diese letztere Art auch bei uns monocyclisch.

Alle Arten, welche in der vierten oder fünften Brut schon Dauereier hervorbringen, werden unter günstigen klimatischen und meteorologischen Verhältnissen zwei oder mehr Cyclen im Jahr durchlaufen können. Es wird dies zuerst vom Eintritt des Frühjahrs abhängen und von der mit ihm verbundenen bestimmten Höhe der Wassertemperatur, bei welcher die überwinterten Eier ihre Brut entlassen. Damit ist also der Anfang des ersten Cyclus gegeben und nach den oben mitgetheilten Daten über *Polyphemus* und *Daphnella* darf man vermuthen, dass dieser Anfang nicht für alle Arten gleichzeitig erfolgt, sondern dass die Dauereier verschiedener Arten bei verschiedener Temperatur sich entwickeln. Diese Annahme wird noch wesentlich gestützt durch die im Mai 1879 gemachte Beobachtung, dass die Sexualperioden von *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus* und *Chydorus sphaericus* zwar gleichzeitig in demselben Sumpfe eintraten, die von *Ceriodaphnia reticulata* aber etwas später und die von *Daphnia longispina* noch später.

Die Schnelligkeit, mit welcher die Bruten einer neugegründeten Colonie aufeinander folgen, hängt wesentlich von der Wassertemperatur ab und so wird also eine zweite, wenn auch bedeutend geringere Ursache der zeitlichen Schwankungen im Eintritt der Sexualperiode in den ferneren Witterungsverhältnissen liegen, welche die neugegründete Colonie treffen und man wird sich nicht wundern dürfen, wenn z. B. bei *Daphnia pulex* die erste Geschlechtsperiode des Jahres bald in den März, bald in den Mai oder Juni fällt, und zwar nicht nur an verschiedenen Localitäten während desselben Sommers, sondern auch an derselben in verschiedenen Jahren. Von der Zeit aber, in welcher die neuen Dauereier abgelegt werden, muss es in erster Instanz wieder abhängen, ob noch ein zweiter Cyclus beginnen kann oder nicht. Es wurde für die bekanntesten Sumpfbewohner gezeigt, dass ihre Dauereier sich auch ohne Austrocknen entwickeln, dass sie aber auch bei Aufbewahrung unter Wasser stets eine Latenzperiode einhalten, welche durch höhere Temperatur nicht abgekürzt werden kann. Es folgt daraus, dass auch mitten im Sommer erst nach Ablauf dieser Latenzperiode die Entstehung eines zweiten Cyclus möglich ist, und dessen

neben vielen andern, höchst interessanten faunistischen Bemerkungen auch eine Notiz (p. 308), nach welcher während des Sommers sich ungeheure Mengen kleiner Kruster (*Daphnia rectispina* Kr. und *Branchinecta grönländica* Verrill.) in den Landseen bei der Polaris-Bay auf beinahe 82° nördl. Breite zeigten.

Realisirung wird dann wieder davon abhängen, ob zu dieser Zeit die Wassertemperatur nicht schon wieder unter das Minimum gesunken ist, bei welchem sich die Eier noch entwickeln. Aehnlich wird sich die Sache gestalten, wenn ein Austrocknen des betreffenden Sumpfes im Sommer eintritt. Da vollständiges Austrocknen der Dauereier sie zu sofortiger Entwicklung disponirt, so wird ein zweiter *Cyclus* sich stets entwickeln können, falls der den Sumpf füllende Regen nicht allzuspät im Jahre, d. h. bei einer allzu niedrigen Temperatur eintritt.

Aus diesen Erwägungen geht hervor, dass der Eintritt der Geschlechtsperioden bei vielen dieser Arten nicht genau an bestimmte Monate gebunden sein kann, wie dies bei den monocyclischen Arten der Fall ist. In der That ist dem auch nicht so, denn auch die zweite Sexualperiode fällt bei *Daphnia pulex* z. B. keineswegs immer in den September, sondern oft schon in den August und nicht selten findet man Dauereibildung noch im October oder selbst November, von der ohne Beobachtung derselben Colonie während des ganzen Sommers freilich nicht zu sagen ist, ob es die zweite, oder aber vielleicht eine dritte ist.

Im Allgemeinen wird man sagen können, dass der Eintritt der Geschlechtsperioden und damit zugleich die Anzahl der Jahrescyclen um so grösseren Schwankungen ausgesetzt sein wird, je kürzer der *Cyclus* und je niedriger das Temperatur-Minimum für die Entwicklung der Dauereier ist. Das Erstere ist selbstverständlich, das Letztere beruht darauf, dass das erste flüchtige Steigen der Wassertemperatur in kleinen Wasseransammlungen zu sehr verschiedener Zeit des Frühjahrs eintreten kann, während eine gewisse noch höhere Temperatur vermuthlich erst nach länger anhaltender wärmerer Witterung erreicht wird, also auch der Zeit nach constanter eintritt.

Es fragt sich nun, ob auch bei dieser mehrgliedrigen Form des polycyclischen Generationscyclus die Anpassung an die äussern Lebensbedingungen sich erkennen lässt.

Darauf muss im Allgemeinen gewiss bejahend geantwortet werden, wenn auch von vornherein zuzugehen ist, dass diese Anpassung nicht so scharf und bestimmt hervortritt wie bei dem zweigliedrigen *Cyclus* von *Moina*. Es unterliegt keinem Zweifel, dass in sehr vielen Fällen die Wohnstätten dieser Arten im Sommer austrocknen und es kann dagegen nicht in Betracht kommen, dass dies auch häufig nicht geschieht, denn Anpassungen können immer nur ad majorem partem geschehen, die grössere Zahl der Fälle entscheidet, ob es für die Erhaltung der Art nothwendig ist, oder nicht, dass schon nach der dritten, vierten oder

fünften Generation Dauereier gebildet werden. Gerade deshalb aber, weil die Majorität entscheidet, fehlt uns ein bestimmtes Urtheil, ob im einzelnen Fall wirklich eine Anpassung vorliegt oder nicht und wir werden sicherer gehen, wenn wir aus der Kürze des Cyclus schliessen, dass die Mehrzahl der Colonien der betreffenden Art einem sommerlichen Austrocknen unterworfen ist, als wenn wir umgekehrt versuchen wollten abzuschätzen, ob wirklich in der Mehrzahl der Fälle ein Austrocknen stattfindet, und danach zu entscheiden, ob die kurze Dauer dieser Cyclen auf Anpassung beruht. Diese Sumpfbewohner sind deshalb zu einem förmlichen Beweis, dass die Cyclusform auf Anpassung an die Lebensverhältnisse beruht, am wenigsten geeignet.

Erspriesslicher erscheint es, sich zu vergegenwärtigen, welcherlei Verhältnisse hier überhaupt in Betracht kommen. Zuerst ist nicht aus dem Auge zu verlieren, dass die Gliederzahl des Generationscyclus sich nur im Laufe länger Zeiträume fixirt haben, dass sie deshalb auch im Allgemeinen keinem raschen, dem augenblicklichen Wohnort entsprechenden Wechsel unterworfen sein kann. Wenn wir z. B. sehen, dass *Polyphemus* in den Sümpfen am Nordabhang der Alpen einen sehr kurzen und deshalb häufig doppelten Generationscyclus durchmacht, obgleich in dem feuchten Sommerklima der dortigen Gegend ein Austrocknen der Sümpfe meist nicht eintritt, so ist zu bedenken, dass die Art weit verbreitet sein und sich z. B. in den Sümpfen Ungarns oder Italiens andern Lebensbedingungen gegenüber sehen mag<sup>1)</sup>.

Ferner kommt in Betracht, dass das Austrocknen nicht der einzige sommerliche Vernichtungsfactor einer Daphnidencolonie ist, sondern wie in dem Abschnitt über die »Vernichtungsursachen« dargelegt wurde, deren noch andere vermuthet werden müssen: Zu hohe Temperatur des Wassers (in wärmeren Gegenden) und Ausfüllung des freien Wassers mit wuchernder Pflanzenmasse.

Wenn sich aber schon das Austrocknen einer statistischen Behandlung vorläufig noch entzieht, so noch vielmehr diese Factoren. Wir müssen uns deshalb für jetzt damit begnügen, wahrscheinlich gemacht zu haben, dass die kurzen Generationscyclen der Sumpfbewohner auf Anpassung an die durchschnittliche kurze Dauer der ihnen gegönnten Lebensperioden oder Colonieperioden beruhen.

Nehmen wir dies einmal als erwiesen an, so wird sich aus den grossen Schwankungen, welchen diese Colonieperioden besonders für

1) Ueber die Verbreitung dieser Art in den genannten Ländern habe ich keine Angaben finden können.

die Bewohner kleinerer Wasserlöcher, Gräben u. s. w. unterworfen sind, eine weitere durch Beobachtung gefundene Eigenthümlichkeit dieser mehrgliedrigen Cyclusform verstehen lassen, ich meine das über mehrere Generationen zerstreute Erscheinen der Sexualthiere. In den Züchtungsversuchen mit *Daphnia pulex* traten Geschlechtsthiere nicht selten schon in der vierten Generation auf, häufiger in der fünften und sechsten, zuweilen aber auch schon in der dritten, wenn auch nur in späteren Bruten derselben. Dies heisst mit andern Worten, die Generationen III—VI sind gemischte, sie bestehen zum Theil aus Jungfern, zum Theil aus Geschlechtsthieren, und zwar so, dass in Generation III nur ganz vereinzelt Geschlechtsthiere enthalten sind, in IV deren mehrere, in V und VI aber dieselben die Mehrzahl ausmachen. Operirt man nur mit kleinen Individuen-Mengen, so kann es leicht geschehen, dass man weder in der dritten, noch der vierten Generation ein Geschlechtsthier erhält, während diese Wahrscheinlichkeit keine Geschlechtsthiere zu erhalten in Generation V und VI nur gering ist.

Offenbar entspricht dieses allmälige Anwachsen der Dauereibildung sehr wohl den Schwankungen im Eintritt der Vernichtungsperioden. Die Wahrscheinlichkeit des Eintrittes einer solchen schon in der dritten Generation ist sehr gering, dementsprechend auch die Anzahl der Geschlechtsthiere dieser Generation u. s. w.

Noch eine andere auffallende Erscheinung lässt sich auf Grund der bisherigen Erfahrungen erklären, während sie auf den ersten Blick ein Einwurf gegen die Theorie zu sein scheint. Es ist dies die Ungleichheit in der Intensität der Sexualperioden bei diesen polycyclischen Arten.

In der Regel findet man auf der Höhe der Geschlechtsperiode bei *Daphnia pulex* die immense Majorität aller Weibchen gleichzeitig in geschlechtlicher Fortpflanzung, in andern Fällen aber nur eine geringe Minorität. Das Letztere verlangt eine Erklärung und ich möchte sie darin sehen, dass die Entwicklung der Colonie aus Wintereiern nicht gleichzeitig, sondern während eines längeren Zeitraums stattgefunden hat. Es besteht dann streng genommen die betreffende Colonie nicht aus einem, sondern aus vielen übereinandergreifenden Generationscyclen, und die Folge muss sein, dass auch die Sexualperioden dieser Separatcyclen nicht zusammenfallen, sondern gewissermassen hintereinander herlaufen.

Damit stimmt die Thatsache, dass schwache Spexualperioden immer sehr lange andauern, starke dagegen nur verhältnissmässig kurz; damit stimmt weiter, dass solche schwache, man könnte sagen ver-

zettelte Sexualperioden gewöhnlich (soweit meine Beobachtungen reichen) zweite Sexualperioden sind. So wurden in Tümpel I vom 15. October 1876 bis Ende Januar 1877 fortwährend eine kleine Minorität von Geschlechtsthieren neben einer grossen Ueberzahl von Jungfernweibchen beobachtet und diese Thatsache würde sich gut verstehen lassen, wenn man annehmen dürfte, dass die im Mai 1876 massenhaft producirten Dauereier ihre jungen Thiere nicht genau zur gleichen Zeit, sondern ganz unregelmässig hintereinander entlassen hätten.

Diese Annahme hat nun durchaus nichts Bedenkliches, insofern die Versuche gelehrt haben, dass das Ausschlüpfen der Wintereier von *Daphnia* von mancherlei Umständen derart abhängig ist, dass daraus ganz wohl eine grosse Ungleichheit der Entwicklung resultiren kann.

Ein Theil der abgelegten Ehippicien schwimmt auf der Oberfläche, ein anderer sinkt unter. Der Letztere nun lässt schon nach den oben angeführten Versuchen ein sehr ungleiches Ausschlüpfen der Jungen vermuthen, da die Eier zu einer ziemlich verschiedenen Länge der Latenzperiode disponirt zu sein scheinen. Bei dem Ersteren aber kommt es darauf an, wie bald und wie vollständig die ans Land getriebenen Eier austrocknen und dann wiederum, ob sie nach der Austrocknung plötzlich alle auf ein Mal etwa durch einen heftigen Gewitterregen wieder ins Wasser geschwemmt werden, oder aber durch kurze und schwache Regen in mehreren kleinen Partien. Im letzteren Fall wird auch das Ausschlüpfen der Jungen nicht gleichzeitig erfolgen können.

Sobald also nicht der ganze Tümpel austrocknet, hängt es von mancherlei Zufälligkeiten ab, ob die Entwicklung der Dauereier mehr oder weniger gleichzeitig erfolgt, von der Witterung, von den localen Terrainverhältnissen, von der steilen oder flachen Beschaffenheit der Ränder des Sumpfes u. s. w.

Anders steht die Sache bei vollständigem Austrocknen des ganzen Tümpels. Da hierdurch die Latenzperiode abgekürzt wird, werden sich alle Eier gleichzeitig entwickeln müssen, sobald derselbe sich von Neuem mit Wasser füllt, und dasselbe wird nach den oben mitgetheilten Eisversuchen eintreten müssen, wenn die im Eis eingefrorenen Eier im Frühjahr frei und höherer Wärme ausgesetzt werden.

Im Allgemeinen wird man deshalb erwarten müssen, dass die Sexualperiode des ersten Jahrescyclus eine zeitlich concentrirtere sein wird, als die zweite und es scheint in der That bei *Daphnia pulex* sich so zu verhalten.

An solchen Localitäten freilich, welche ein Ueberwintern einzelner Jungfernweibchen gestatten, muss auch das Bild der Frühlings-Sexualperiode in seiner Reinheit getrübt werden. Nach den oben mitgetheilten

Versuchen 48 und 49 muss geschlossen werden, dass die Nachkommen solcher überwinterteter Weibchen auch wieder in geschlechtliche Fortpflanzung eintreten können. Eine solche zweite Sexualperiode ein und desselben Cyclus braucht aber durchaus nicht mit derjenigen des neuen, im Frühling begonnenen Cyclus zusammenzufallen.

Die Verhältnisse liegen hier complicirter, als bei irgend einer andern Gruppe und es werden noch viele Versuche und Beobachtungen zu ihrer völligen Klarlegung erforderlich sein.

### Die monocyclischen Arten.

Der Generationencyclus ist hier immer ein vielgliedriger, und zwar beginnt derselbe mit einer grösseren Zahl eingeschlechtlicher Generationen, der sodann gegen Ende der warmen Jahreszeit die Geschlechtsgenerationen folgen. Diese bilden in den meisten Fällen den Abschluss des Cyclus, nur wenn die Sexualperiode wie bei *Daphnia hyalina* sehr früh fällt (Ende August), folgt noch eine Anzahl vorwiegend eingeschlechtlicher Generationen nach. Die Zahl der eingeschlechtlichen Generationen ist noch für keine Art genau bestimmt worden, doch muss sie jedenfalls für die verschiedenen Arten eine verschiedene sein. Man kann dies schon aus der verschiedenen Länge der eingeschlechtlichen Periode schliessen, wenn man zugleich die verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit in Betracht zieht.

So verlässt die junge *Sida* (in den Sümpfen) vermuthlich schon Ende April das Winterrei, während die Sexualperiode erst in der Mitte des October beginnt. Die rein eingeschlechtliche Periode dauert somit volle sechs Monate.

*Daphnia hyalina* findet sich schon Mitte April im Bodensee und zwar bereits trüchtig; ihre Sexualperiode beginnt aber schon Mitte August, so dass die Dauer der eingeschlechtlichen Fortpflanzung etwa vier Monate beträgt. *Bythotrephes* schlüpft Anfangs April aus dem Ei und pflanzt sich dann bis in den October, also volle sechs Monate lang rein eingeschlechtlich fort. *Leptodora* endlich verlässt bei uns wohl Anfang Mai das Ei (wenn nicht — wie im Lago maggiore<sup>1)</sup> — schon im

1) Ich möchte bei dieser Gelegenheit nicht unerwähnt lassen, dass sich meine früher geäusserte Vermuthung, die *Leptodora* werde sich in allen oberitalienischen Seen finden, inzwischen bestätigt hat. Mein Freund, Herr Professor PAVESI in Pavia, hat dieselbe kürzlich im See von Como, Lugano, Varese, Monate, Comabbio, Ghirla und im Albaner See bei Rom nachgewiesen; dagegen schien sie im Lago Trasimeno zu fehlen. Von *Bythotrephes* wurden einige Exemplare im Comersee gefunden; höchst wahrscheinlich wird derselbe aber auch in den übrigen Seen der Südalpen

April) und tritt im September in geschlechtliche Fortpflanzung, die aber erst im October ihren Höhepunkt erreicht. Die eingeschlechtliche Periode dauert also hier drei bis vier Monate.

Eine Abschätzung der Zahl der eingeschlechtlichen Generationen ist sehr schwer, da die Schnelligkeit der Fortpflanzung je nach der Temperatur des Wassers eine sehr verschiedene ist. Doch wird man vielleicht für *Sida* mindestens 20 Generationen annehmen dürfen, für *Daphnia hyalina* mindestens 42, für *Bythotrephes* vielleicht 10, für *Leptodora* wohl nur 6 oder 7.

Ein stricter Beweis, dass bei diesen Arten immer dieselben Generationen die Geschlechtssthiere enthalten, lässt sich somit für jetzt nicht führen, doch liegt auf der Hand, dass das ungemein regelmässige Eintreten der Geschlechtsperiode in ganz bestimmten Monaten sehr zu Gunsten dieser Auffassung spricht. Es kann durchaus nicht überraschen, dass hier dieselbe Generationszahl in jedem Jahr fast genau um das nämliche Datum herum erscheint, denn es liegt in der Natur des Wohnortes, dass auch der Anfang des *Cyclus* in jedem Jahr sehr genau in die nämliche Zeit fallen muss.

Die betreffenden Arten sind sämtlich Seebewohner und die Temperatur solcher grösserer Wassermassen hebt und senkt sich alljährlich fast genau in der gleichen Weise. Wohl ist *Sida crystallina* auch Bewohnerin grösserer Sümpfe und Weiher, sie ist aber auch in Seen nur Uferbewohnerin und wird deshalb an beiderlei Orten so ziemlich ähnlichen Temperaturverhältnissen unterworfen sein. Jedenfalls sind die jährlichen Schwankungen im Eintritt der für Entwicklung der Wintereier erforderlichen Minimaltemperatur in einem grösseren Sumpf oder Weiher sehr unbedeutend gegenüber denjenigen in einem kleinen Graben oder Wasserloch, wie solche den Hauptaufenthalt z. B. der *Daphnia pulex* bilden. In Letzteren kommt die directe Sonnenwirkung wesentlich in Betracht, während grössere Wassermengen doch nur der mittleren Lufttemperatur langsam nachfolgen.

Dass sich bei den bis jetzt genannten monocyclischen Arten die Monocyclie als Anpassung an die Lebensverhältnisse auffassen lässt, bedarf keiner besonderen Erläuterung. Die Thatsache wenigstens liegt

leben. Danach besitzt wenigstens *Leptodora* eine sehr weite nordsüdliche Verbreitung von den skandinavischen bis zu den mittelitalienischen Seen, eine Thatsache, die es wohl ausser Zweifel setzt, dass auch bei dieser Art mit nackten, des *Ephippiums* entbehrenden Dauereiern eine Verschleppung Letzterer durch Vögel stattfindet. Die Untersuchungen von PAVESI siehe in »Rendiconti del R. Istituto Lombardo Serie II. Vol. XII, fas. XI—XII. »Nuova serie di ricerche della fauna pelagica nei laghi italiani«. 1879.

vor, dass alle diese Arten im Winter aussterben und in den Monaten Januar, Februar und März im See fehlen. Warum sie im Winter aussterben, ist eine weitere Frage, deren Beantwortung nicht so einfach ist, als sie scheint, wie oben in dem Abschnitt über die Vernichtungsursachen zu zeigen versucht wurde. Die Temperatur der oberflächlichen Schichten des Sees sinkt auch in den Monaten Januar und Februar nicht unter  $5^{\circ}$  C. und bei dieser Temperatur pflanzt sich *Daphnia pulex* z. B. noch sehr gut fort und *Bosmina longispina* lebt thatsächlich den ganzen Winter durch im See. Es bedürfte also genau genommen erst des experimentellen Nachweises, dass die übrigen See-Daphnoiden eine so niedrige Temperatur nicht vertragen, oder sich wenigstens bei derselben nicht fortpflanzen, ehe man das Aussterben derselben auf die Temperaturverhältnisse zurückführen könnte.

Mag nun aber die winterliche Seetemperatur directe oder indirecte Ursache des Aussterbens sein, die Thatsache des Aussterbens steht fest und somit muss auch die dem Untergang der Colonie unmittelbar vorhergehende Bildung der Dauereier als eine Anpassung an das allwinterliche Aussterben aufgefasst werden.

Wohl aber ist man berechtigt zu fragen, warum bei einzelnen Arten die Sexualperiode dem Verschwinden der Art nicht unmittelbar vorhergeht, sondern noch eine ganze Reihe von eingeschlechtlichen Generationen folgt, denen höchstens noch einige Sexualthiere beigemischt sind?

Dies kommt von den in Betracht gezogenen Arten nur bei *Daphnia hyalina* vor, bei welcher die Sexualperiode schon Ende August ihren Höhepunkt erreicht, während Jungfernweibchen noch bis in den November hinein den See bevölkern.

Ich halte diese Erscheinung für eine sehr interessante, weil ich glaube, dass sie auf vergangene Lebensperioden dieser Art zurückweist. Aus den jetzigen Lebensverhältnissen der Art lässt sie sich jedenfalls nicht erklären, denn es liegt auf der Hand, dass es für die Art weit nützlicher wäre, wenn ihre Dauereibildung wie die der übrigen unmittelbar vor die Vernichtungsperiode fiel. So wie es jetzt ist, gehen alle Jungfernweibchen, welche noch nach der Sexualperiode auftreten, für die Erhaltung der Art einfach verloren.

Eine Erklärung des jetzigen Thatbestandes bietet sich nun in doppelter Weise. Beiden Erklärungsweisen liegt dieselbe Voraussetzung zu Grunde, dass das zu frühe Eintreten der Sexualperiode auf der Vorgeschichte der Art beruhen muss, darauf also, dass die äusseren Lebensverhältnisse der Vorzeit einen kürzeren Cyclus erforderten, als er jetzt nöthig wäre.

Es fragt sich dabei nur, wie weit man zurückzugehen hat. Hat dieselbe *Daphnia hyalina* etwa schon zur Eiszeit gelebt und hat die Vermehrung der Glieder ihres Cyclus seitdem nicht vollständig gleichen Schritt gehalten mit der Verlängerung des Sommers? oder müssen wir noch weiter zurückgehen und in dem relativ kurzen Cyclus ein Erbstück der sumpfbewohnenden *Daphnia*-Arten sehen?

Mag nun die eine oder die andere Erklärung die richtige sein, immer wird man die geschlechtlichen Nachzügler, welche den letzten Generationen des Jahres beigemischt sind, als ein Zeichen auffassen dürfen, dass die Sexualperiode in einer Verschiebung gegen den Winter hin begriffen ist. Es wäre zu einer sichereren Beurtheilung erwünscht, Beobachtungen aus einer Reihe von Jahren und aus mehreren Seen zu haben, wie sie ein einzelner Beobachter zu geben nicht im Stande ist.

Es ist nicht unmöglich, dass der ebenfalls sehr frühe Beginn der Sexualperiode bei *Leptodora* (September) in ähnlicher Weise zu erklären ist, nur dass bei dieser das Ende der Sexualperiode bereits so weit als irgend möglich gegen den Winter hin vorgeschoben erscheint (November, December).

Am günstigsten liegt die Geschlechtsperiode bei *Sida* und *Bythotrephes*, nämlich Ende October und November, d. h. zu derjenigen Zeit, in welcher die Individuenzahl der Colonie ihre grösste Höhe erreicht hat, somit also auch die grösste Anzahl von Dauereiern gebildet werden muss. Allerdings läuft aber bei *Bythotrephes* eingeschlechtliche Fortpflanzung ununterbrochen neben der geschlechtlichen her. Noch im December finden sich einzelne Jungfernweibchen mit Brut und man könnte auch diese Thatsache als den Versuch eines noch weiteren Verschiebens der Sexualperiode deuten.

Bei *Sida* verschwinden die Jungfernweibchen im November vollständig und man findet alle Weibchen in Wintereibildung. Dies stimmt vollkommen zu der Beobachtung, dass die *Siden* beim ersten Frost verschwinden, denn diese Art muss sowohl in den im Winter wasserarmen Sümpfen als in den Seen unter die Eiskecke gerathen, weil sie nur die Ufer bewohnt. Ein weiteres Hinausschieben der Sexualperiode gegen den Winter hin ist also hier nicht möglich.

Es wurden bisher blos die sicher als monocyclisch erkannten Arten ins Auge gefasst. Diese sind alle Bewohner von Teichen, Seen oder grösseren Sümpfen. Es ist sehr wohl möglich, dass noch eine Anzahl von *Lynceiden* hierher gehört, sowie von *Lyncodaphniden*, die nicht ausschliesslich Bewohner solcher grösserer Wasseransammlungen sind. Die eigenthümliche, dem Grunde der Gewässer angepasste Lebensweise vieler dieser Arten legt die Vermuthung nahe, dass sie im Stande sind

auch in grossentheils ausgetrockneten oder von Pflanzen erfüllten Stümpfen auszudauern, wo *Sida* und verwandte Formen zu Grunde gehen müssten.

### 3. Acyclische Arten.

Wenn wir schliesslich bei *Bosmina*- und *Chydorus*-Arten ein gänzlichcs Zurücktreten der Sexualperioden beobachten, so ist auch dieses vom Standpunkt der Nützlichkeit aus zu verstehen, insofern diese Arten auch im Winter ausdauern und sich fortpflanzen, somit also für die Fortdauer einer einmal bestehenden Colonie der Dauereier entbehren können. Ob freilich aus einer ununterbrochen andauernden parthenogenetischen Fortpflanzung nicht schliesslich Schäden irgend welcher Art entstehen müssen, darüber kann vorläufig noch nicht abgesprochen werden; zuerst wird genauer festzustellen sein, in welchem Maasse überhaupt die geschlechtliche Fortpflanzung bei diesen Arten geschwunden ist, ob etwa immer nur local, oder an verschiedenen Wohnorten in verschiedenem Grade, oder ob bei einzelnen Arten überall und fast vollständig. Bei *Chydorus sphaericus* ist die Acyclie jedenfalls nur an bestimmten Oertlichkeiten zur Ausbildung gelangt, an den meisten Wohnstätten der Art haben sich die Sexualperioden ungeschwächt erhalten. Man wird voraussagen können, dass Letzteres an allen solchen Wohnorten bleibend der Fall sein wird, an welchen Vernichtungsperioden eintreten. Eine Abschwächung der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Kreuzung mit rein eingeschlechtlichen Colonien wird nicht oder kaum je eintreten können, da den Letzteren die zur Verbreitung beinahe unentbehrlichen Dauereier fehlen.

---

Die hauptsächlichsten der bisher gewonnenen Resultate lassen sich etwa in folgende Sätze zusammendrängen:

1) Das Auftreten von Geschlechtsthieren im Generationscyclus der Daphnoiden wird nicht durch momentan wirkende äussere Ursachen hervorgerufen.

2) Dasselbe ist vielmehr ein fest bestimmtes, und zwar gebunden an bestimmte Generationen und Bruten.

3) Diese zweigeschlechtlichen Generationen sind bei verschiedenen Arten verschiedene, bei manchen Arten ist schon die zweite Generation zweigeschlechtlich, bei andern erst die dritte bis sechste, bei noch andern etwa die zehnte, zwölfte oder selbst zwanzigste.

4) Somit ist der Generationencyclus nicht für alle Daphnoiden der gleiche, sondern unterscheidet sich vor Allem durch die verschiedene Anzahl der den Geschlechtsgenerationen vorhergehenden eingeschlechtlichen Generationen.

5) Allen Cyclusformen gemeinsam ist nur die Zusammensetzung der ersten Generation, welche überall rein eingeschlechtlich ist.

6) Die Geschlechtsgenerationen können neben männlichen und weiblichen Geschlechtsindividuen noch eine grössere oder geringere Zahl von eingeschlechtlich sich fortpflanzenden Jungfernweibchen enthalten, nicht bei allen Daphnoiden aber gehen die Geschlechtsweibchen unter natürlichen Verhältnissen nach der Hervorbringung von Dauereiern zur Parthenogenese über.

7) Die Vertheilung der beiden weiblichen Fortpflanzungsweisen auf zweierlei Individuen ist eine verschiedenen scharfe, je nach Generation und nach Art; die erste Generation aller Arten vermehrt sich niemals auf geschlechtlichem Wege und bei einigen Arten sind die als Jungfernweibchen geborenen Individuen aller Generationen unfähig zur Hervorbringung befruchtungsbedürftiger Eier (Moina), wie auch umgekehrt bei einzelnen Arten (Polyphemus) Geschlechtsweibchen immer nur befruchtungsbedürftige Eier hervorbringen und nicht später zur Parthenogenese schreiten.

8) Eine indirecte Abhängigkeit der Cyclusform von den äussern Lebensverhältnissen äussert sich dadurch, dass die Anzahl der den Geschlechtsperioden vorausgehenden eingeschlechtlichen Generationen um so kleiner ist, je häufiger durchschnittlich die Colonien der betreffenden Art von Vernichtungsperioden heimgesucht werden und andererseits um so länger, je seltener Vernichtungsperioden eintreten; solche Arten, welchen regelmässig nur einmal im Jahre die Lebensbedingungen entzogen werden (durch die Winterkälte) haben den längsten Cyclus, Arten, welche sehr häufig der Vernichtung (durch Austrocknen, Kälte u. s. w.) ausgesetzt sind, haben einen sehr kurzen Cyclus; im ersteren Fall kann sich nur ein Cyclus im Jahr abspielen, im Letzteren deren zwei oder mehrere — monocyclische und polycyclische Arten.

9) Bei einzelnen Arten, welche Orte bewohnen, die ihnen das ganze Jahr hindurch Existenz und Parthenogenese ermöglichen, ist durch gänzlichen Ausfall der Geschlechtsthierc die cyclische Fortpflanzung zur acyclischen geworden — acyclische Arten.

## VI. Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden.

Die Generationsfolge der Daphnoiden beruht auf einem Wechsel geschlechtlicher und parthenogenetischer Fortpflanzung, jedoch nicht so, dass aus der einen immer die andere unmittelbar hervoringe, dass also ein Alterniren beider Vermehrungsarten stattfände, vielmehr so, dass zwar aus der Geschlechtsgeneration stets eine parthenogenetische hervorgeht, aus einer parthenogenetischen aber nicht immer wieder eine geschlechtliche, sondern sehr häufig wieder eine parthenogenetische.

Diese Thatsache ist von Bedeutung, weil sie von vornherein zeigt, dass der Wechsel der Fortpflanzungsweise unabhängig ist von der thatsächlich vorhandenen Verschiedenheit der beiderlei Eiarten, der parthenogenetisch sich entwickelnden (agamen, LUBBOCK) und der befruchtungsbedürftigen. Diese Verschiedenheit ist meistens eine erhebliche und beruht, ausser auf der fehlenden oder vorhandenen Befruchtungsbedürftigkeit, auf Unterschieden der Form, Grösse und chemischen Zusammensetzung, sowie der Hüllenbildung.

In der Beschaffenheit und den Schutzhüllen des Eies, zuweilen auch in besondern Begattungsvorrichtungen (Bythotrephes, Evadne) andererseits in den mehr oder weniger complicirten Einrichtungen eines Brutraums sind die anatomischen Unterschiede der beiderlei Weibchenformen begründet, welche die beiden Eiarten hervorbringen. Es giebt jedoch Daphnoiden, bei welchen jeder sichtbare Unterschied fehlt (Sida) und somit die physiologische Eigenthümlichkeit, agame oder befruchtungsbedürftige Eier hervorzubringen, der einzige Unterschied zwischen beiderlei Weibchen ist. Aber selbst bei solchen Arten, deren Dauereier Schutzhüllen von Seiten des weiblichen Körpers erhalten (Ephippien), oder deren agame Eier sich mit Hülfe eines Nährbodens entwickeln, sind diese Unterschiede häufig nur vorübergehende, da dieselben Individuen zuerst geschlechtlich, dann parthenogenetisch sich fortpflanzen können. Bleibende Bauverschiedenheiten finden sich nur da, wo ein Theil der Weibchen ausschliesslich der sexuellen Fortpflanzung obliegt, ein anderer ausschliesslich der parthenogenetischen. Absolut scharf scheint aber diese Arbeits-

theilung nur bei wenigen Arten (*Polyphemus*) durchgeführt zu sein, bei andern (*Moina*) sind zwar die Jungfernweibchen niemals zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt und auch die Geschlechtsweibchen verharren unter normalen Verhältnissen bei der Production von Dauereiern, allein unter abnormen Verhältnissen (bei Männchenmangel) vermögen sie doch zur Parthenogenese überzugehen.

Für die grosse Mehrzahl der Daphnoiden gilt somit der Satz, dass die Jungfern- und die Geschlechtsweibchen sich durch keinerlei bleibende anatomische Merkmale unterscheiden, vielmehr nur durch vergängliche, d. h. solche, wie sie als Begleiterscheinungen der einen oder der andern Fortpflanzungsweise auftreten. Diese selbst muss natürlich in letzter Instanz auch auf anatomischen Unterschieden beruhen, auf Unterschieden im Bau des Ovariums, in der Anordnung der Keimzellen — sie sind aber zu feiner Natur, um für jetzt schon überall und in ihrer ersten Anlage erkannt zu werden.

Die beiden Eiarten unterscheiden sich aber nicht blos in ihrer physikalischen und chemischen Beschaffenheit, sondern auch in der Entwicklung ihres Embryo. Bei allen Daphnoiden treten die agamen Eier sofort nach dem Austritt aus dem Ovarium die Embryonalentwicklung an und vollenden sie ohne Unterbrechung im Brutraum der Mutter. Ebenso allgemein bleibt die andere Art von Eiern, die befruchtungsbedürftige, in ihrer Embryonalentwicklung stehen, nachdem sie das Blastulastadium erreicht hat; das Ei wird sodann gelegt und macht nun eine Latenzperiode durch, nach deren Ablauf es sich erst zum Embryo vollständig ausbildet. Die Begriffe agame Eier und befruchtungsbedürftige decken sich also mit denen von Subitaneiern<sup>1)</sup> (Sommereiern) und Dauer- oder Latenzeiern (Wintereier).

Es verdient dies wohl hervorgehoben zu werden, denn es ist keineswegs selbstverständlich, wie sogleich gezeigt werden soll.

Der Generationscyclus besteht nun in einer verschieden langen Reihe von eingeschlechtlichen Generationen, denen dann mehr oder weniger ausschliessliche Geschlechtsgenerationen folgen, d. h. Gene-

1) Es war gerade für die vorliegende Untersuchung unerlässlich, eine Bezeichnung für die agamen Eier zu bilden, welche an die sofortige (*subitus*) Entwicklung erinnerte und als Gegensatz zu den mit Latenzperiode sich entwickelnden Dauereiern (= Latenzeiern) dienen konnte. Continuirlich und discontinuirlich sich entwickelnde Eier würde den Begriff noch schärfer ausdrücken, wäre aber sprachlich allzu schwerfällig gewesen. Es kommt doch auch bei solchen Worthildungen weniger darauf an, den Begriff möglichst vollständig auszudrücken, als vielmehr ein handliches Wort zu haben, das einigermassen an den Begriff anklingt und nicht allzu barbarisch gebildet ist.

rationen, welche beide Geschlechter enthalten und deren weibliche Individuen Dauereier hervorbringen können. Es wird nun gefragt, wie ist dieser Generationscyclus entstanden, aus welchen Ursachen, in welcher Folge der Erscheinungen?

Die Frage lässt sich auflösen in eine Reihe von Unterfragen, deren erste wohl die sein muss: Ist überhaupt die cyclische Fortpflanzung bei den Daphnoiden selbst entstanden, oder ist sie ihnen von ihren Stammformen schon übermittelt worden?

Ohne Zweifel haben die Daphnoiden mit den Phyllopoden gleiche Wurzel, ja es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie sogar die directen Abkömmlinge eines Zweiges der Phyllopoden sind, der Estheriden<sup>1)</sup>; die Uebereinstimmung im Bau zwischen Letzteren und den Daphniden sensu strictiori ist so gross, dass man die Annahme eines directen genetischen Zusammenhanges nur schwer zurückweisen kann. Es muss daher bedeutsam erscheinen, dass gerade die Estheriden keine Spur einer cyclischen Fortpflanzung besitzen. Von allen Phyllopoden hat nur die Gattung *Artemia* eine Andeutung davon, indem bei ihr zweierlei Eier vorkommen, wie bei den Daphnoiden: Subitaneier und Latenz-eier; weder bei dem nächstverwandten *Branchipus*, noch bei *Apus* werden Subitaneier gebildet und die oben gestellte Frage kann demnach bestimmt dahin beantwortet werden, dass die cyclische Fortpflanzung der Daphnoiden nicht überkommen, sondern erst in und mit dieser Ordnung erworben ist.

Wenn nun weiter gefragt wird, wie, von welchem Ausgangspunkt aus ist die cyclische Fortpflanzung der Daphnoiden entstanden, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der Anstoss dazu von der Eibildung ausgegangen ist, von der Differenzirung der weiblichen Geschlechtsproducte nach zweierlei Richtung in: Sommereier und Wintereier, agamische (parthenogenetische) und sexuelle (befruchtungsbedürftige), Subitaneier und Latenz-eier (Dauereier).

Wie diese vielen Namen für dieselbe Sache schon andeuten, ist der Unterschied zwischen beiden Eiarten ein doppelter: die agamen Eier sind zugleich Subitaneier, d. h. sie durchlaufen sogleich die ganze Embryonalentwicklung, die Latenzeier bedürfen zugleich der Befruchtung, um sich entwickeln zu können. Dass diese vier physiologischen Eigentümlichkeiten sich auch in anderer Weise combiniren können,

1) Vergleiche: CLAUS, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

beweisen die Phyllopoden. Die Gattungen *Apus* und *Linnadia* erzeugen, wie die meisten Phyllopoden, nur eine Art von Eiern, nämlich Latenz-eier, diese können aber sowohl parthenogenetisch sich entwickeln, als auf Befruchtung hin; bei *Apus* sogar bei ein und derselben Art, bei *Linnadia* jedenfalls wenigstens bei verschiedenen Arten. Der Wegfall der Befruchtung kann somit nicht das Moment sein, welches die Subitanentwicklung bedingt, und umgekehrt die Befruchtung nicht das Moment, welches die Latenz bedingt. Weiter besitzen zwei *Artemia*-Arten, *A. salina* und *fertilis* zweierlei Eier, Subitaneier und Latenzeier und beide können sich sowohl parthenogenetisch entwickeln, als nach Befruchtung! Ersteres ist durch von SIEBOLD für *Artemia salina* festgestellt worden <sup>1)</sup>, Letzteres durch denselben Forscher für *Artemia fertilis* <sup>2)</sup>. Ob die letztere Art sich auch parthenogenetisch fortpflanzt, ist allerdings noch ungewiss, und umgekehrt fehlt noch der sichere Nachweis, dass bei *Artemia salina* beide Eiarten befruchtungsfähig sind, dies ist aber für die hier ins Auge gefasste Frage gleichgültig, es genügt zu wissen, dass bei zwei nächstverwandten Arten die beiden Eiarten einmal parthenogenetisch, das andere Mal geschlechtlich entwicklungsfähig sind. — Füge ich noch hinzu, dass die Dauereier von *Linnadia Hermanni* sich — wie es scheint — der Befruchtung gänzlich entwöhnt haben, während die von *Linnadia Stanleyana* Claus und von *L. africana* Brauer, sowie die von Branchipusarten durchweg befruchtungsbedürftig sind, so wird der obige Satz hinreichend belegt erscheinen.

Es wird zugleich aus den angeführten Thatsachen hervorgehen, dass der Gegensatz in der Natur des Eies, um dessen Erklärung es sich hier zunächst handelt, nicht der ist: befruchtungsbedürftig oder nicht, parthenogenetisch oder nicht, sondern Subitanentwicklung oder Latenz.

Ich glaube, dass man bisher allzu sehr den Wechsel von eingeschlechtlicher und sexueller Fortpflanzung in den Vordergrund gestellt hat, offenbar unter dem Einfluss der Thatsachen des Generationswechsels wie er von Hydrozoen und Trematoden bekannt war. Dort ist ja in der That der Wechsel von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generationen das Wesentliche der cyclischen Fortpflanzung und bei den Hydrozoen liegt sogar die Annahme nahe genug, dass der Generationswechsel aus der Arbeitsteilung am Stock hervorgegangen sei, sei es nun durch

1) v. SIEBOLD, »Ueber Parthenogenesis der *Artemia salina*«. Münchn. Sitzungsberichte. 1873. p. 468.

2) »Ueber die in München gezüchtete *Artemia fertilis* aus dem grossen Salzsee von Utah«. Verhandl. d. schweiz. naturf. Gesellschaft. Basel 1877.

Umwandlung der Geschlechtsorgane in Geschlechtsindividuen, oder auf dem umgekehrten Weg, oder auf beiden.

So gelangte man unwillkürlich zu der Vorstellung, als sei jeder Generationswechsel nothwendig mit einem Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung verbunden und fand diese Anschauung durch die Daphnoiden nur von Neuem bestätigt.

Dennoch bedingt die cyclische Fortpflanzung, als solche durchaus nicht schon diesen Wechsel der Entwicklungsmomente des Eies, wie wir aus den bisher bekannt gewordenen Fällen von Heterogonie erfahren haben. Beim Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge zeigen die periodisch mit einander abwechselnden Generationen prägnante Verschiedenheiten, die Fortpflanzung aber erfolgt in jeder Generation durch Eier und diese sind nicht nur völlig gleich, sondern entwickeln sich auch stets nur nach erfolgter Befruchtung und genau in der nämlichen Weise.

Wenn deshalb auch vollständig zugegeben werden darf, dass cyclische Fortpflanzung gerade von dem Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Vermehrung ausgegangen sein kann und in vielen Fällen wirklich ausgegangen ist, so wird es doch nicht erlaubt sein, aus dem Umstand, dass in einem bestimmten Fall von cyclischer Fortpflanzung der Wechsel der Generationen mit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung zusammenfällt, den Schluss zu ziehen, dass die geschlechtliche oder ungeschlechtliche Vermehrung auch hier das wesentliche Moment der cyclischen Entwicklung sei, dass sie den Ausgangspunkt für dieselbe gegeben habe.

Bisher war es unentschieden, ob nicht eine grosse Zahl von Sommereiern bei den Daphnoiden befruchtet werde, trotzdem sich dieselben auch ohne Befruchtung entwickeln können. Erst jetzt, nachdem für gewisse Arten (*Bythotrephes*, *Evadne*) eine Begattung der Jungfernweibchen als unmöglich nachgewiesen wurde<sup>1)</sup>, sind wir berechtigt, das Vorkommen einer Befruchtung für die Subitaneier mindestens dieser Arten in Abrede zu stellen und daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit den Schluss zu ziehen, dass auch bei den übrigen Arten eine Befruchtung dieser Eiart nicht vorkomme.

Käme sie aber doch vor, wenn auch nur in einzelnen Fällen, wo bliebe da ein principieller Unterschied zwischen den beiderlei Generationen, falls man denselben eben in der Ungeschlechtlichkeit oder Geschlechtlichkeit finden wollte? Niemand wird übrigens in Abrede

1) Siehe oben bei: *Bythotrephes* und *Evadne*.

stellen wollen, dass man sich den Generationswechsel der Daphnoiden ganz wohl mit der Veränderung vorstellen könnte, dass auch die Sommereier befruchtet würden; er bliebe dennoch ein Wechsel von Generationen, welche sich in wesentlichen Punkten genau so unterschieden, wie sie sich heute unterscheiden.

Wenn also auch die eingeschlechtliche Fortpflanzung bei den Daphnoiden ihren Grund und ihre Bedeutung haben muss und eine Erklärung verlangt, so glaube ich doch nicht, dass auf ihr die cyclische Fortpflanzung hier beruht, ich glaube vielmehr, dass sie von den Fähigkeiten der beiden Eiarten ausging, sich sofort oder erst nach einer Latenzperiode zu entwickeln. Die oben nebeneinander gestellten Thatsachen über die Fortpflanzung der Phyllopoden werden diese Ansicht gerechtfertigt erscheinen lassen.

Die zunächst zu beantwortende Frage formulirt sich also so: Hatten die Urdaphnoiden Sommereier oder Wintereier, Subitaneier oder Latenzeier?

Die Antwort findet sich leicht. Einmal besitzen die Phyllopoden mit einziger Ausnahme von *Artemia* nur Latenzeier, speciell die *Estheriden* nur Latenzeier; dann aber ergiebt eine einfache Erwägung der Lebensbedingungen, dass Daphnoiden kaum irgendwo und irgendwann ohne Dauereier hätten existiren können. Höchstens die Bewohner nie austrocknender Seen in tropischem Klima vermöchten solcher auf die Länge zu entbehren und ich habe oben in einzelnen *Bosmina*-Arten solche Formen nachzuweisen gesucht, welche durch ihre Fähigkeit, bei niedrigerer Temperatur auszudauern, selbst in unserm Klima sich nicht ausschliesslich, aber doch vorwiegend durch Subitaneier erhalten. Nun ist aber zu bedenken, dass die Daphnoiden wohl schon bei ihrer Entstehung Süss- oder wenigstens Brackwasser-Bewohner waren, dass sie somit hauptsächlich in geringeren bis ganz geringen Wasseransammlungen lebten, welche in warmem Klima dem häufigen Austrocknen, in kaltem dem Einfrieren ausgesetzt waren. Schliesslich kommt noch dazu, dass auch für die Verbreitung der Arten (von einem Süsswasser zum andern) die Hervorbringung von Dauer- oder Latenzeiern fast unerlässlich, jedenfalls aber ein so ungeheurer Vortheil war, dass er sicherlich nicht wieder aufgegeben wurde, wenn er einmal erworben war.

Wir werden deshalb mit grosser Bestimmtheit annehmen dürfen, dass die von den *Estheriden* überkommenen Dauereier anfänglich die einzige Eiform der damaligen noch nicht cyclischen Urdaphnoiden bildeten.

Natürlich wäre es ein nutzloser Wortstreit, wenn man hier ent-

gegenhalten wollte, dass diese Urdaphnoiden ohne cyclische Fortpflanzung eben noch keine Daphnoiden gewesen wären. Auf den Namen kommt es nicht an, es handelt sich nur darum festzustellen, dass die Formenreihe, welche von den Estheriden zu den heutigen Daphnoiden führte, anfänglich noch die einfache Fortpflanzung der Estheriden besessen haben muss. Dass die Latenzeier der Phyllopoden selbst wieder erworben, nicht aber von Alters her überkommen sind, ändert daran Nichts. Es ist selbstverständlich, insofern die kontinuierliche Entwicklung des Embryo, wie sie heute noch die meisten Thiere besitzen, ohne Zweifel das Primäre ist, die Einschiebung aber einer Latenzperiode mitten in die embryonale Entwicklung hinein auf Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse beruht. In Bezug auf die Daphnoiden ist es gleichgültig, zu welcher Zeit die Latenzeier bei den Phyllopoden entstanden sein mögen, nur darauf kommt es an, dass sie bei denselben vorhanden waren, als die Urdaphnoiden sich von ihnen abzweigten.

Es mag hier gleich festgestellt werden, dass diese Urdaphnoiden mit Dauereiern zweigeschlechtlich gewesen sein müssen; ihre Eier waren befruchtungsbedürftig. Dies folgt nicht nur daraus, dass heute noch die Dauereier aller Daphnoiden befruchtungsbedürftig sind, sondern vor Allem daraus, dass alle Phyllopoden-Gattungen Männchen besitzen und dass selbst die Eier solcher Arten, welche Parthenogenese aufweisen, doch immer auch befruchtungsfähig sind (Apus). *Limnadia Hermannii* scheint darin eine Ausnahme zu machen, da aber *Limnadia africana* und *Stanleyana* Männchen besitzen, so müssen auch bei *L. Hermannii* früher Männer vorhanden gewesen sein. Die Parthenogenese muss eine später erworbene sein.

Wenn nun also die Urdaphnoiden lediglich eine Art von Eiern hervorbrachten und zwar befruchtungsbedürftige Dauereier, so fragt es sich, wie aus oder neben diesen sich die zweite Art von Eiern entwickelt hat, die Subitaneier? zuerst ist zu entscheiden: aus welchen Motiven?

Wenn man die Fortpflanzung eines Apus oder Branchipus mit der einer *Daphnia* vergleicht, so wird man über den Nutzen der Subitaneier nicht lange im Unklaren bleiben. Je grösser die Anzahl der eierbildenden Individuen einer Colonie ist, um so grösser wird auch die Zahl der Eier und um so grösser die Sicherung der Existenz für die Colonie, sowie die Wahrscheinlichkeit ihrer weiteren Ausbreitung. Bei den Urdaphnoiden harrten sämtliche Eier, welche von einer Colonie abgelegt wurden, so etwa wie heute bei Apus oder *Limnadia* — in

latentem Zustand auf dem Boden der Gewässer aus, und überdauerten dort die durch Trockene oder Frost aussterbende Colonie. Wenn nun — etwa durch Besiedelung neuer Wohnorte, oder durch klimatische Veränderungen — die Vernichtungsperiode durchschnittlich später eintrat, als vorher, so resultirte daraus eine Verlängerung der Zeit, welche je einer Colonie zum Leben und zur Fortpflanzung gegönnt war — der Colonieperiode.

Sobald eine Verlängerung dieser Colonieperiode eintrat, war damit die Möglichkeit gegeben, dass der ersten Generation noch eine zweite unmittelbar nachfolgte. Darin muss ein Vortheil gelegen haben, weil dadurch die Anzahl der von der Colonie producirten Dauereier ungemein vermehrt wurde. Sobald aber darin ein Vortheil lag, muss auch die Tendenz aufgetreten sein, die Latenzperiode der von der ersten Generation producirten Eier abzukürzen, weil dadurch die jungen Thiere der zweiten Generation um so mehr Aussicht erhielten, noch zur Fortpflanzung zu gelangen.

Diese Erwägungen beruhen keineswegs auf blossen Hypothesen. Die Einrichtung der Dauereier, wie wir sie bei den Phyllopoden vorfinden, hat in erster Linie ihren Grund in der durchschnittlichen Kürze der Colonieperioden, welche diesen Thieren vermöge ihrer Aufenthaltsorte gegönnt ist. Eine alte Beobachtung von BENEDICT PRÉVOST<sup>1)</sup> zeigt mir, dass auch heute noch die Kürze dieser Periode der Colonie zuweilen den Untergang bringt, ehe sie Zeit hatte, Eier hervorzubringen. Nach diesem Beobachter entwickeln sich die Eier von Branchipus zuweilen schon nach kurzen Regengüssen und die jungen Thiere gehen dann lange vor ihrer Geschlechtsreife durch das rasch erfolgende Austrocknen der Pfützen zu Grunde. Auch durch eintretenden Frost soll dasselbe erfolgen können.

Bei solchen Lebensbedingungen ist es gewiss vom grössten Vortheil, dass die Eier alle Dauereier und dass ihre Latenzperiode möglichst lang ist. PRÉVOST giebt an, dass die Eier — wenn sie unter Wasser aufbewahrt werden — sich zwar entwickeln, aber erst nach 4—7 Monaten. Dadurch wird verhindert, dass bei mittlerer Dauer der Colonieperiode die Jungen ausschlüpfen und dann durch Austrocknen der Pfützen zu

1) B. PRÉVOST, *Mém. sur le Chirocephale*, publicirt in JURINE's *Hist. des Monocles*, Genève 1820. Dort heisst es p. 236: »s'il survient, pendant la sécheresse, quelques pluies de peu de durée, les oeufs éclosent aussitôt et le petit périt dès que l'humidité vient à manquer. C'est ce qui arriva ici en décembre 1804« . . . und weiter: »comme une chaleur de 8 à 90 R. suffit pour faire éclore les oeufs, la gelée peut souvent surprendre ensuite les petits et ils périssent«.

Grunde geben. Auf der andern Seite ist es vom grössten Vortheil, dass eingetrocknete oder eingefrorene Eier (ebenso wie bei den Daphnoiden) sich unmittelbar nach dem Anfeuchten entwickeln, da auf diese Weise die Colonieperiode so viel als irgend möglich ausgenutzt wird.

Ueberhaupt leuchtet es ein, dass, wenn einmal die Entwicklung des Embryo begonnen hat, eine möglichst rasche Entwicklung im Interesse aller dieser Arten mit beschränkter Colonieperiode liegt. Wir finden deshalb auch bei Allen eine relativ ungemein rasche Entwicklung und frühe Fortpflanzung. Doch muss diese Beschleunigung der Entwicklung ihre Grenzen haben und diese werden verschieden sein je nach der Complicirtheit des Baues, nach der absoluten Grösse, kurz nach der Constitution der Art.

Dies führt auf die Daphnoiden zurück. Offenbar ist auch die Dauer einer Colonieperiode eine relative Grösse, d. h. dieselbe, z. B. einen Monat lang ausdauernde Pflanze kann für die eine Art mit rascherer Entwicklung eine lange Colonieperiode darstellen, für die andere mit langsamerer Entwicklung eine kurze. Eine Verlängerung der Colonialperiode wird somit nicht nur durch wirkliche Verlängerung derselben erzielt werden können, sondern auch durch Abkürzung der Entwicklung der betreffenden Arten.

Nun ist aber thatsächlich die Entwicklungsdauer der Daphnoiden eine bedeutend kürzere, als die der Phyllopoden, hauptsächlich wohl durch Wegfall der Metamorphose und in letzter Instanz durch Verkleinerung des Körpers und Vereinfachung des Baues. Wir werden also somit zu der Ansicht geführt, dass die Möglichkeit einer mehrgliedrigen, unmittelbaren Generationsfolge während einer Colonieperiode wesentlich nicht durch Wechsel des Wohnortes oder klimatische Veränderungen geschaffen wurde, — wie ich oben vorläufig annahm — sondern durch Umwandlungen der Thiere selbst, welche mit Abkürzungen der Entwicklung verbunden waren. Gerade dadurch, dass der Bau der Phyllopoden sich in den der Daphnoiden allmähig umformte, kam eine relative Verlängerung der Colonieperiode zu Stande und wurde ein mehrgliedriger Generationscyclus möglich. Die Vermuthung wird nicht voreilig sein, dass in diesen Verhältnissen sogar eines der wesentlichsten Momente lag, welches die Ordnung der Daphnoiden ins Leben gerufen hat.

Die Vereinfachung des Baues, die Abkürzung der Metamorphose und damit der ganzen Entwicklung einerseits und die Einschaltung von Subitangenerationen andererseits wird sich somit gleichzeitig und entsprechend gesteigert haben.

Stellen wir nun aber die Frage, auf welche Weise die Umwandlung der althergebrachten Latenzeier in Subitaneier zu Stande kam, so giebt es nur die eine Antwort darauf: durch Naturzüchtung. Wir können uns den Gang des Ausleseprocesses hier sehr leicht vorstellen.

Die oben mitgetheilten Versuche über die Entwicklungsbedingungen der Daphnoiden-Dauereier haben gezeigt, dass bei ein und derselben Art die Dauer der Latenzperiode eine sehr ungleiche ist. Wenn die Eier unter Wasser aufbewahrt werden — und nur davon kann hier die Rede sein — betrug die Latenzperiode bei *Moina paradoxa* 10 bis 43 Tage, bei *Daphnia pulex* von etwa 20 bis etwa 80 Tagen. Diese Schwankungen konnten nicht auf Verschiedenheiten der äusseren Entwicklungsbedingungen zurückgeführt werden, sie müssen also in der Constitution der Eier selbst ihren Grund haben. Eine bedeutende Variabilität der Latenzperiode muss auch bei den Dauereiern der heutigen Phyllopoden bestehen, da PRÉVOST dieselbe für *Branchipus diaphanus* auf 4—7 Monate angiebt.

Die Grundlage jeden Ausleseprocesses: individuelle Variabilität, ist demnach hier in reichlichem Maasse vorhanden und wir können uns leicht vorstellen, wie zuerst nur bei einem Theil der hervorgebrachten Eier die Latenzperiode mehr und mehr abgekürzt wurde, bis sie schliesslich ganz ausfiel, d. h. zu Sommer- oder Subitaneiern wurde. Wir können auch bestimmen, welche Eier zuerst auf diese Weise in Sommer- oder Subitaneier umgewandelt wurden, nämlich die zuerst gereiften, weil diese am meisten Aussicht hatten, noch vor dem Eintritt der Vernichtungsperiode zur Geschlechtsreife und zur Fortpflanzung zu gelangen.

Wohl gleichzeitig ist ein geringer Grad von Brutpflege entstanden. Es gehörten dazu keine grossen anatomischen Umwandlungen, da ja schon bei den Estheriden die Eier eine Zeit lang unter der Schale aufbewahrt werden.

Es wird somit zuerst eine Generationsfolge entstanden sein, wie wir sie heute bei *Artemia fertilis* vorfinden. Diese producirt nach VON SIEBOLD zuerst ein Mal Subitaneier oder, wie man gewöhnlich sagt: »sie ist zuerst ein Mal vivipar« dann aber folgen nur noch Dauereier.

Je mehr nun die relative Länge der Colonielperiode zunahm oder — was dasselbe ist — je mehr die Entwicklung vom Ei bis zum geschlechtsreifen Thier sich verkürzte, um so weiter musste der auf Auslese beruhende Umwandlungsprocess der Eier voranschreiten. So werden nacheinander auch der zweite, dritte, vierte Eiersatz der ersten Generation sich in Subitaneier umgewandelt haben und wir können auf diese Weise uns einen zweigliedrigen Cyclus entstanden denken, dessen

erste Generation nur Subitaneier, die zweite nur Latenzeier hervorbringt; die erste stammt aus Dauereiern, die zweite aus den von der ersten Generation in mehreren Sätzen geborenen Subitaneiern. Bezeichnet man die Weibchen der ersten Generation nach der Eiart, welche sie hervorbringen, als Subitanweibchen, die der zweiten Generation in entsprechender Weise als Latenzweibchen, so hätten wir also hier einen *Cyclus*, in welchem stets Subitan- und Latenzweibchen miteinander abwechseln. Ich kenne keinen Fall, der diesem theoretisch construirten ganz gleich käme, es müsste denn sein, dass einzelne Colonien von *Artemia salina*, etwa die von LEYDIG in Cagliari beobachtete Colonie einen solchen *Cyclus* besässe<sup>1)</sup>.

Geht man aber noch einen Schritt weiter, so gelangt man wieder zu Verhältnissen, wie sie heute noch thatsächlich vorkommen.

Nimmt man nämlich an, dass die Verhältnisse für manche Arten so lagen, dass zwar zuweilen die Vernichtungsperiode schon in der zweiten Generation eintrat, häufiger aber erst später, so wird es für die Erhaltung der Art vortheilhaft gewesen sein, wenn die Fähigkeit, Subitaneier zu erzeugen, sich auch noch auf die zweite Generation übertrug.

Die Uebertragung selbst wird man sich durch Vererbung begünstigt und dadurch beschleunigt vorstellen dürfen. Trotzdem wird keine vollständige Umwandlung der gesammten zweiten Generation in Subitanweibchen eintreten können, so lange die äussern Lebensbedingungen die angenommenen sind. So lange es noch öfters vorkommt, dass die Vernichtungsperiode schon in der zweiten Generation eintritt, kann diese zweite Generation sich nicht ganz auf die Hervorbringung von Subitaneiern beschränken, weil dann bei jeder Colonie ein völliges Aussterben ohne Hinterlassung von Dauereiern von Zeit zu Zeit eintreten müsste, mithin die Existenz der Art in Gefahr käme. Es wird somit nur ein Theil der zweiten Generation die Eigenschaft annehmen, Subitaneier hervorzubringen, der andere Theil wird bei der alten Gewohnheit der Latenzeier beharren.

Wir gelangen damit zu der Art der cyclischen Fortpflanzung wie wir sie heute bei den pflützenbewohnenden *Moina*-Arten vorfinden: die erste Generation producirt nur Subitaneier, die zweite vorwiegend Latenzeier, daneben aber auch noch Subitaneier und zwar sind die Individuen streng getheilt in solche, die nur Latenzeier und solche, die nur Subitaneier hervorbringen, also — wenn der kurze Ausdruck erlaubt ist — in Latenz- und Subitanweibchen.

1) LEYDIG, »Ueber *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Diese Zeitschrift. Bd. III. p. 280.

Sobald nun in der zweiten Generation Subitanweibchen auftraten, konnte auch noch eine dritte Generation folgen, wofern nicht der Eintritt der Vernichtungsperiode dieselbe abschnitt und in dieser dritten Generation musste sich wiederum derselbe Kampf wiederholen, der früher in der zweiten stattfand. So kam es auch in der dritten Generation zu einer Spaltung in Subitan- und Latenzweibchen, wobei wiederum — wie die Erfahrung bei Moina zeigt — die Letzteren ganz bedeutend überwiegen. Wir können die Lebensbedingungen solcher Arten nicht so genau beurtheilen, um abschätzen zu können, warum dies der Fall sein muss, wir können nur im Allgemeinen verstehen, dass das Zahlenverhältniss zwischen beiden davon abhängen wird, ob die Wahrscheinlichkeit baldiger Zerstörung der Colonie grösser ist, oder die längerer Dauer, d. h. ob bei den meisten Colonien von Moina die Zerstörungsperiode in die zweite, dritte, vierte u. s. f. Generation fällt. Da es immer einzelne Colonien giebt, die unter besonders günstigen Verhältnissen leben, so dass hier eine sehr lange Reihe von Generationen auf einander folgen kann, so ist es auch erklärlich, warum in jeder folgenden Generation von Moina immer wieder einzelne Subitanweibchen enthalten sind, denn so lange das Leben in der betreffenden Pfütze überhaupt möglich ist, so lange ist es auch vortheilhaft für die Art, dass neue Generationen den absterbenden nachfolgen. Ob schliesslich eine Generation folgt, die nur aus Latenzweibchen besteht, ist mir bisher noch nicht gelungen mit voller Sicherheit festzustellen; die Colonie würde dann mit diesen aussterben, ihr Wiederaufleben wäre aber durch eine grosse Masse von Latenzeiern völlig gesichert.

Ich sehe in der Fortpflanzung der Moina die älteste Form des Daphnoidencyclus, welche uns erhalten ist; nur die erste Generation besteht ausschliesslich aus Subitanweibchen, alle andern enthalten daneben, meist sogar in überwiegender Menge Latenzweibchen.

Es hält nun nicht schwer aus dieser Form des Cyclus alle übrigen, wie sie bei den Daphnoiden vorkommen, abzuleiten und ich kann mich in dieser Beziehung kurz fassen. Alle Arten, deren Wohnort ein sehr rasch erfolgendes Austrocknen u. s. w. ausschliesst, werden keiner Gefahr ausgesetzt worden sein, wenn sie nicht schon in der zweiten Generation Latenzeier hervorbrachten. Die Tendenz der ersten Generation, ihre Fortpflanzungsweise auf die zweite Generation zu vererben, wird von Seiten der Naturzüchtung begünstigt worden sein, es werden somit in der zweiten Generation bald alle Weibchen ausschliesslich Subitaneier producirt haben oder — wie man es auch ausdrücken kann — es werden allmählig alle Latenzweibchen aus dieser Generation ausgemerzt worden sein.

In dieser Weise wird sich der Process weiter fortgesetzt haben, nach der zweiten wird die dritte, nach der dritten die vierte von demselben Einfluss betroffen worden sein und so wird genau in dem Maasse, als die Dauer der Colonieperiode wuchs, auch eine Generation nach der andern in reine Subitangenerationen umgewandelt worden sein. Auf diese Weise entstanden Cyclen, wie der von *Daphnia pulex*, bei welchem nur die erste und zweite Generation lediglich aus Subitanweibchen besteht, die dritte daneben schon einige Latenzweibchen enthält, die dann in der vierten, fünften und sechsten Generation sehr bedeutend an Zahl zunehmen.

Es ist klar, dass eine Generation, welche zu weilen schon von der Vernichtungsperiode überfallen wird, die Latenzweibchen nicht gänzlich eliminiren darf, sie wird derselben aber um so weniger bedürfen, je seltener dieses Ereigniss sie trifft. Dies erklärt die verschiedene Mischung der einzelnen Generationen, in welchen die Zahl der Latenzweibchen mit der Generationszahl zunimmt (*Daphnia pulex*). Offenbar kann sich die Erzeugung von Latenzeiern auf eine um so kürzere Zeit concentriren, je weniger der Eintritt der Vernichtungsperioden hin und her schwankt. Bei allen Arten also, welche grosse Wassermassen bewohnen, Seen, Teiche, grosse und tiefe Sümpfe, bei welchen in der Regel erst der Frost die Vernichtung der lebenden Colonie herbeiführt, werden Dauereier erst im Herbst producirt zu werden brauchen und da die Anzahl der von einer Colonie producirten Dauereier um so grösser ist, je mehr Individuen sich an ihrer Hervorbringung betheiligen, da ferner die Zahl der Individuen um so mehr anwächst, je mehr Generationen unmittelbar auf einander gefolgt sind, so wird es also von Vortheil sein, wenn die Latenzweibchen aus allen Generationen eliminirt werden, in denen sie nicht unbedingt nothwendig sind. Erst kurz vor dem Eintritt der Vernichtungsperiode, d. h. im Herbst, oft erst im Spätherbst, treten bei solchen Arten die Latenzweibchen auf, dann aber auch so massenhaft, dass die vorletzte Generation schon zum grossen Theil, die letzte beinahe ganz aus Latenzweibchen besteht.

Die letzte denkbare Steigerung dieses Ausmerzungsprocesses der Latenzweibchen besteht darin, dass sie nun auch in der letzten Jahresgeneration verschwinden. Das kann nur eintreten, wenn die Lebensbedingungen das ganze Jahr hindurch günstig sind und, wie oben gezeigt wurde, ist dies bei einigen Arten wirklich der Fall; einige *Bosmina*-arten, ein *Chydorus*, haben wirklich (wenigstens in einzelnen Colonien) die alljährlich wiederkehrende, regelmässige

Hervorbringung von Dauereiern aufgegeben; sie pflanzen sich das ganze Jahr hindurch durch Subitaneier fort. Damit ist dann zugleich der Generationscyclus wieder zur einfachen acyclischen Fortpflanzung zurückgekehrt.

Ein Punkt wurde bei der bisherigen Betrachtung noch ganz ausser Acht gelassen, dass nämlich mit der Entstehung der Subitaneier zugleich Wegfall der Befruchtung, Uebergang der zweigeschlechtlichen zur eingeschlechtlichen Fortpflanzung verbunden ist. Die Latenzeier sind hier zugleich die befruchtungsbedürftigen, die Subitaneier entwickeln sich parthenogenetisch.

Wenn es sich bei der Einführung von Subitaneiern in die Fortpflanzung der Daphnoiden vorwiegend darum handelte, die Anzahl der Individuen, welche zuletzt durch Production von Latenzeiern die Fortdauer der Art sicher stellen, nach Möglichkeit zu vergrössern, so lässt sich das Wegfallen der geschlechtlichen Fortpflanzung gerade bei den Subitangenerationen leicht aus demselben Gesichtspunkt verstehen. Denn wenn bei geschlechtlicher Fortpflanzung nur etwa die Hälfte aller Individuen Eier hervorbringt, nehmen bei der eingeschlechtlichen alle Individuen Theil an der Eiproduction. Sobald es also möglich ist, dass die Männchen wegfallen und gewissermassen alle Individuen in Weibchen verwandelt werden, so muss die Vermehrung der Colonie ungemein viel rascher vor sich gehen und das ist es gerade, worauf es hier vor Allem ankommt.

Es war deshalb hier keineswegs gleichgültig, ob die Subitan- oder die Latenzgenerationen die Fähigkeit parthenogenetischer Fortpflanzung erlangten. Wären die Latenzgenerationen die eingeschlechtlichen, so würde der daraus entspringende Vortheil sich darauf beschränken, dass in jeder Latenzgeneration die doppelte Anzahl Eier geliefert würde. So aber, wie es sich wirklich verhält, liefert jede Subitangeneration schon die doppelte Anzahl Nachkommen; da aber die Vermehrung in geometrischer Progression zunimmt, so wächst durch diese Verdoppelung jeder einzelnen Subitangeneration die Gesamtzahl der Individuen am Schluss der subitanen Fortpflanzung nicht um das Doppelte, sondern unendlich viel stärker.

Dass die subitane oder latente Form der Eientwicklung mit der Eigenschaft der monogonen oder amphigonen Entwicklung nicht zusammenfällt, wurde oben schon gezeigt. Offenbar haben diese beiden physiologischen Eigenschaften des Eies Nichts mit einander zu thun und es lässt sich nicht nur der umgekehrte Fall wie bei den Daphnoiden vorstellen, sondern er scheint auch wirklich vorzukommen. Bei *Artemia salina* ist durch VON SIEBOLD festgestellt, dass in der Colonie

von Capo d'Istria Subitan- und Latenzeier erzeugt werden und dass beide sich auf parthenogenetischem Wege entwickeln. LEYDIG beobachtete dagegen in Cagliari, dass die meisten der Weibchen Subitaneier hervorbrachten (vivipar waren) und zugleich, dass eine grosse Menge von Männchen vorhanden war und sich mit diesen Weibchen begattete. So viel darf daraus wohl mit Sicherheit abgeleitet werden, dass die Subitaneier von Cagliari befruchtet wurden; ob freilich die Latenzeier dort nicht befruchtet wurden, das kann erst durch weitere Untersuchungen festgestellt werden. Jedenfalls hat sich in den Colonien von Capo d'Istria und auch von Cette die Fähigkeit der parthenogenetischen Entwicklung bei beiden Eiarten ausgebildet.

Es scheint mir nun sehr lehrreich, dass diese beiden Eiarten gerade bei *Artemia* in Grösse, Dotterinhalt und also gewiss auch in chemischer Zusammensetzung ganz gleich sind. Aus VON SIEBOLD'S Angaben scheint mir dies hervorzugehen, wenn es auch nicht ausdrücklich angegeben wird. Der einzige anatomische Unterschied besteht darin, dass die Subitaneier nur eine zarte Dotterhaut besitzen, die Latenzeier ausserdem noch eine secundäre derbere Eischale. Wenn wir nun aus dieser Thatsache den Schluss ziehen dürfen, dass an und für sich die Fähigkeit zur subitanen Entwicklung keine andere Zusammensetzung des Eies bedingt, als die zur latenten, dass ferner die Fähigkeit zur parthenogenetischen Entwicklung keine andere bedingt, als die zur geschlechtlichen<sup>1)</sup>, so fragt es sich, wie die grosse Verschiedenheit zwischen Sommer- und Wintereiern der Daphnoiden zu erklären ist.

Bekanntlich sind — so weit wir wissen — bei allen Arten Sommer- und Wintereier verschieden, nicht nur durch Grösse, sondern oft noch viel auffallender durch Farbe und Beschaffenheit des Dotters.

Ich bin oben mit Hinweis auf die Verhältnisse bei den Estheriden von der Annahme ausgegangen, dass die Urdaphnoiden nur eine Art von Eiern besaßen und dass dies Latenzeier waren. Können wir annehmen, dass diese ältesten Dauereier den heutigen schon im Wesentlichen gleich waren, dass somit nur die aus ihnen hervorgegangenen Subitaneier sich auch in ihrem Aussehen umgewandelt haben? oder müssen auch die Latenzeier seit jener Zeit bedeutende Wandlungen durchgemacht haben?

Offenbar ist das Letztere der Fall. Hat sich doch seit jener Zeit

1) Es handelt sich hier natürlich nur um die gröbere chemisch-physikalische Zusammensetzung des Eies.

die Metamorphose der Daphnoiden bis auf einen einzigen Fall (*Leptodora*) vollständig verloren und ist dies doch (für die Dauereier) nur möglich gewesen durch eine Vergrößerung des Eies. Da sämtliche Phyllopoden heute noch als Nauplius oder Metanauplius das Ei verlassen, da der Nauplius auch noch bei *Leptodora* vorkommt, so unterliegt es keinem Zweifel, dass die Metamorphose erst während der Entwicklung der Daphnoidenordnung verloren ging. Die Latenz-eier müssen also seit jener ältesten Zeit relativ grösser geworden sein.

Man kann aber noch auf einem viel directeren Wege zu diesem Schluss gelangen. Die Entdeckung P. E. MÜLLER's, dass bei vielen Daphnoiden die Eier aus je vier Zellen entstehen, von welchen drei sich auflösen und nur die vierte sich zum Ei ausbildet, wurde im zweiten Heft dieser Beiträge dahin erweitert, dass ausnahmslos bei allen Daphnoiden der Bildung eines Eies eine solche vierzellige »Keimzellengruppe« oder »Keimgruppe« zu Grunde liege. Es wurde aber noch weiter dargethan, dass nur die Subitaneier, die sogen. Sommereier, sich mit den drei Nährzellen ihrer Keimgruppe begnügen, dass dagegen die Winter- oder Latenzeier bei vielen Arten mehrere Keimgruppen in Anspruch nehmen, dass bei *Leptodora* ein Dauerei zwei Keimgruppen und also sieben Nährzellen zu seiner Bildung bedarf, bei *Daphnia* vier Keimgruppen und demnach 15 Nährzellen, bei *Moina* etwa 43 Nährzellen.

Es wurde nachgewiesen, dass die grosse Anzahl dieser »secundären« Nährzellen in genauem Zusammenhang steht mit der Grösse der Dauereier, welche stets, aber bei verschiedenen Arten in sehr verschiedenem Grade, dem Sommeri an Volumen überlegen sind.

Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass bei vielen Phyllopoden die Eier aus ganz ähnlichen vierzelligen »Keimgruppen« hervorgehen, wie bei den Daphnoiden, nur dass — soweit man weiss — stets eine jede Keimgruppe auch ein Ei liefert, secundäre Nährzellen also nicht vorkommen. Besonders werthvoll erscheint mir die kurze Bemerkung SPANGENBERG's, dass bei *Limnadia* die Eibildung in dieser Weise vor sich geht<sup>1)</sup>. Wir sehen daraus, dass die Einrichtung der vierzelligen Keimgruppen eine sehr alte ist, dass sie bei den Phyllopoden ihren Ursprung haben mag und dass dort je eine Keimgruppe eben gerade die Anzahl von Keimzellen in sich vereinigte, wie sie zur Bildung eines Eies erforderlich war.

1) SPANGENBERG, Zur Kenntniss von *Branchipus stagnalis*. Diese Zeitschrift. Supplementband zu Bd. XXV. p. 4.

Diese Einrichtung ging auf die Abkömmlinge der Estheriden, auf die Daphnoiden über und wenn wir nun sehen, dass zwar bei der einen Eiart, welche die Daphnoiden hervorbringen, die Keimgruppen ihre alte Bestimmung beibehielten und eine jede sich zu einem Sommerei ausbildete, dass aber zur Bildung je eines Winteres mehrere solche Keimgruppen verwendet werden, so werden wir nicht umhin können, darin eine Bestätigung des oben schon gezogenen Schlusses zu sehen, dass nämlich die Latenzeier der Daphnoiden im Laufe der phyletischen Entwicklung an Grösse zugenommen haben und zum Theil sehr bedeutend. Natürlich kann hier nur von relativer Grösse die Rede sein, nicht von absoluter. Es handelt sich nur um das Verhältniss von Eivolum zum Körpervolum; Letzteres hat wahrscheinlich bei allen Daphnoiden im Verhältniss zu ihren Stammeltern abgenommen, die Eigenthümlichkeiten des Baues lassen sich ja vielfach gerade aus einer Abnahme der Körpergrösse verstehen. Dabei hat aber die Grösse der Dauereier relativ zugenommen.

Wir kommen so zu dem scheinbaren Paradoxon, dass zwar die Einrichtung der Dauereier eine weit ältere ist, als die der Subitaneier, dass aber dennoch die Bildungsweise der heutigen Dauereier die jüngere ist. Die Subitaneier bilden sich noch heute, wie die Dauereier der Urdaphniden, aus je einer Keimgruppe, die heutigen Dauereier aber haben sich bei vielen Arten eine complicirtere Bildungsweise angewöhnt<sup>1)</sup>.

1) In Abhandlung I dieser »Beiträge« habe ich versucht, die merkwürdige Einrichtung der Einährzellen physiologisch zu erklären. Ich ging dabei von dem Gedanken aus, dass eine bestimmte Zelle bei bestimmter Ernährungsintensität auch nur eine bestimmte Maximalgrösse erreichen könne, dass diese aber noch gesteigert werden könne, wenn die Ernährung eine intensivere werde. Wenn nun also in der phyletischen Entwicklung einer Artengruppe eine weitere Vergrösserung des Eies aus irgend einem Grunde wünschenswerth, d. h. vortheilhaft war, so konnte diese dadurch erzielt werden, dass eine oder mehrere Eizellen sich als Nährzellen auflösten und ihr gelöstes Protoplasma die Maximalgrösse des Eies hinaufsetzte.

CLAUS hat sich dann in seiner Abhandlung über »Polyphemiden« (Wien 1877) gegen die Berechtigung dieses Erklärungsversuches ausgesprochen, ohne aber — wie mir scheint — den Kern der Frage getroffen zu haben. Seine Erwägungen sind zum Theil ganz richtig, sprechen aber nicht gegen meinen Erklärungsversuch. Gewiss ist der allmähig in der Phylogenese eingetretene Ausfall der Metamorphose Hauptursache der eingetretenen Eivergrösserung. Darum handelte es sich aber für mich nicht, vielmehr darum, weshalb die nothwendige Vergrösserung des Eies nur auf dem Wege der Hinzufügung weiterer Nährzellen erreicht werden konnte. CLAUS meint meine Anschauung von der für eine bestimmte Ernährungsweise fixirten Maximalgrösse dadurch zu widerlegen, dass er

Wenn aber gefragt wird, in wiefern eine Abkürzung der Entwicklungsdauer in dem Wegfall der Metamorphose gelegen sei, so ist ein präziser Nachweis dieser gewöhnlich als selbstverständlich betrachteten Annahme kaum zu leisten. Sicherlich entwickelt sich eine heutige Daphnia rascher aus dem Ei zur Geschlechtsreife, als sie es thun würde, wenn sie als Nauplius das Ei verliesse; es fragt sich nur, ob nicht die Bildung grösserer Eier, respective die Abscheidung nahrungsreichen Fruchtwassers um ebensoviel Zeit mehr in Anspruch nimmt, als die Ontogenese des jungen Thieres abgekürzt wird. Höchst wahrscheinlich ist dies nun nicht der Fall, sondern die Herbeischaffung desselben Quantum Nährmaterial, wie es zum Aufbau einer jungen Daphnie erforderlich ist, wird rascher und mit weniger Kraftaufwand vom Mutterthier geleistet als es von einer winzigen Larve geschehen könnte.

Uebrigens kommt dieses Moment nur für die Sommereier in Betracht, da die Zeit, welche mit Bildung der Dauereier verloren geht, nicht dem Generationscyclus verloren geht, zu welchem die Sprösslinge dieser Dauereier gehören, sondern dem vorhergehenden. Hier wird also das Ziel: raschere Ausbildung zur Geschlechtsreife (resp. zur Fortpflanzung) jedenfalls erreicht werden. Allerdings aber musste durch die Vergrösserung der Dauereier eine Verminderung ihrer Anzahl herbeigeführt werden, dieser Nachtheil aber wurde reichlich dadurch aufgewogen, dass die gleichzeitig entstandene Generationsfolge durch Einschaltung von Subitangenerationen die Individuenzahl der Colonie ins Ungeheure vermehrte.

Wenn nun auch diese Umwandlung der indirecten in eine directe Entwicklung bei den Sommereiern zum grossen Theil durch intrauterine Ernährung der Embryonen erzielt wurde, so würde man doch irren,

darauf hinweist, wie bei den Polyphemiden die Grösse der Sommereier durch Uterinalernährung der Embryonen auf ein Minimum gesunken sei und dennoch die drei Nährzellen beibehalten wurden. Ich bezweifle nicht, dass die Eizelle – wenn sie eine andere Geschichte hinter sich hätte – im Stande wäre, ein »so winziges« Ei »aus eigener Kraft«, ohne den Beistand von Nährzellen hervorzubringen, allein CLAUS vergisst dabei nur, dass sie eine Geschichte hinter sich hat, dass die Keimgruppen eine altererbte Einrichtung sind, die nicht ohne Weiteres wieder aufgegeben werden kann!

Ich bin weit entfernt, meinen Erklärungsversuch für ausreichend zu halten. CLAUS hat ganz recht, wenn er von einer »wahren Erklärung« dieser Vorgänge den Nachweis verlangt, »aus welchem Grunde und unter welchen Bedingungen Eizellen zu Nährzellen werden etc.«, nur sind solche Fragen leichter zu stellen, als zu beantworten. Die Grundidee meines Versuches scheint mir auch heute noch richtig und wenn damit auch nur ein erster Schritt zur vollständigen Erklärung gethan ist, so ist es eben doch immer ein Schritt.

wollte man in den heutigen Sommereiern die unveränderten Abkömmlinge der Eier der Urdaphnoiden sehen. Vielmehr drängt Alles zu der Annahme, dass auch diese Eier Wandlungen durchgemacht hat und zwar nicht bloß solche der Grösse sondern auch solche der Qualität.

Eine Verminderung der Eizahl und eine Zunahme der Eigrösse wird sehr wahrscheinlich auch bei den Sommereiern stattgefunden haben. Dafür spricht zuerst die grosse Anzahl sehr kleiner Eier bei den Estheriden (*Limnadia*), dann aber der Umstand, dass offenbar die Brutpflege erst sehr allmählig bei den Daphnoiden entstanden ist. Dies geht aus der sehr verschiedenen Intensität hervor, mit welcher dieselbe heute von den verschiedenen Gruppen der Daphnoiden ausgeübt wird, sowie aus der Verschiedenartigkeit der Einrichtungen, durch welche dieselbe ermöglicht wird. Da nun bei allen Daphnoiden ohne eine einzige Ausnahme die Metamorphose bei den Sommereiern ganz verloren gegangen ist, so darf man vermuthen, dass sie auch hier ursprünglich mit einer Vergrößerung des Eies begonnen haben wird und dass die intrauterine Entwicklung erst nachträglich hinzugetreten ist. In dem Maasse aber, als diese Letztere intensiver wurde durch immer vollständigeren Abschluss des Brutraumes (*Daphnia*), durch Bildung blutführender Schwellkörper am Boden des Brutsackes (*Moina*), schliesslich durch Entstehung förmlicher Milchdrüsen in demselben (*Polyphemus*), um so mehr war die Möglichkeit gegeben, die Grösse der Eier wieder zu vermindern und dafür ihre Zahl zu vermehren.

Dies ist denn auch wirklich in mehreren Fällen geschehen, so bei *Moina* und *Polyphemus*, bei welchen beiden die Sommereier ungemein klein und beinahe dotterlos sind, dafür aber ihre Anzahl relativ gross.

Nicht immer aber hat die Natur den durch die Uterinalernährung erlangten Vortheil nach dieser Richtung weiter verwerthet. Nicht überall ist die Eizahl der jedesmaligen Brut mit dem Sinken der Eigrösse vermehrt worden. Bei *Bythotrephes*, wie auch bei *Podon* und *Evadne* treten stets nur wenige Eier gleichzeitig in den Brutsack, allein dieselben werden über das gewöhnliche Maass hinaus ernährt, sie bleiben länger im Uterus und erreichen eine grössere Reife, als sonst bei den Daphnoiden geschieht. Die aus dem Brutsack ausschlüpfenden Jungen von *Bythotrephes* sind bei jungen Müttern nur  $\frac{1}{4}$  kleiner, als ihre Erzeugerin<sup>1)</sup>.

Was nun den zweiten Punkt in Betreff der Sommereier betrifft,

1) Siehe: Abhandlung III. p. 149. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII. p. 178.

nämlich ihre chemische und physikalische Zusammensetzung, so ist es ja bekannt, wie sehr sich Sommer- und Wintereier bei ein und derselben Art unterscheiden. Die Sommereier enthalten stets im Centrum des Eies jene grosse, oft gefärbte Fettkugel, welche LEYDIG als »Oeltropfen« bezeichnet hat; ferner enthält der Dotter grosse und kleine, immer lichte, durchscheinende und meist charakteristisch gefärbte Dotterkugeln; beim Winterei fehlt der centrale Oeltropfen und der Dotter entbehrt der grösseren Fettkugeln, besteht aus sehr kleinen körnigen oder kugligen Elementen und ist stets ganz undurchsichtig. Chemische Analysen der beiden Eiarten liegen bis jetzt nicht vor.

Die Thatsache, dass hier zwei in Aussehen und chemischer Constitution höchst verschiedene Eier genau ein und dasselbe Thier liefern, scheint mir in allgemeiner Beziehung bisher zu wenig beachtet worden zu sein. Was kann grösser sein, als der Unterschied zwischen Winter- und Sommerei bei *Moina rectirostris*? Ersteres enorm gross, undurchsichtig, ziegelroth, aus feinsten Körnchen bestehend, Letzteres winzig klein, nur wenig schön blassblauen, durchsichtigen Dotter enthaltend. Aber aus beiden entsteht dasselbe Thier, die junge *Moina rectirostris*, gleich gross, gleich weit entwickelt.

Man hat gesagt, es müsse auf geringen Unterschieden der chemischen und physikalischen Constitution des Eies beruhen, dass aus dem einen Ei eine Gans, aus dem andern eine Ente komme.

Ogleich im letzten Grunde wohl richtig, enthält dieser Satz doch eine Ungenauigkeit, die ihn unrichtig macht; das beweisen die Winter- und Sommereier der Daphnoiden. Der Unterschied in der physikalischen und soweit hieraus ersichtlich auch der chemischen Constitution ist um Vieles grösser, als der zwischen Gänse- und Entenei und dennoch entsteht aus beiden das gleiche Wesen. Der Schluss scheint unabweisbar, dass eben nicht die chemisch-physikalische Constitution des ganzen Eies, auch überhaupt nicht die chemisch-physikalische Constitution in dem gewöhnlichen, grösseren Sinne die Ursache der einzuschlagenden Entwicklungsrichtung ist sondern eben jene feinste und für uns noch unfassbare Constitution der lebenden Zelle, auf welcher es beruht, dass die ererbte Entwicklungsrichtung stets wieder von Neuem eingehalten wird. Nur der Körper der Eizelle selbst, das Protoplasma im weiteren Sinn (den Kern mit eingeschlossen) kommt hier in Betracht, nicht die Zuthaten an Dottersubstanzen, welche die Ernährung des Embryo besorgen. Gerade dieser Fall beweist, wie mir scheint, dass das Deutoplasma (E. VAN BENEDEN) keine andere Rolle bei dem Aufbau des Embryo spielt, als

etwa das nahrungsreiche Fruchtwasser von Polyphemus oder als das mütterliche Blut in der Placenta eines Säugethiers.

Welche von beiden Eiarten den Eiern der Urdaphnoiden in chemisch-physikalischer Hinsicht am nächsten stehen, liesse sich vielleicht durch Vergleichung mit den Phyllopodeneiern, speciell mit denjenigen der Estheriden, entscheiden. Doch stand mir frisches Material nicht zu Gebot und die bisherigen Angaben darüber genügen zu diesem Zwecke nicht.

Die cyclische Fortpflanzung der Daphnoiden beruht danach also auf folgendem Vorgang. Die Stammformen besaßen dieselbe noch nicht, sondern verhielten sich, wie heute die Mehrzahl der Estheriden, d. h. sie pflanzten sich lediglich durch Dauereier fort und zwar zweigeschlechtlich. Ihre in Menge producirten Eier sanken in den Schlamm ein und entwickelten eine neue Generation in der Regel erst lange nach dem Absterben der ersten. Cyclische Fortpflanzung entstand dann dadurch, dass ein Theil der Dauereier in Subitaneier sich umwandelte. Es folgten nun je zwei Generationen unmittelbar aufeinander, von denen die erste sich allmähig vollständig auf die Bildung von Subitaneiern concentrirte, während die zweite zuerst noch reine Latenzeier-Production betrieb, später aber daneben auch noch Subitaneier hervorbrachte. So entstand ein Cyclus von drei Generationen, später durch Einschaltung von Subitanweibchen in die dritte Generation ein Cyclus von vier Generationen und so fort. Von dem früheren oder späteren Eintritt der Vernichtungsperioden hing es ab, wie weit die Dauereibildung hinausgeschoben werden konnte, wie viele Generationen also ausser der ersten nur aus Subitanweibchen bestehen durften, von den Schwankungen im Eintritt der Vernichtungsperioden dagegen hing es ab, auf wie wenige Generationen die Latenzeierbildung beschränkt sein durfte. Je weiter diese letztere hinausgeschoben werden konnte und je concentrirter, d. h. auf je weniger Generationen beschränkt sie auftreten durfte, um so vortheilhafter war es für die Erhaltung der Art, denn um so grösser wurde die Gesamtzahl der bis zum Ende jedes Cyclus producirten Dauereier.

Der Ausfall der Befruchtungsbedürftigkeit für die Subitaneier trat mit oder nach der Subitanentwicklung auf und beruht wohl auf demselben Motiv, welches diese hervorrief, auf dem Streben nach einer möglichst raschen Vervielfältigung der Individuenzahl.

Die Veränderungen, welche die Eier im Laufe der phyletischen Entwicklung erlitten, blieben aber nicht darauf beschränkt, dass ein Theil von ihnen die Latenzperiode aufgab, und zugleich die Fähigkeit parthenogenetischer Entwicklung erwarb, sondern es ging damit Hand in Hand

die Tendenz, die bisher mit Metamorphose verbundene Entwicklung zu einer directen umzugestalten. Dies geschah bei den Latenziern durch bedeutende Vergrösserung des Eies, bei den Subitaneiern zum Theil wohl auch auf diesem Wege, hauptsächlich aber durch Herstellung von Einrichtungen zur Ernährung der Embryonen aus dem Blute der Mutter. In beiden Fällen muss die Zahl der von einem Individuum erzeugten Nachkommen abgenommen haben.

Es bleibt nun noch zu untersuchen übrig, ob dieser Entwurf einer Entstehungsgeschichte des Daphnoidencyclus nicht in Widerspruch steht mit irgend welchen Thatsachen, ob sich also auch solche Züge in dieses Bild eintragen lassen, die beim Entwerfen desselben nicht speciell berücksichtigt wurden.

Nur eine oberflächliche Betrachtung wird darin einen Einwurf gegen die entwickelte Theorie sehen, dass die parthenogenetische Fortpflanzung bei den meisten Arten so ausserordentlich überwiegt, dass die geschlechtliche Fortpflanzung sich gewissermassen nur als Ausnahme von der Regel darstellt. Aber dieses Ueberwiegen äussert sich zum Theil in einer Weise, welche auch tieferem Eingehen als ein Widerspruch gegen die Theorie erscheinen kann und nicht ohne Weiteres mit ihr in Einklang zu setzen ist.

Ich meine die beiden Thatsachen, dass nach Ablauf der Sexualperiode wieder Vermehrung durch Subitaneier eintritt und dass in vielen Fällen die Geschlechtsweibchen selbst, nachdem sie Dauereier hervorgebracht haben, zur Bildung von Subitaneiern übergehen. Nach der Theorie — so könnte man etwa schliessen — sollte man erwarten, dass eine scharfe Trennung von reinen Subitan- und Latenzweibchen allmählig erzielt worden sein müsse, jedenfalls aber, dass die Erzeugung von Subitaneiern ihren Abschluss mit dem Eintritt der Sexualperiode finden müsse. Was kann für ein Nutzen für die Art darin liegen, dass der Geschlechts-generation noch reine Jungferngenerationen nachfolgen und doch müsste irgend ein Nutzen damit verbunden sein, wenn die Theorie richtig ist und wirklich Dauereier erzeugende Geschlechtsthier das Primäre waren? Denn was sollte sonst die Latenzweibchen bestimmt haben, die altererbtte Gewohnheit der Latenziern-Production theilweise aufzugeben?

Darauf ist nun Folgendes zu erwiedern. Zuerst gilt es keineswegs für alle Daphnoiden, dass die Geschlechtsweibchen auch Subitaneier hervorbringen. Bei Polyphemus, bei Sida und möglicherweise auch bei

Latona scheinen die Sexualweibchen im strengen Sinne des Wortes Latenzweibchen zu sein, d. h. ausschliesslich Latenzeier hervorbringen; die Colonie stirbt mit ihnen aus. Bei andern Arten (*Moina rectirostris* und *paradoxa*) besitzen die Latenzweibchen zwar die Fähigkeit, Subitaneier hervorzubringen, aber sie thun dies nur dann, wenn es an Männchen zur Befruchtung der Dauereier fehlt und wenn diese letzteren im Ovarium oder im Brutraum in Folge dessen zerfallen. Bei einer dritten Reihe von Arten ist es allerdings die Regel, dass die Sexualweibchen zuerst ein oder zwei Mal Latenzeier und dann Subitaneier hervorbringen (*Daphnia pulex* u. s. w.).

Hält man diese drei thatsächlich vorkommenden Fälle zusammen, so erkennt man in ihnen unschwer drei Stadien eines Umwandlungsprocesses. Von welcher Seite her derselbe begonnen hat, lässt sich allein aus diesen Daten nicht ersehen, jedenfalls aber ist die Auffassung, dass es sich hier um ein allmähiges Vorrücken der Fähigkeit zur Subitaneibildung handle nicht minder berechtigt, als die umgekehrte.

Weiter aber ist gegen die obigen Einwürfe geltend zu machen, dass wenigstens für polycyclische Arten auch ein Vortheil darin liegen kann, dass auf die Sexualperiode noch parthenogenetische Generationen folgen. Vorausgesetzt nämlich, dass sie sich eine geraume Zeit hindurch ungehindert fortpflanzen, also z. B. den Winter überdauern können, vermögen sie eine zweite Sexualperiode einzuleiten (man vergleiche: *Daphnia pulex*, Versuch 48 und 49). Sehr wahrscheinlich kann eine ganze Reihe von Arten den Winter über ausdauern, so *Bosmina*-, *Chydorus*-, *Lynceus*-, *Daphnia*- und *Simocephalus*-Arten, und noch viel häufiger wird es vorkommen, dass ihre Colonieperiode den ganzen Sommer hindurch ohne Unterbrechung fort dauert. Eine vollständige Abschaffung der Sexualperioden braucht daraus noch keineswegs hervorzugehen, würde vielmehr nur dann eintreten können, wenn dies nicht bloß häufig und an vielen Localitäten, sondern regelmässig und an fast allen Wohnorten der Art vorkäme.

Ich glaube deshalb, dass die auf den ersten Blick sehr befremdende Thatsache des Wiedereintritts der parthenogenetischen Fortpflanzung nach Ablauf der ersten Sexualperiode seinen Grund zumeist darin hat, dass häufig die Vernichtungsperioden keine absoluten sind, d. h. dass viele Colonien nicht jedes Mal von ihnen getroffen werden. Es entspricht dann dem Nützlichkeitsprincip, dass die der Sexualperiode unmittelbar nachfolgenden Generationen sich wieder durch Subitaneier vermehren und die Dauereibildung sich nur in einer der späteren Generationen, die an das Ende des Sommers oder (bei Ueberwintern) in den Anfang des Frühjahrs fällt, erhalten und fixirt hat. Bei

polycyclischen Arten würde demnach eine zweite Sexualperiode nicht nur innerhalb desselben Jahres oder Sommers eintreten können, sondern auch innerhalb derselben Colonieperiode, d. h. innerhalb einer continuirlichen Reihe von Jungferngenerationen.

Aber wenn selbst der Art keinerlei Vortheil daraus erwüchse, dass ihre Sexualweibchen einen Theil ihrer Kraft in der Erzeugung von Subitaneiern verwendeten, wenn also diese der Sexualperiode nachfolgenden Subitangenerationen durch die Vernichtungsperiode stets nachkommenlos vertilgt würden, so könnte man daraus dennoch keinen Einwurf gegen die Theorie ableiten. Denn wer vermöchte die Behauptung zu widerlegen, welche in der Uebertragung der Fähigkeit zur Subitaneibildung auf die Latenzweibchen bloß einen einfachen Vererbungsvorgang sehen wollte? eine mechanische Folge des Einflusses so vieler vorhergegangener reiner Subitangenerationen, der zu widerstehen selbst Naturzüchtung nicht stark genug sei? Leider sind wir auch hier noch lange nicht so weit, um der Natur nachrechnen zu können, aber bei der Kenntniss der Vererbungsvorgänge, wie wir sie heute besitzen, sollte man sich fast weniger darüber wundern, dass die grosse Ueberzahl von Subitangenerationen ihre Eigenschaften schliesslich auch auf die Latenzweibchen übertragen, als vielmehr darüber, dass diese Letzteren nicht längst von dem überwiegenden Einfluss der Ersteren ganz zu Subitaneibildung umgewandelt wurden! Wir sehen wohl die Nothwendigkeit ein, dass dies nicht geschehe, weil ein gänzliches Ausfallen der Dauereibildung den Untergang der meisten Arten herbeiführen würde, aber wir sehen nicht sogleich ein, wieso es der Naturzüchtung gelingen konnte, diesem Postulat nachzukommen. Ich werde auf diesen Punkt im letzten Abschnitt näher eingehen.

Wenn wir aber auch in Bezug auf die tieferen Ursachen der fraglichen Thatsache lediglich auf Vermuthungen angewiesen sind, so stehen wir auf etwas soliderem Boden, wenn es sich nur um die Erkenntniss der nächsten Ursache handelt. Mag ein Nutzen für die Art darin liegen, oder nicht, so viel lässt sich nachweisen, dass in den Latenzweibchen gewissermassen ein Kampf vor sich geht zwischen der Tendenz zur Bildung von Dauereiern und derjenigen zur Bildung von Subitaneiern.

Bei *Daphnia pulex* tritt dies in sehr interessanter Weise hervor. Ich habe schon früher mitgetheilt<sup>1)</sup>, dass ganz junge Thiere dieser Art

1) Siehe: diese Beiträge Abhandlung IV. p. 202. Die erste Beobachtung solcher abortiver Dauerei-Keime gehört Sir JOHN LUBBOCK, der sie indessen nicht — wie ich früher irrig annahm — bei jungen, erstbrütigen Weibchen, sondern bei erwachsenen

nicht selten eine Dauereianlage im Ovarium erkennen lassen, welche einige Tage hindurch wächst, sogar beginnt, den charakteristischen, feinkörnigen Dotter des Dauereies in sich abzulagern, dann aber in der Entwicklung stille steht, um sich sodann allmählig aufzulösen und vollständig zu verschwinden.

Statt eines Dauereies entwickeln sich dann mehrere Subitaneier und das betreffende Thier bleibt dann bei der Parthenogenese — soweit meine Beobachtungen reichen.

Man beobachtet also hier direct den Kampf zwischen der Anlage zur Dauereibildung und der zur Anlage der Subitaneibildung und zwar bleibt in diesen Fällen die jüngstererbte Tendenz Siegerin. Aber auch im umgekehrten Falle, wenn es zur vollen Ausbildung des Dauereies gekommen wäre, hätte ein solcher Kampf stattgefunden, denn — wie früher dargelegt wurde — gehören zur Ausbildung eines Dauereies immer ausser den vier Keimzellen der Dauereianlage selbst noch mehrere vierzellige Keimgruppen, welche als Nährzellen des Eies functioniren. Diese Letzteren unterscheiden sich aber in Nichts von den gewöhnlichen Sommereianlagen; es sind somit unter allen Umständen neben der Dauereianlage stets auch Subitaneianlagen vorhanden und es fragt sich nur, welche von beiden Anlagen die Oberhand gewinnt.

Nachdem einmal die hier dargelegten theoretischen Anschauungen über die Entstehung des Daphnoidencyclus ausgebildet waren, lag die Frage nahe, ob etwa bei allen Individuen stets beide Eianlagen nebeneinander vorhanden sind, oder ob nicht vielmehr die Generationen sich hierin verschieden verhalten. Wenn die Theorie richtig ist, wenn in der That der heutige Cyclus von *Daphnia* dadurch zu Stande kam, dass zuerst die erste Generation aus Latenz- in Subitanweibchen verwandelt wurde, dann die zweite und dritte, dass in den späteren Generationen aber ein Theil der Weibchen die Latenz Eierbildung beibehielt, während sie ein anderer Theil ebenfalls aufgab, so müssen wir erwarten, derartige abortirende Wintereianlagen am häufigsten in den Generationen zu finden, welche Geschlechtsthier enthalten, oder welche wenigstens unmittelbar an die Sexualgenerationen anstossen, am seltensten aber in den von den Sexualgenerationen weit entfernten, vor Allem in der ersten Generation.

beobachtete. Beinahe alle Weibchen sollen, sobald sie Brut abgesetzt haben, die Anlage eines Dauereies im Ovarium erkennen lassen, welches dann aber meistens nicht zur Entwicklung gelangt. Die Beobachtung selbst ist richtig, die darauf gegründete Ansicht aber zu sehr verallgemeinert. Die abortirenden Dauereianlagen kommen nur in bestimmten Generationen vor. Vergleiche: LUBBOCK, »On the two methods of reproduction in *Daphnia* etc.« *Philosoph. Transact.* 4857.

Soweit ich bis jetzt den Sachverhalt prüfen konnte, verhält es sich nun wirklich so und darin scheint mir ein schwerwiegender Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Theorie zu liegen.

Ich habe viele Individuen der ersten Generation vom Ausschlüpfen aus dem Ei an Tag für Tag verfolgt und niemals die Anlage eines Dauereies gefunden; ebenso fehlte eine solche bei allen untersuchten Individuen der zweiten Generation. Leider verhinderte das Fehlschlagen eines Zuchtversuchs die genaue Controlirung der folgenden Generationen und ich vermag nicht anzugeben, in welcher Generation zuerst abortirende Dauereikeime auftreten<sup>1)</sup>. Nur so viel kann ich mit Sicherheit sagen, dass in späteren Generationen sehr häufig solche Keime als erste Eianlagen auftreten, eine Zeit lang wachsen und körnigen Dotter abscheiden und dann wieder verschwinden.

Allerdings liessen sich auch diese Thatsachen, wenn man sie allein ins Auge fast, in umgekehrtem Sinne deuten, nicht als Nachklang der allmähig zurückgedrängten Dauereibildung, sondern als Zeichen beginnender Ausbreitung derselben. Sobald man aber die übrigen Verhältnisse mit berücksichtigt, ist es klar, dass an einen heute im Gange befindlichen Ausbreitungsprocess der Dauereibildung nicht zu denken ist.

Noch ein anderes Verhältniss spricht zu Gunsten der aufgestellten Theorie: die Reihenfolge, in welcher Latenz- und Subitaneier von demselben Individuum hervorgebracht werden. In allen neueren Arbeiten und Schriften über Daphnoiden wird stillschweigend angenommen, dass dieselben Individuen abwechselnd und ohne bestimmte Reihenfolge bald Winter-, bald Sommereier hervorbrächten. Dies verhält sich aber keineswegs so. Schon JURINE war es bekannt, dass die Sexualweibchen von *Daphnia pulex* das Fortpflanzungsgeschäft in der Regel mit der Hervorbringung von Dauereiern beginnen und ganz ebenso ist es bei vielen Daphnoiden<sup>2)</sup>. Ich führte schon an, dass bei Einigen (*Sida*, *Latona*, *Polyphemus*) die betreffenden Individuen bei der Dauereierzeugung zu verharren scheinen, also Sexualweibchen im strengen Sinne des Wortes sind, während bei Andern die Möglichkeit, Subitaneier nachfolgen zu lassen, zwar vorhanden ist, aber nur in ganz bestimmten Fällen benutzt wird. Bei *Moina* kommt es im normalen Zustand einer Colonie niemals vor, dass ein Sexualweibchen noch Sommereier erzeugt. Nur wenn die Männchen fehlen, die erzeugten Dauereier also nicht befruchtet werden können, dann tritt der Uebergang zur Sommereibildung ein; so z. B. wenn man ein Latenzweibchen

1) Siehe den »Nachtrag« zu dieser Abhandlung.

2) Bei *Daphnella brachyura* produciren im Beginn der Sexualperiode viele Weibchen zuerst Sommereier und dann erst Wintereier.

von Männchen absperrt. Bei *Moina rectirostris* werden die Dauereier erst während und durch den Begattungsact aus dem Ovarium in den Brutraum übergeführt. Tritt keine Begattung ein, so bleibt das Ei im Ovarium liegen und zerfällt schliesslich und dann kommt es zur Bildung von Sommereiern. Hier gewinnt also — so kann man sich den Vorgang etwa zurechtlegen — die in jedem Individuum natürlich vorhandene Anlage zur Sommereiproduction erst dann die Ueberhand, nachdem der Versuch, Dauereier abzusetzen, erfolglos geblieben war <sup>1)</sup>.

Bei *Daphnia* hat schliesslich die Tendenz zur Sommereibildung in den Latenzweibchen einen noch höheren Grad erreicht und es kommt immer zur Sommereibildung, nachdem ein oder zwei Mal Wintererier gebildet worden waren. Hier ist diese Tendenz so stark, dass sogar in einzelnen Fällen die durch die Vererbung ursprünglich bedingte Reihenfolge der Eiarten durchbrochen wird. Es war schon JURINE bekannt und ebenso LUBBOCK, dass in einzelnen Fällen die Fortpflanzung mit der Erzeugung von Sommereiern beginnt, darauf die von Dauereiern folgt, um schliesslich wieder zur Sommereibildung zurückzukehren.

Wer jemals die Anlage eines Wintereriers im Ovarium von *Daphnia* gesehen und die Entwicklung zum fertigen Ei verfolgt hat, der wird sich das Mechanische einer solchen zeitlichen Verschiebung in der Bildung der beiderlei Eiformen sehr leicht klar machen können. In den oben besprochenen Fällen des Abortirens der Wintererigruppe bilden sich die vor der Wintererianlage befindlichen Keimgruppen zu Sommereiern aus und die Wintererigruppe geht zu Grunde. Da nun aber die Sommereier zu ihrer Ausbildung keiner Beihülfe bedürfen, so wird es vorkommen können, dass trotz Ausbildung von Sommereiern die Wintererigruppe sich erhält. Dann kann später noch eine Entwicklung derselben eintreten, indem neue

1) Nicht blos durch künstliche Isolirung kann man die Sexualweibchen zur Bildung von Sommereiern zwingen; es kommen solche Fälle auch spontan vor. So beobachtete ich kürzlich eine aus mehreren Hundert Individuen bestehende Colonie von *Moina rectirostris*, bei welcher gar keine Dauereier gebildet wurden, höchstens einmal ein leeres Ephippium. Trotzdem waren zahlreiche Männchen vorhanden, aber die nähere Untersuchung derselben ergab, dass ihre Hoden durchweg keine oder doch abnorm beschaffene Samenelemente enthielten und die Weibchen erwiesen sich zum grossen Theil als Sexualweibchen, welche aber ihre Dauereier nicht hatten absetzen können und deshalb zur Sommereibildung übergegangen waren. Entweder befand sich im einen Ovarium noch ein in Zerfall begriffenes Wintererier, während vom andern Ovarium aus schon Sommereier in den Brutraum getreten waren, oder der Brutraum enthielt Sommereier oder Embryonen, daneben aber die unverkennbaren Reste eines in Auflösung begriffenen Wintereriers. In diesem Falle hatten beide Ovarien Sommereier erzeugt.

Nährgruppen aus dem Keimlager an ihr vorbeirücken und das Material zur Bildung des Dauereies liefern. Dann aber wird wieder Sommerbildung eintreten, falls nicht das Ovarium noch eine zweite Dauereigruppe enthielt. Wenn aber auch das Mechanische dieses Vorganges verständlich ist, so sind doch die Motive, welche den Ausschlag geben in diesem Kampf, welche entscheiden, ob Dauer- oder Sommererei siegen wird, dunkel. Wir können nur vermuthen, dass Vererbungsgesetze hier massgebend sind.

Man nimmt gewöhnlich und im Allgemeinen gewiss mit Recht an, dass die längstvererbten Tendenzen die stärkeren sind; gerade in dieser Beziehung liegt aber der Fall besonders verwickelt bei *Daphnia* und auch bei *Moina*. Allerdings nämlich ist die Tendenz zur Dauereibildung die längstvererbte, allein die Form des Dauereies, wie wir sie heute vor uns sehen, ist nicht die alte ursprüngliche, sondern eine neuerworbene! Die Wintererier sind im Verlauf der phyletischen Entwicklung bedeutend vergrössert worden und zwar durch Hinzuziehung einer grossen Anzahl von Keimgruppen als Nährmaterial für das Ei. Die Tendenz dieser secundären Nährgruppen sich zu Gunsten des Winterereies aufzulösen, ist jünger, als die Tendenz derselben, sich zu Sommeriern auszubilden und so können wir uns nicht wundern, wenn wir die letztere zuweilen noch über die erstere siegen sehen, obgleich die altererbte Tendenz zur Ausbildung des Winterereies dem entgegensteht.

Mag man mich aber in diesen Erwägungen weiter oder weniger weit begleiten, so viel wird man immer zugeben müssen, dass in den erwähnten Ausnahmefällen keine Instanz gegen die aus der Regel abgeleitete Theorie gesehen werden kann, dass sie vielmehr von dieser aus — wenn auch nicht wirklich erklärt —, so doch einigermassen plausibel zurechtgelegt werden können.

Ein Punkt wurde bisher nicht näher berührt: die Entstehung der Männchen. Man könnte eine Erklärung verlangen, warum die Männchen immer zur selben Zeit mit den Geschlechtsweibchen auftreten. Eine Erklärung nun in dem Sinne eines Nachweises der Ursachen, auf welchen es beruht, dass das eine Ei sich zum männlichen, das andere zum weiblichen Thier entwickelt, kann nicht gegeben, sie kann aber auch für jetzt nicht verlangt werden. Nur so viel lässt sich feststellen, dass die Befruchtung hier ganz ohne Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung ist, ja überhaupt auf die Qualität des jungen Thieres. Denn es können bei ein und derselben Art nicht nur Männchen und Geschlechtsweibchen,

sondern auch Jungfernweibchen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, die beiden ersten entstehen sogar immer aus solchen; Jungfernweibchen aber gehen auch aus befruchteten Eiern hervor.

So verdanken die Jungfernweibchen der ersten Generation bei allen Arten befruchteten Eiern ihr Dasein, die der zweiten aber unbefruchteten Eiern.

Sollte aber gefragt werden, warum die Männchen stets gleichzeitig mit den Geschlechtsweibchen erscheinen, so erklärt sich dies in soweit sehr einfach, als nach unserer Anschauung die primäre Form der Fortpflanzung eben die zweigeschlechtliche war, die Erzeugung von beiderlei Geschlechtsthieren also nur in gewissen Generationen beibehalten, nicht aber neu erworben wurde.

Kurz zusammengefasst beruht demnach die Entstehung des Daphnoidencyclus und der Daphnoiden selbst zunächst darauf, dass die Stammformen dieser Ordnung, den heutigen Estheriden nahe verwandt, allmählig kleiner und einfacher von Bau wurden, als ihre Voreltern. Dadurch verkürzte sich die Ontogenese, so dass zwei Generationen sich in derselben Colonieperiode folgen konnten und dies mit um so grösserer Sicherheit, als nun auch bei den Eiern der ersten Generation eine immer mehr zunehmende Verkürzung der Latenzperiode eintreten musste. Relative Vergrösserung der Dauereier, andererseits gänzliche Umwandlung der Eier der ersten Generation in Subitaneier und Beginn einer Uterinernährung des Embryo begleiteten und steigerten die zunehmende Verkürzung der Metamorphose und führten schliesslich zum gänzlichen Ausfall derselben. Gleichzeitig übertrug sich die Fähigkeit der Subitaneierbildung und Brutpflege auf die zweite Generation, bei den meisten Arten später auch noch auf die dritte, vierte u. s. w. und schliesslich fixirte sich die Generationsfolge so, dass Latenzeier nur noch in den Generationen hervorgebracht wurden, welche der Vernichtungsperiode vorhergingen.

Hand in Hand mit der Ausbildung der Subitaneier ging die Entstehung der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung, wie denn überhaupt alle diese Umwandlungsvorgänge auf das Genaueste zusammenhängen und ineinander greifen. Wenn auch der erste Anstoss von einer Seite her erfolgt sein wird, so haben sich doch nachher alle diese Neuerungen nicht hintereinander, sondern nahezu gleichzeitig ausgebildet, eine gestützt, gefördert, zum Theil wohl auch hervorgerufen durch die andere. So gab die Vereinfachung des Körperbaues zuerst wohl den Anstoss zur Bildung einer Generationsfolge innerhalb einer Colonieperiode und zur Entstehung von Subitaneiern; aber diese Folge brachte

nun ihrerseits eine viel grössere Individuenzahl zu Wege und bot dadurch die Möglichkeit zur Herabsetzung der Eizahl und dadurch zu einer relativen Vergrösserung der Eier (oder zur Brutpflege) und damit zur allmäligen Zusammenziehung der Metamorphose. Diese wiederum wirkte günstig auf die rasche Vermehrung der Colonie, erlaubte einen noch grösseren Aufwand von Material für das einzelne Ei und führte so den gänzlichen Wegfall der Metamorphose, die directe Entwicklung herbei. Als weitere Beförderung raschster Vermehrung kam dann noch die Einführung der Parthenogenese, respective der Wegfall der Männchen für die Subitangenerationen hinzu.

So wirkten also: Vereinfachung des Baues, Umwandlung eines Theils der Eier in Subitaneier, Vergrösserung der Dauereier, Einführung der Brutpflege für die Subitaneier, sowie der Parthenogenese (Wegfall der Männchen), Umwandlung der eingliedrigen Fortpflanzung in einen vielgliedrigen Cyclus alle zusammen und miteinander, um die heutige Fortpflanzungsweise der Daphnoiden hervorzurufen. Und darin möchten auch viele wesentliche Eigenthümlichkeiten des Baues, wie sie uns heute vorliegen, ihre Erklärung finden können, jedenfalls, soweit sie sich auf die Fortpflanzung beziehen.

Wenn nun auch hiermit der Gang der Entwicklung annähernd richtig geschildert sein sollte, so fragt es sich doch noch vor Allem, wodurch es möglich wurde, dass bestimmte Fortpflanzungsweisen sich auf bestimmte Generationen fixirten. Eine Lösung dieser Frage soll in dem folgenden Abschnitt versucht werden.

## VII. Gedanken über Wesen und Entstehung der cyclischen Vererbung.

Jede cyclische Fortpflanzung beruht darauf, dass Abänderungen zunächst latent vererbt werden um erst wieder bei der Generation evident zu werden, welche derjenigen entspricht, bei welcher sie entstanden sind, oder kürzer bei der »correspondirenden« Generation.

Schon in den Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge suchte ich diese Form der Vererbung als »cyclische Vererbung« näher zu kennzeichnen. Ihre Entstehung und damit ihre nächste Ursache suchte ich in folgendem Satze auszudrücken:

»Umstimmende Einflüsse, wenn sie in regelmässigem Wechsel alter-nirend eine lange Reihe ursprünglich gleicher Generationen treffen,

modeln nur die betroffenen Generationen um, nicht aber die dazwischen gelegenen; oder kürzer: Cyclisch einwirkende Abänderungsursachen erzeugen cyclisch auftretende Abänderungen; unter ihrem Einfluss gestaltet sich die Reihe monomorpher Generationen zu einem Cyclus di- oder polymorpher Generationen «.

Wendet man diese Sätze auf die Daphnoidenfortpflanzung an, so scheinen sie nicht ganz zu passen, denn man fragt sogleich, welches sind hier die umstimmenden Einflüsse, welche durch ihre cyclische Einwirkung das Alterniren der Fortpflanzung hervorgerufen haben? Die Weibchen aller Generationen leben ja unter wesentlich gleichen Bedingungen und es war gerade die erste Aufgabe dieser Abhandlung nachzuweisen, dass die äusseren Lebensbedingungen direct keinerlei Einfluss auf den Modus der Fortpflanzung ausüben, dass weder die Temperatur, noch die Quantität oder Qualität des Wassers im Stande ist, den einen in den andern Modus umzuwandeln, dass sie ihn also auch direct nicht hervorgerufen haben können.

Wenn sie ihn aber nur indirect hervorgerufen haben, so kann hier von »umstimmenden Einflüssen« überhaupt nicht die Rede sein; die einzelnen Individuen sind überhaupt von gar keinen umstimmenden Einflüssen getroffen worden, rein nur durch Beseitigung der für die Erhaltung der Art momentan weniger geeigneten Individuen hat sich der Generationencyclus festgestellt. Dies ist wenigstens die einzige Annahme, welche als Versuch einer Erklärung gemacht werden kann; Zurückweisung der Naturzüchtung heisst in diesem Falle, wie in so vielen andern: Verzicht auf Erklärung.

Wenn nun aber Naturzüchtung auch nach den bekannten Grundsätzen die Umwandlung von Latenz- in Subitanweibchen ganz wohl hervorgerufen konnte, wie war es möglich, dass sie allein auch im Stande war, den periodischen Wechsel von Latenz- und Subitangenerationen festzustellen?

Bei oberflächlicher Betrachtung scheint das zwar sehr einfach und in der That ist der äusserliche Vorgang dabei auch wirklich ein einfacher. Wie oben schon ausgeführt wurde, werden zuerst eine Anzahl von Latenzweibchen zu Subitanweibchen geworden sein, nach dem Nützlichkeitsprincip werden sie zuerst in der ersten Generation zur Herrschaft gelangt sein und nun nach demselben Princip, unterstützt durch das der Vererbung auch in der zweiten Generation die Latenzweibchen mehr und mehr verdrängt haben, genau nach dem Maasse der Nützlichkeit, bei *Moina* nur theilweise, bei *Daphnia*, *Sida*, *Leptodora* ganz.

Erst wenn man sich ganz klar macht, wie das geschah, wird man sich der Schwierigkeit der ganzen Erklärung bewusst. Im Laufe der Jahrzehnte hatten jedesmal die Subitanweibchen, d. h. diejenigen, welche für rasche Vermehrung sorgten, am meisten Aussicht zu überleben in ihren Nachkommen, also Nachkommen in der zweiten, dritten, x. Generation zu hinterlassen, deren Dauereier nun überwinterten und im nächsten Frühjahr ausschlüpfen. Dass dem so sein muss, ist auch ganz plausibel, denn wenn eine Art — Sida z. B. — im Jahre zehn Generationen hätte, und es existirten überhaupt in der zweiten Generation schon Latenzweibchen (was in Wirklichkeit jetzt längst nicht mehr der Fall ist), so würde jedes von diesen einige Dauereier, ich will annehmen zehn, hervorbringen. Die Subitanweibchen der zweiten Generation aber würden statt dessen jedes vielleicht 400 weibliche Nachkommen lebendig gebären, von diesen würde jedes wieder 400 Nachkommen hinterlassen, also in der vierten Generation im Ganzen  $100 \times 100 = 10000$  Nachkommen eines einzigen Weibchens der zweiten Generation! In der zehnten Generation würden die Nachkommen dieses einen Weibchens zu einer ungeheuren Zahl angewachsen sein, die immer noch sehr gross bliebe, auch wenn wir einen hohen Vernichtungscoefficienten mit in Rechnung setzten. Genug! in der zehnten Generation würden die Tausende von Nachkommen des einen Thieres, soweit sie weiblichen Geschlechtes sind, Dauereier produciren und die Aussicht, dass ein Dauerei des supponirten Latenzweibchens der zweiten Generation der Zerstörung durch Feinde u. s. w. entgehe und im nächsten Frühjahr ausschlüpfe, wird sich zu derjenigen, dass ein Dauerei aus der Generationsfolge des Subitanweibchens der zweiten Generation ausschlüpfe, verhalten wie eins zu vielen Tausenden, oder mit andern Worten, der letztere Fall wird sehr wahrscheinlich, der erstere sehr unwahrscheinlich sein.

Nun lautet der weitere Schluss bei Naturzüchtung gewöhnlich so: da nun das betreffende Weibchen mehr oder — wenn wir häufige Wiederholung der Auslese durch längere Zeiträume hindurch annehmen — allein Aussicht hat, Nachkommen in das nächste Jahr hinüberzusenden, so wird es auch allein seine Eigenschaften auf diese Nachkommen vererben; unter diesen befindet sich auch die Fähigkeit, parthenogenetische Subitaneier zu erzeugen, also werden seine Nachkommen wieder Subitanweibchen sein.

So richtig aber analoge Schlüsse für die gewöhnlichen Fälle von Naturzüchtung sind, so ungenügend sind sie hier, denn die gesammte Frühjahrsgeneration stammt ja nicht von Subitanweibchen ab, sondern

von Latenzweibchen; sie kommt aus Dauereiern. Warum erbt sie nun nicht die Eigenschaften ihrer Eltern?

In Folge des Gesetzes der cyclischen Vererbung wird man sagen! Sie schlägt auf die »correspondirende Generation« zurück!

Gerade hier liegt der Kern der ganzen Frage. Welches ist die correspondirende Generation? und wodurch wird sie in sich selbst als solche gekennzeichnet?

Sobald der Cyclus auf direct wirkenden Einflüssen beruht, ist dies nicht schwer zu sagen. Beim Saison-Dimorphismus z. B. werden gewisse Generationen dadurch zu correspondirenden, dass in jedem Jahre wieder von Neuem die Sommerwärme auf sie einwirkt. Insofern konnte ich sagen: »cyclisch einwirkende Abänderungsursachen erzeugen cyclisch auftretende Abänderungen«; ich stellte mir vor, dass z. B. die Sommerwärme, welche allmählig die Umfärbung einer Schmetterlingsart hervorruft, nur diejenige Generation umwandeln kann, auf welche sie alljährlich einwirkt. Ich hätte aber noch schärfer einen Punkt dabei betonen sollen, dass nämlich nur dann die Umwandlung sich nicht auch auf die übrigen Generationen vererbt, wenn diese unter einem andern, gewissermassen entgegengesetzten Einfluss stehen. Allerdings liegt dies schon in dem Satz, »dass sofort ein Cyclus von Generationen sich bildet, sobald dieselben unter regelmässig alternirenden Einflüssen stehen«, aber es muss geradezu ausgesprochen werden, dass die latente Vererbung der Sommercharaktere durch die Wintergeneration hindurch nur dadurch hervorgerufen sein kann, dass auf diese entgegengesetzte Einflüsse sich geltend machen; liessen dieselben auf die Dauer nach, gerieth also z. B. die Art in ein Klima, in welchem sie einer wirklichen Winterkälte nicht mehr ausgesetzt wäre, so müsste sich sofort der Einfluss der Sommergeneration an ihr offenbaren, die Sommercharaktere müssten sich auf sie übertragen und müssten im Laufe der Jahre die Winterform ganz beseitigen. Dies würde eintreten, obgleich auch dann die Wintergeneration noch lange nicht einem Sommerklima ausgesetzt wäre, vielmehr lediglich deshalb, weil die Ursache, welche das Winterkleid hervorgerufen und auch bisher erhalten hat, weggefallen ist.

Beim Saison-Dimorphismus werden also die »correspondirenden Generationen« dadurch in sich gekennzeichnet, dass sie denselben periodisch wiederkehrenden äussern Einflüssen unterworfen sind.

Derartige Einflüsse fehlen bei den Daphnoiden. Was ist es nun hier, das gewisse Generationen als correspondirende

charakterisirt und die cyclische Vererbungsform hervorruft? Woran erkennt sich z. B. die letzte Generation des Jahres bei monocyclischen Arten?

Man wird darauf nicht antworten wollen: an der eintretenden Kälte, denn es ist ja gezeigt worden, dass weder Kälte noch Wärme die Natur der Generationen direct beeinflusst.

Die Antwort kann vielmehr nur lauten: eine Generation wird lediglich durch den regelmässigen Turnus sämtlicher vorangegangener Generationen zu einer correspondirenden. Bei näherem Eingehen auf die Entstehungsweise wird der Sinn dieses Satzes erst recht klar werden.

Gehen wir als Ausgangspunkt der Betrachtung auf die Zeit zurück, in welcher die Entstehung von Subitanweibchen bereits erfolgt war, in welcher es sich also nur noch um Regulirung des numerischen Verhältnisses handelte, in welchem die Subitan- und Latenzweibchen in jeder Generation zu einander stehen sollten. Die indirecte Wirkung der äussern Lebensverhältnisse, d. h. also Naturzüchtung, Auslese des Passendsten übernimmt diese Regulirung und zwar durch Beseitigung der Nachkommenschaft derjenigen Individuen, deren Eiqualität in Verbindung mit der Generationszahl, der sie angehören, weniger vortheilhaft für die Erhaltung der Art war. Am deutlichsten wird dies bei der letzten Generation des Jahres. Gesetzt, es seien bis dahin in dem betreffenden Sommer nur Subitanweibchen aufgetreten, so dass also noch keine Dauereier vorhanden sind, welche die Art über den Winter hinaus erhalten, so ist es klar, dass die Art aussterben müsste, wenn nun auch diese letzte Generation lediglich aus Subitanweibchen bestünde, denn diese würden sammt ihrer Brut durch den Eintritt der Kälte vernichtet werden. Es liegt also im Interesse der Erhaltung der Art, dass in dieser Generation nur Latenzweibchen auftreten, wie aber ist es möglich, dass diesem Interesse Genüge geschieht?

Ich suchte zu zeigen, dass der Cyclus mit Latenzweibchen begonnen haben muss, die Subitanweibchen traten secundär auf und verdrängten die Ersteren aus einer Generation nach der andern, warum nun nicht auch aus der letzten? Die Antwort: weil dies gegen das Nützlichkeitsprincip wäre, ist nicht ausreichend, wenn nicht zugleich gezeigt werden kann, dass dieses Princip auf irgend einem Wege die Constitution dieser Generation beeinflussen kann. Es ist ganz richtig, dass jedes Individuum der letzten Generation, welches nur Subitaneier erzeugt, verloren ist für die Art, aber wer verhindert es, dass nicht dennoch sämtliche Individuen miteinander durch den übermächtigen Einfluss aller vorher-

gehenden Generationen zu Subitanweibchen gestempelt werden? Die stete Beseitigung aller Subitanweibchen in der letzten Generation ist doch nur ein negatives Moment, welches an und für sich unmöglich die Entstehung der nothwendigen Latenzweibchen hervorrufen kann!

Der Fall liegt entschieden anders als beim Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Dort beeinflusst die Kälte in jedem Winter wieder von Neuem die Wintergeneration und verhindert so das Evidentwerden der Sommercharaktere, hier aber kann unmöglich das Zugrundegehen der Nachkommenschaft der Subitanweibchen Schuld daran sein, dass die andern Weibchen der letzten Generation Dauereier hervorbringen.

Man kann sich die Sache noch einfacher vorstellen, wenn man annimmt, es habe eine Art bisher in zwei verschiedenen Formen *A* und *B* bestanden, aber so, dass in jeder Generation beide Formen gleich günstig für die Erhaltung der Art gewesen seien, und nun ändern sich die äussern Bedingungen und begünstigen die Form *A* in der ersten, die Form *B* in der zweiten Generation. Durch Naturzüchtung wird nun *A* in der ersten, *B* in der zweiten Generation zur Herrschaft gelangen und in dem Maasse als dies geschieht, wird die Zahl der Individuen *A* in der ersten Generation sich vermehren, welche nicht von *A* herkommen, sondern von *B*, und umgekehrt die Zahl derjenigen Individuen *B* wird in der zweiten Generation steigen, welche nicht von Individuen der Form *B* der ersten Generation, sondern von Individuen der Form *A* abstammen — mit andern Worten, die sogenannte »alternirende Vererbung« wird sich ausbilden und wird zur Regel werden, sobald die Naturauslese es soweit gebracht hat, dass in der ersten Generation nur noch Individuen der Form *A*, in der zweiten nur noch solche der Form *B* enthalten sind.

Der thatsächlich vorliegende Fall unterscheidet sich von diesem hypothetischen nur dadurch, dass hier die Ausbildung der beiden verschiedenen Formen, unter welchen die Art auftritt der Zeit nach mit der Ausbildung des Cyclus zusammenfällt, nicht aber ihr vorhergeht.

So beruht denn der Cyclus darauf, dass die Individuen der Form *A* die Gewöhnheit annehmen, Individuen der Form *B* hervorzubringen, die Individuen der Form *B* aber solche der Form *A*. Damit ist, wie mir scheint, doch etwas mehr gesagt, als mit dem Wort: alternirende Vererbung; wenn man damit auch noch nicht auf die letzten Ursachen zurückgeführt wird, so kommt man doch zu der Einsicht, dass es sich hier um die Fixirung einer Aufeinanderfolge von Stadien handelt,

von denen immer das folgende nothwendig aus dem vorhergehenden hervorgeht.

Der Vergleich mit den Stadien der Ontogenese ist gewiss kein bloss äusserlicher, sondern beiden Cyclen liegen die gleichen Ursachen zu Grunde.

Die Ontogenese eines jeden, auch des einfachsten Thieres, setzt sich aus zahlreichen, wenn man will aus unzähligen Stadien zusammen; nehmen wir aber einmal nur wenige Stadien,  $a—e$  an, so zwar, dass  $a$  den Eizustand,  $b$  das junge,  $e$  das fortpflanzungsfähige Individuum bedeute, so werden bei vielen Thieren die Stadien  $b, c, d, e$  nur geringere Unterschiede aufweisen und unter sehr allmäligen Wandlungen in einander übergehen, es wird aber trotzdem aus  $b$  nicht ohne Weiteres wieder  $a$  hervorgehen können, sondern nur  $c$  und aus  $d$  ebenso nicht  $a$ , sondern  $e$ . Nun wissen wir aber, dass jedes dieser Stadien umwandlungsfähig ist. Durch directe und indirecte Einwirkung äusserer Lebensbedingungen kann ein jedes Stadium allmähig abändern und zwar ohne dass nothwendig alle ändern auch abändern. Dass dem so ist, lehrt die Metamorphose (secundäre) der Insecten. Es kann also z. B. das Stadium  $d$  sich allmähig in  $d^1$  verwandeln. Dennoch geht es nach wie vor aus  $c$  hervor und erzeugt  $e$ . Es kann sich vielleicht noch stärker verändern, etwa in  $d^2, d^3, d^4$  etc., ohne dass das vorbergehende oder nachfolgende eine wahrnehmbare Veränderung zu zeigen braucht.

Je nachdem nun die Abänderung durch directe, oder durch indirecte Wirkung der Verhältnisse hervorgerufen wird, muss der Gang des ganzen Processes ein anderer sein.

Fassen wir zuerst die directe Abänderung ins Auge, so wird die Umwandlung eines einzelnen Stadiums damit beginnen, dass ein umwandelnder Einfluss dasselbe einmal trifft (genau genommen das Stadium vorher; doch kann man von dieser Complication absehen, wenn man das Wort »Stadium« als Stadiencomplex auffasst). Die Umwandlung wird meist oder wohl immer eine sehr geringfügige sein und wird keinen Einfluss auf die folgenden Stadien ausüben. Gesetzt, es sei das Stadium  $e$ , das der Puppe + Schmetterling durch Wärme ein wenig verändert worden, so würde dies auf das folgende Stadium  $a$ , das Ei, keinen Einfluss ausüben, das Ei würde sich vollständig gleich bleiben, der in seiner Färbung minimal veränderte Schmetterling würde Eier legen, welche denen der früheren Generation genau entsprächen.

So scheint es wenigstens. Nichts destoweniger muss eine solche Abänderung auch eine minimale Aenderung in der Zusammensetzung der Eizelle, resp. der Samenzelle hervorrufen, sonst wäre die Thatsache, dass solche directe Abänderungen sich häufen und erblich werden

können, unerklärlich. Die Aenderung der Eizelle, welche auf einmalige Abänderung eines Stadiums hin eintritt, wird freilich so minimal sein, dass sie sich nicht einmal in der weiteren Entwicklung des neuen Individuums geltend machen kann und es ist ja genügend festgestellt, dass einmalige Abänderungen selten oder nicht vererbt werden. Wenn nun aber viele Generationen hindurch stets derselbe abändernde Einfluss auf das Puppenstadium einwirkt, dann muss wohl die schwache Tendenz zur Vererbung dieser Abänderung insofern zur Geltung kommen, als sie bewirkt, dass die Reaction auf den abändernden Einfluss immer leichter und damit auch immer stärker eintritt. Dadurch wird umgekehrt auch die Tendenz der Abänderung zur Vererbung stärker und die Thatsachen lehren uns, dass sie schliesslich so stark wird, dass der neue Charakter auch dann auftritt, wenn die ihn ursprünglich hervorrufende Ursache einmal ausbleibt.

Hier geht also die Abänderung des betreffenden Stadiums der Abänderung des Keimes voraus.

Umgekehrt verhält es sich bei der indirecten Abänderung. Es handelt sich hier um Naturzüchtung, also um Fixirung und Steigerung einer nützlichen Abänderung. Die äussern Verhältnisse, welche der Abänderung den Nützlichkeitsstempel aufdrücken, sind nicht im Stande, sie direct hervorzurufen, sie können sie nur — wenn sie einmal da ist — bevorzugen. Der Grund der Abänderung muss also im Organismus selbst und zwar zunächst im vorhergehenden Stadium liegen. Es ist denkbar, dass dieses etwas anders sich entwickelt, als gewöhnlich bei der betreffenden Art und dass daraus eine Abänderung des folgenden Stadiums hervorgeht.

Diese abweichende Entwicklung des vorhergehenden Stadiums — *d* — könnte durch directe Wirkung äusserer Verhältnisse hervorgehoben worden sein, dann aber würde der Fall in die schon besprochene Kategorie der directen Abänderung gehören. Ist dies nicht der Fall, so kann sie ihren Grund nur im Stadium *c* haben, welches sich ebenfalls um ein Minimum anders verhält, als sonst, und dessen Abänderungsursache im Stadium *b* liegen muss. Dieses aber entwickelt sich entsprechend der Beschaffenheit von *a* und so werden wir also für die sichtbare Abänderung des Stadiums *d* auf den Keim als Grund verwiesen, den wir etwas anders beschaffen annehmen müssen, als den der übrigen Individuen der Art.

DARWIN nimmt dem entsprechend mit Recht an, dass die individuelle Variation ihren Grund schon im Keime habe, dass die Naturzüchtung also mit sogenannten »angeborenen« Variationen operire. Dass auch diese Keimesänderung, welche die Ursache ange-

borener Abänderungen ist, in letzter Instanz auf directer Wirkung äusserer Einflüsse beruht, habe ich an einem andern Ort eingehend zu begründen gesucht<sup>1)</sup>; hier braucht dies nicht weiter in Betracht zu kommen.

Nach dieser Vorstellung liegt also der Grund der indirecten Abänderung in einer Keimesabänderung. Wenn Naturzüchtung z. B. die ihr gebotene Abänderung des Stadiums  $d$  in  $d^1$  gutheisst, so bevorzugt sie damit die Beschaffenheit des Keimes, aus welcher  $d^1$  resultirte. Bezeichnen wir dieselbe mit  $a^1$ , so ist klar, dass eine Steigerung der gewünschten Abänderung z. B.  $d^2$ ,  $d^3$ ,  $d^4$  u. s. w. nur eintreten kann, wenn sich vorher Keime  $a^2$ ,  $a^3$ ,  $a^4$  dargeboten haben. Obgleich nun die Veränderungen des Keimes nicht durch directe Einwirkung irgend einer bestimmten äussern Ursache hervorgerufen werden, sondern nur entsprechend den wechselnden Einflüssen, welche sie während ihrer Entstehung treffen, innerhalb naher Grenzen hin und herschwanken, so wird doch durch den Züchtungsprocess selbst das Auftreten der gewünschten Keimesvariationen befördert werden. Wenn nämlich das Keimesstadium, wie jedes andere Stadium, Variationen von einer gewissen Schwingungsweite um einen Normalpunkt herum macht, und nun durch Naturzüchtung etwa die je höchsten Abweichungen von der Normale bevorzugt werden, so muss die Normale selbst sich stetig nach der betreffenden Seite hin entfernen und es werden sich also — je länger der Züchtungsprocess dauert auch um so höhere Abweichungen des Keimes darbieten.

Darauf, scheint mir, beruht die Steigerungsfähigkeit eines Charakters durch Naturzüchtung.

Es besteht also ein wesentlicher Unterschied in dem Transmutationsprocess, je nachdem er auf directer oder indirecter Abänderung beruht und dieser Unterschied macht sich auch da geltend, wo es sich um alternirende Umwandlungen handelt.

Greift man auf die letzten Ursachen der Transmutationen zurück, dann gelangt man bei beiden Abänderungswegen zu demselben Anfangspunkt: den direct abändernden äussern Einflüssen. Denn auch die Grundlage der Naturzüchtung: die individuelle Variation kann nur auf ungleiche äussere Einwirkungen zurückgeführt werden, welche den Keim beeinflusst haben, sei es direct, sei es vermittelt ungleicher Vererbung. Ich habe an einem andern Orte nachzuweisen gesucht, dass die allen organischen Formen eigene individuelle Variabilität sich verstehen lässt als eine durch ungleiche äussere Einflüsse bedingte

1) Siehe meine »Studien zur Descendenztheorie«. Leipzig 1876. Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen. IV.

Ablenkung der durch die Vererbung vorgezeichneten Entwicklungsrichtung.

In Bezug auf die Entwicklung cyclischer Fortpflanzung ist, wie gesagt, dieses Zurückgreifen auf die letzten Ursachen überflüssig; wenden wir uns deshalb wieder zu unserm eigentlichen Thema, so wird man sich die Wirkung directer Abänderungsursachen ganz so vorstellen müssen, wie dies oben schon für die gewöhnliche, nicht-cyclische Fortpflanzung dargelegt wurde, nur mit dem Unterschied, dass das Minimum von Keimesabänderung, welches z. B. beim Saison-Dimorphismus durch die erstmalige Wärmewirkung im Keim des minimal abgeänderten Schmetterlings entstand, in der folgenden Generation wirkungslos blieb, weil in dieser die abändernde Ursache (Wärme) nicht wieder einwirkte. Wir sind aber unzweifelhaft zu der Annahme gezwungen, dass schon diese erste Abänderung sich in Gestalt einer minimalen Keimesänderung bis auf die dritte Generation übertrug und dort der nun zum zweiten Male einwirkenden Wärme einen um ein Minimum günstigeren Boden bereitete. Diese Annahme müssen wir machen, weil ohne dieselbe eine Steigerung der Abänderung, die doch offenbar stattgefunden hat, unmöglich eintreten könnte. Wenn nicht bereits die erste Abänderung den Keim bis auf die dritte Generation hin beeinflusste, so würde die zweite oder dritte Wärme-Einwirkung keine stärkere Abänderung zu Stande bringen können, als die erste.

Durch die in jeder andern Generation von Neuem eintretenden Abänderungsanstösse wird nun auch die Keimesänderung sich entsprechend steigern und wir könnten uns vorstellen, dass sie schliesslich so stark würde, dass sie der Wintergeneration das Sommerkleid aufdrängen müsste, wirkte hier nicht stets wieder derjenige Einfluss entgegen, der die Färbung der Winterform hervorgerufen hat: die Kälte. Dieser stets wieder von Neuem auf den Keim der Wintergeneration wirkende Einfluss muss die Gewohnheit, sich in der althergebrachten Richtung, d. h. zur Winterform zu entwickeln immer von Neuem wieder befestigen. Das sogen. Latentbleiben der Sommercharaktere in der Wintergeneration beruht somit darauf, dass diese beiden Generationen zusammen eine höhere Einheit bilden, den Generationscyclus, dessen Glieder sich zu einander verhalten, wie die Stadien der Ontogenese, d. h. dessen Glieder sich daran gewöhnt haben auseinander hervorzugehen. Durch allmälige Abänderung der sich einschiebenden Sommergeneration gewöhnten sich die von ihr producirtten Keime daran, sich immer nur in der altererbten Weise zu entwickeln und diese Entwicklungsrichtung wird deshalb

auch dann noch beibehalten, wenn der sie ursprünglich bedingende Einfluss — die Kälte — einmal ausbleibt. Der Versuch hat gezeigt, dass dem so ist.

Der *Cyclus* entsteht also in diesem Fall durch alternirend einwirkende Abänderungseinflüsse, ist er aber einmal festgestellt, so nimmt er seinen Ablauf auch ohne dass diese Einflüsse in jedem einzelnen Falle von Neuem einwirken, er beruht also jetzt auf einer secundär von der primären Abänderung des Schmetterlings aus entstandener alternirender Keimesänderung.

Bei der durch Naturzüchtung entstandenen cyclischen Fortpflanzung nimmt die Feststellung des *Cyclus* gerade den entgegengesetzten Weg. Das Primäre ist die Keimesänderung, das Secundäre die Abänderung der ausgebildeten Individuen. Durch Auslese werden stets diejenigen Individuen einer jeden Generation zur Nachzucht erhalten, welche derartig abgeänderte Keime produciren, wie sie zur Hervorbringung der gewünschten Abänderungen der folgenden Generation führen müssen. Wenn also fünf Generationen einen *Cyclus* bilden, und zwar so, dass die Generationen *a*, *b*, *c*, *d* nur aus Sommerweibchen bestehen, *e* allein aus Geschlechtsthieren, so kann sich dieser *Cyclus* nur dadurch gebildet haben, dass die Keime der Geschlechtsgeneration *E* durch natürliche Auslese der auf sie folgenden Generation *A* allmähig derart abänderten, dass sie nicht mehr, wie ursprünglich Geschlechtsthier hervorgebracht, sondern nur noch Subitanweibchen; ebenso werden die Keime der Generation *A* durch Auslese der auf sie folgenden Generation *B* in Subitankeime verwandelt worden sein, desgleichen die Keime der Generationen *B* und *C* durch Auslese der reifen Thiere der Generationen *C* und *D*. So muss also eine Reihe von Generationen entstanden sein, welche nur aus Subitanweibchen bestanden und zugleich auch Keime zu Subitanweibchen hervorgebracht, nämlich die Generationen *A*, *B* und *C*. Die Keime der Generation *D*, der vorletzten des als Beispiel angenommenen *Cyclus*, müssen dagegen durch umgekehrte Auslese in der letzten Generation die ursprüngliche Beschaffenheit beibehalten und sich nach wie vor zu Geschlechtsthieren entwickelt haben, denn diese (die vorletzte) Generation des *Cyclus* hat sich aus Geschlechtsthieren in Subitanweibchen umgewandelt, dabei aber die Eigenschaft beibehalten, Eier zu produciren, aus denen sich Geschlechtsthier entwickeln.

Man sieht aus diesem Process, dass die einzelnen Generationen Transmutationen erleiden können, wie die Stadien der Ontogenese, ohne dass die von ihnen hervorgebrachten Keime sich ändern, so in Generation *D*; dass aber andererseits eine Keimesänderung

ung eintreten kann, ohne dass die den Keim producirenden Individuen eine Abänderung erlitten zu haben brauchen, so in Generation *E*. Die zwischen *E* (der letzten) und *D* (der vorletzten des folgenden Cyclus) eingeschobenen Generationen *A*, *B* und *C* lassen sich betrachten als die in mehrere gleichgestaltige Generationen auseinander gelegte Generation *D* und müssen auch so entstanden sein, wie oben gezeigt wurde.

Die ganze Entstehung des Cyclus beruht offenbar auf der Möglichkeit, dass die einzelnen Stadien des Individuums bis zu einem gewissen Grad unabhängig von einander sind und ein jedes für sich durch Naturzüchtung verändert werden kann. Es hat hier eine doppelte Auslese bei jeder Generation stattgefunden. In der Generation *D* z. B. wurde durch Auslese jedes Geschlechtsthier eliminirt, aber zugleich auch jedes Individuum, aus dessen Subitaneiern sich Subitanweibchen entwickelten, anstatt Geschlechtsthier. Die Naturzüchtung war also stets einerseits auf die Beschaffenheit des reifen Individuums gerichtet, andererseits auf die intime Beschaffenheit der von ihm hervorgebrachten Keime. Dies gilt natürlich ganz ebenso auch für die Generationen *B* und *C*, welche wieder ihres Gleichen hervorbringen. In der letzten Generation *E* aber war die Auslese einerseits gegen die Subitanweibchen, andererseits gegen diejenigen Geschlechtsthier gerichtet, deren Keime (männliche oder weibliche) zur Entstehung von Geschlechtsthieren Veranlassung gaben, denn die darauffolgende erste Generation *A* sollte ausschliesslich Subitanweibchen enthalten.

Wieso es nun möglich wird, dass die Stadien der Ontogenese sich unabhängig von einander ändern können, lässt sich nicht weiter einsehen, wir können nur die Thatsache constatiren und daraus den Schluss ziehen, dass die sogen. latente Vererbung dadurch entsteht, dass eine Reihe von gleichen Stadiencomplexen (oder Individuen) durch Abänderung einzelner derselben zu einer ungleichen wird und zwar derart, dass auf die abgeänderten und die nicht abgeänderten doppelte Züchtung eingewirkt hat.

Da alle diese Prozesse als sehr langsame vorgestellt werden müssen, so kann man sich dieselben auch als eine langsam eintretende Gewöhnung begrifflich machen und z. B. sagen, der Cyclus kommt zu Stande, indem eine Generation sich gewöhnt, etwas abweichende Keime hervorzubringen, eine zweite aber sich zu etwas abweichender Form und Function zu entwickeln, dabei aber die Gewohnheit Keime der althergebrachten Form zu produciren beizubehalten.

Uebrigens darf nicht übersehen werden, dass die Umwandlungen, auf welchen der *Cyclus* beruht, sich keineswegs bloß auf je eine, oder auf die zwei aufeinanderfolgenden Generationen erstreckt. Sowie die Generation *B* mit *A* zusammenhängt und durch diese bedingt ist, so hängt auch *C* wieder mit *B* und durch diese mit *A* zusammen und ist durch diese bedingt. Der *Cyclus* der Generationen bildet so gut ein Ganzes, wie der *Cyclus* der Stadien (Eikreis), und kein Glied kann in demselben fehlen, so wenig, als das Raupenstadium in einer Schmetterlingsentwicklung fehlen könnte.

Wenn also die oben aufgeworfene Frage wieder aufgenommen wird: woran die einzelnen Generationen des *Cyclus* als correspondirende oder nicht correspondirende zu erkennen seien, subjectiv, d. h. gewissermassen in ihrem eigenen Wesen, so wird die Antwort lauten: durch ihre Abstammung. Die Generation *E* z. B. wird sich daran als solche erkennen, dass ihre Ahnen vier Generationen hindurch Subitanweibchen waren, und erst in der fünften (rückwärts gelegenen) Latenzweibchen; die Generation *C* wird sich als solche dadurch fühlen, dass sie von zwei Subitangenerationen abstammt, dann von einer Latenzgeneration, dann wieder von einer Subitangeneration u. s. f.

In dieser Beziehung wird der durch Naturzüchtung entstandene *Cyclus* sich ganz so verhalten, wie der durch direct wirkende, alternirende Einflüsse, denn auch z. B. beim Saison-Dimorphismus gräbt sich die Generationsfolge schliesslich so tief der physischen Natur der einzelnen Generationen ein, dass die entsprechenden Formen auseinander hervorgehen, auch wenn die Einflüsse, welche sie hervorgerufen haben, einmal nicht eintreten, wenn also auf die Wintergeneration keine Kälte einwirkt, oder auf die Sommergeneration keine bedeutende Wärme. Dass diese Letztere unter längerem Einfluss der Kälte mehr oder weniger häufig (je nach der Species) in die Winterform übergeht, spricht nicht gegen diese Auffassung, sondern zeigt nur, dass die jüngere Sommerform noch nicht so fest fixirt ist, als die ältere Winterform.

Bei dem Daphnoidencyclus findet wohl heute noch fortwährend eine Auswahl durch Naturzüchtung statt, am meisten bei den Arten mit starken Schwankungen im Eintritt der Vernichtungsperiode. Gerade in diesen Schwankungen in den äussern Verhältnissen liegt auch der Grund, warum bei vielen Arten eine so scharfe Fixirung des *Cyclus* nicht möglich ist, warum der Eintritt der Sexualperiode und die Production der Latenz Eier nicht immer genau und ausschliesslich an die-

selbe eine Generation gebunden ist, warum Subitan- und Latenzeierproduction oft mehrere Generationen hindurch nebeneinander herlaufen, kurz, warum die Erscheinung in ihrer Realisirung nicht so scharf und glatt ausgeprägt erscheint, wie in der reinen Theorie. Am nächsten kommen derselben die monocyclischen Arten, bei denen der Beginn der Generationsfolge, sowie der Schluss derselben durch die Jahreszeit bedingt wird. Hier wird annähernd wenigstens die Dauer des Cyclus die gleiche sein und damit auch die Zahl der Generationen. Dem entsprechend wird auch die Production der Dauereier auf wenige, in besonders günstigen Fällen vielleicht sogar auf eine einzige Generation concentrirt worden sein.

### VIII. Beziehung des Daphnoidencyclus zu andern Generationscyclen.

Wenn man den Generationscyclus der Daphnoiden zur Heterogonie zählt, so wird dies heute wohl kaum noch auf Widerspruch stossen.

Ich habe in einer früheren Arbeit<sup>1)</sup> den Versuch gemacht, Metagenese und Heterogonie nach ihrer Genese von einander zu scheiden. Bisher hatte man unter Metagenese jene Fälle cyclischer Fortpflanzung verstanden, bei welchen geschlechtlich sich fortpflanzende Generationen mit ungeschlechtlich sich fortpflanzenden abwechseln; unter Heterogonie dagegen die Aufeinanderfolge verschieden gestalteter Geschlechts- generationen. Mir schien diese Unterscheidung ungenügend, weil ich überzeugt war, dass die cyclische Fortpflanzung keineswegs überall auf einer Verschiedenheit der Fortpflanzungsart beruht. Ist aber dies richtig — und ich glaube in vorliegenden Untersuchungen einen weiteren Beweis dafür geliefert zu haben, so kann die Fortpflanzungsweise auch nicht ferner als natürliches Eintheilungsprincip gelten. Man würde sie auch schwerlich bisher so in den Vordergrund gestellt haben, hätte es sich nicht gewissermassen von selbst so gemacht durch den historischen Entwicklungsgang der Wissenschaft. Der Generationswechsel wurde entdeckt an den Salpen, dann an den Medusen und Trematoden, also an lauter Formen, bei welchen in der That geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen miteinander abwechseln. Es kann nicht Wunder nehmen, dass man gerade diesen Wechsel der Fortpflanzungsweise für das Wesentliche, für die Grundlage eines jeden Generationswechsels nahm und nun auch ohne Bedenken die Fortpflanzung der Aphiden als einen ganz analogen Vorgang auffasste.

Dennoch ist er dies nicht und man zählt ihn mit Recht heute allge-

1) Studien zur Descendenztheorie. I.

mein zur Heterogonie, der andern Gruppe des Generationswechsels, welche nach der heute üblichen Auffassung aus verschiedenen gestalteten Geschlechtsgenerationen besteht. Fragen wir aber: warum hält man die Parthenogenese der Aphidenweibchen nicht mehr für Ammenzeugung und rechnet diese in gewissem Sinn doch auch ungeschlechtliche Fortpflanzung jetzt mit zur geschlechtlichen? Aus keinem andern Grunde, als weil man jetzt erkennt, dass sie auf ganz anderm Wege entstanden sein muss, als jene, also wegen ungleicher Genese. Die »Ammenzeugung« der Polypen, Trematoden u. s. w. ist die Form der ungeschlechtlichen Vermehrung, wie sie auf einer sehr niedrigen Stufe thierischer Differenzirung schon auftrat, der geschlechtlichen Fortpflanzung vorherging oder doch unabhängig von ihr entstand und sie heute noch bei vielen niedern Thieren begleitet, die Parthenogenese der Aphiden aber ist, wie alle Parthenogenese wohl unzweifelhaft aus der geschlechtlichen Fortpflanzung secundär hervorgegangen.

Man muss also wissen, wie die betreffende Vermehrungsart sich phyletisch entwickelt hat, um beurtheilen zu können, ob man sie als Parthenogenese oder als Ammung auffassen, ob man den ganzen Generationswechsel somit als Metagenese oder als Heterogonie zu betrachten hat. Damit hat man aber schon den Weg betreten, den ich vorschlage bis zu Ende zu gehen: den genetischen Weg.

Mir scheint es richtiger, nicht blos auf die Genese der Fortpflanzungsweise zurückzugehen, sondern — soweit möglich — gleich auf die Genese des Generationswechsels selbst und nach dieser die verschiedenen Formen desselben zu kennzeichnen.

Ich schlug deshalb als Versuch einer genetischen Eintheilung vor, unter Metagenese diejenigen Fälle des Generationswechsels zu begreifen, deren Ausgangspunkt eine phyletisch ungleichwerthige Formenreihe gewesen sein muss, unter Heterogonie dagegen solche Fälle, als deren Ausgangspunkt eine phyletisch gleichwerthige Formenreihe zu betrachten ist. Danach würde der Daphnoidencyclus zur Heterogonie zu zählen sein, zu welcher er übrigens auch nach dem andern Eintheilungsprincip gehören würde, sobald man die Parthenogenese als geschlechtliche Fortpflanzung auffasst. Keineswegs aber kann man in ihr blos die »Vorstufe eines wahren Wechsels zweier verschieden sich fortpflanzender Generationen« sehen, und dieselbe als eine Art »unvollkommener Heterogonie« betrachten, wie CLAUS<sup>1)</sup> neuerdings will.

Allerdings ist es hier häufig dasselbe Individuum, welches beiderlei

1) Grundzüge der Zoologie. 4. Auflage. 1879.

Fortpflanzungsweisen vollzieht, welches sich zuerst zweigeschlechtlich dann eingeschlechtlich fortpflanzt, zuweilen auch in umgekehrter Reihe, aber nichtsdestoweniger existiren hier »ausschliesslich parthenogenesirende Generationen«, welche CLAUS als das sine qua non der »wahren Heterogonie« postulirt. Es wurde oben nachgewiesen, dass die aus Wintereiern schlüpfende erste Generation eines jeden Cyclus niemals Männchen enthält, niemals Dauereier hervorbringt, sondern sich stets rein parthenogenetisch fortpflanzt. Dies selbst bei solchen Arten, welche (Moina) schon in der zweiten Generation in geschlechtliche Fortpflanzung eintreten. Bei vielen Arten ist nicht nur die erste, sondern auch die zweite rein parthenogenetisch, und bei den streng monocyclischen Arten sogar eine grössere Anzahl von Generationen. Die CLAUSsche Forderung für »wahre Heterogonie« ist somit erfüllt. Mir scheint es allerdings fraglich, ob diese Forderung überhaupt berechtigt ist. Nachdem man zuerst die Heterogonie als »Aufeinanderfolge verschieden gestalteter, unter abweichenden Ernährungsverhältnissen lebender Geschlechtsgenerationen« definirt, also genau die gleiche Fortpflanzungsweise für beiderlei Generationen constatirt hat, legt man nachher gerade auf den strengen Wechsel verschiedenartiger Fortpflanzung den Hauptwerth und will nur da die Fortpflanzungsweise der Rotatorien und Phyllopoden als »wahre Heterogonie« anerkennen, wo rein parthenogenetische Generationen mit zweigeschlechtlichen abwechseln. Was ist nun also das Kennzeichen der Heterogonie, Formverschiedenheit der Generationen oder Verschiedenheit des Fortpflanzungsmodus?

Ich meine, schon aus der einen Thatsache, dass »wahre Heterogonie« einmal mit gleichartiger, das andere Mal mit ungleichartiger Fortpflanzung verbunden ist, geht hervor, dass das Wesen derselben nicht in dem Fortpflanzungsmodus der beiderlei Generationen zu suchen ist. Damit wird es aber überhaupt bedenklich, ob man gut thut, nach der bisherigen Weise den Wechsel oder Nichtwechsel sexueller und nicht sexueller Vermehrung als Eintheilungsprincip des Generationswechsels bestehen zu lassen. Will man es aber, dann muss man auch dieses Princip scharf einander gegenüberstellen und die Metagenese als den Wechsel von Knospen- und von Eigenerationen, die Heterogonie aber als den Wechsel verschiedenartiger Eigenerationen bezeichnen. Es ist nicht richtig, dass durch die Parthenogenese die Grenze zwischen geschlechtlicher (Ei) und ungeschlechtlicher (Spore) Fortpflanzung verwischt wird. Unter den Metazoen wenigstens wird man in der Ein- oder Mehrzelligkeit des Keimes immer ein scharfes Kriterium haben; wir kennen bis jetzt keinen Fall einzelliger Keime, welche nicht als Eier zu betrachten wären und deren

ohne Zutritt einer Samenzelle erfolgende Entwicklung sich nicht als Parthenogenese enthüllte. Die Gemmulae der Schwämme sind vielzellige Keime, die Statoblasten der Bryozoen desgleichen. Beide kommen überdies bei Thieren vor, welche auch noch in anderer Form sich durch Knospung fortpflanzen. Man könnte somit ganz wohl in dieser Form das Princip der Vermehrungsart zur Scheidung des Generationswechsels in Metagenese und Heterogonie verwerthen, allerdings aber nur für die Metazoen.

Schon diese letztere Beschränkung aber deutet wieder von Neuem darauf hin, dass wir mit diesem Princip nicht ausreichen; schon aus dem Grund, weil auch bei den Protozoen Generationswechsel vorkommen kann und wahrscheinlich auch wirklich vorkommt, müssen wir uns nach einem andern Eintheilungsprincip umsehen. Wenn aber eine natürliche Eintheilung nichts Anderes heisst, als Aehnliches zusammenbringen, Unähnliches scheiden, wie könnten wir dies Erscheinungsreihen gegenüber besser thun, als wenn wir auf die Entwicklung derselben zurückgehen und das für gleichartig erklären, was sich in gleicher Weise entwickelt hat, das für ungleichartig, was in ungleicher Weise? Wenn deshalb CLAUS meinen Versuch einer genetischen Eintheilung des Generationswechsels als »eine ziemlich willkürliche und wissenschaftlich unberechtigte Determination« kurzer Hand abmacht, so dürfte ihm der Beweis dafür vielleicht schwer fallen. Ich zweifle nicht, dass mein Versuch noch mancher Verbesserung fähig ist, aber der Grundgedanke desselben ist wohl ohne Zweifel vollkommen berechtigt. Vielleicht wird man später die Gegensätze besser formuliren, vielleicht auch statt nur zwei Formen des Generationswechsels deren drei oder noch mehr unterscheiden, aber auf dem Princip der Genese muss man stehen bleiben, denn gerade dieses ist, wie ich wenigstens glaube, auch auf diesem Gebiet das einzig berechtigte. Jedenfalls wird man daraus, dass nach meinem Eintheilungsprincip die bisher als Metagenese aufgefasste Fortpflanzung der Salpen mit unter den Begriff der Heterogonie fiele, einen Einwurf gegen dieses Princip kaum herleiten können; hat man ja doch auch die früher als Metagenese angesehene Fortpflanzung der Blattläuse später zur Heterogonie gezogen und damit den Begriff der Heterogonie nicht unwesentlich verändert<sup>1)</sup>. Dergleichen Begriffe sind ja überhaupt fluctuirende, sie verändern sich mit der

1) Das Wort »Heterogenesis« wird sogar noch in ganz anderm Sinn gebraucht; HERBERT SPENCER versteht darunter »ungeschlechtliche Fortpflanzung mit von Zeit zu Zeit wiederkehrender geschlechtlicher Fortpflanzung« — im Gegensatz zu »Homogenesis«, bei welcher alle Generationen geschlechtliche Fortpflanzung besitzen. Principien der Biologie deutsch von VETTER. Stuttgart 1876.

Zunahme unserer Kenntnisse und mit dem Auftauchen neuer Gesichtspunkte. Der Gesichtspunkt aber als sei ein Alterniren verschiedenartiger Generationen nur auf Grund verschiedener Vermehrungsarten möglich, auf Grund eines Wechsels ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung, ist längst aufgegeben und so wird es auch berechtigt sein, einen neuen aufzustellen, die Erscheinungen des Generationswechsels auf ihre Genese zu untersuchen und danach zu Gruppen zu vereinigen.

Freiburg im Br., den 1. August 1879.

### Nachtrag zur Abhandlung VII.

Bis zum Abschluss des Manuscriptes konnte ich aus Mangel an Zeit die merkwürdige Thatsache, dass Keime zu Dauereiern im Ovarium von *Daphnia pulex* sehr häufig auftreten, um wieder zu verschwinden, nicht so weit verfolgen, als ich gewünscht hätte. Zwar wurde festgestellt, dass solche abortive Dauereikeime nur bei bestimmten Generationen auftreten, aber es musste doch wo möglich noch genauer beobachtet werden, wie weit das Auftreten der Abortivkeime ein regelmässiges sei, gebunden an bestimmte Generationen, vielleicht auch an bestimmte Eisätze<sup>1)</sup>. Namentlich auch das Letztere bedurfte besonderer Prüfung und so kam es mir sehr erwünscht, dass Herr Dr. J. VAN REES aus Amsterdam, der vorigen Sommer auf dem zoologischen Institut in Freiburg arbeitete, sich bereit erklärte, die Versuche nach dieser Richtung hin von Neuem aufzunehmen und in Gemeinschaft mit mir soweit fortzusetzen, als es die Zeit erlauben würde.

Es wurden zwei Arten zu den Versuchen benutzt; *Simocephalus vetulus* und *Daphnia pulex*. Da eine vollkommen ausreichende Ernährung erste Vorbedingung normaler Eibildung ist, so wurde besondere Sorgfalt auf die Ernährung verwendet. Für Solche, welche etwa die Versuche aufnehmen und weiterführen wollen, bemerke ich, dass ich seit Jahren als *Daphnia*futter mit bestem Erfolg den Ueberzug organischer, theils lebender, theils verwesender Substanzen benutze, welcher sich an den Wänden und am Boden von Brunnentrögen mit fliessendem

1) Unter »Eisatz« verstehe ich die Totalität der gleichzeitig reifenden, also auch gleichzeitig abgesetzten Eier.

Wasser ansetzt. Wenn es sich, wie in diesen Versuchen, nicht um Isolierung einzelner Daphnien handelt, kann dieser flockige Ueberzug frisch verwandt werden, im andern Falle dient er auch gekocht und durch Schütteln fein zertheilt, nur muss er dann öfters erneuert werden.

### **Simocephalus vetulus.**

Von dieser Art wurden nur die beiden ersten Generationen verfolgt.

Die erste Generation, d. h. die aus Dauereiern hervorgegangenen Individuen zeigten niemals eine Spur eines Dauereikeimes. Sie wurden verfolgt von der Hervorbringung des ersten Eisatzes bis zu der des fünften.

Die zweite Generation enthält bei dieser Art bereits einzelne Männchen. Vierzehn in ihrer Eibildung verfolgte Weibchen zeigten alle schon bei dem ersten Eisatz eine Dauereianlage, welche bei 44 sich wieder auflöste, bei dreien sich zum Dauerei ausbildete. Von diesen 44 Weibchen gehörten fünf dem ersten Eisatz der ersten Generation an, neun dem zweiten; von Ersteren wurde ein Winterei ausgebildet, von Letzteren zwei, es verhalten sich also diese beiden ersten Brutsätze der ersten Generation fast genau gleich. Dabei verdient hervorgehoben zu werden, dass bei dieser Art stets eine gewisse Menge von Dotter von der Dauereizelle abgeschieden wird, auch wenn dieselbe sich später wieder auflöst. Bei *Daphnia pulex* verhält sich dies anders.

Bei jedem folgenden Eisatz dieser Generation fehlte niemals die Dauereianlage.

Die dritte und vierte Generation wurde nur in wenigen Fällen untersucht, aber auch hier fehlte die Dauereianlage niemals, sobald der rechte Moment der Beobachtung nicht versäumt wurde, d. h. sobald unmittelbar nach der Entleerung eines Eisatzes in den Brutraum untersucht wurde.

### **Daphnia pulex.**

Von dieser Art wurden die ersten fünf Generationen verfolgt, die Letzte aber nur bis zur Entwicklung des ersten Eisatzes.

Bei der ersten Generation wurde, wie bei *Simocephalus*, niemals ein Dauereikeim beobachtet, wenigstens nicht bei der Ausbildung der drei ersten Eisätze.

Bei der zweiten Generation fehlte sie constant bei der Ausbildung des ersten Eisatzes im Gegensatz zu *Simocephalus*. Bei zwei Individuen fand sich aber unmittelbar nachdem der erste Eisatz in

den Brutraum übergetreten war eine unverkennbare<sup>1)</sup> Dauereianlage noch ohne Spur von Dotterkörnchen. Höchst wahrscheinlich kommt es bei dieser Brut überhaupt nicht zur Abscheidung von Dotter in der Dauereizelle, da neun andere Individuen, welche jenen beiden um wenige Stunden in der Entwicklung voran waren, bereits keine Spur einer Dauereianlage mehr erkennen liessen. Offenbar also steht in dieser Brut der Dauereikeim schon sehr früh in der Entwicklung still und bildet sich rasch wieder zurück.

Bei Ausbildung des dritten Eisatzes fehlte die Dauereianlage in keinem der beobachteten Fälle und erhielt sich bedeutend länger, nämlich 1—2 Tage. Es kommt zur Ablagerung feinkörnigen Dotters in der Dauereizelle, der zuerst vollkommen schwarz aussieht (bei durchfallendem Licht), dann aber während seiner Resorption bräunlich wird und schliesslich als bräunlicher Flecken vorn im Keimlager die Stelle des schwindenden Dauereikeimes andeutet.

Ganz ebenso verhält es sich beim dritten, vierten und fünften Eisatz dieser zweiten Generation. Zur Ausbildung von Dauereiern kommt es noch nicht, ebensowenig finden sich Männchen unter dieser Generation.

Beide treten erst in der folgenden, der dritten Generation auf, wenn auch die Männchen nur in geringer Zahl. Auch in dieser Generation zeigt sich die Dauereigruppe in der Mehrzahl der Fälle erst beim zweiten Eisatz. Beim ersten wurde sie nur bei drei Individuen beobachtet als eine sehr kleine und gänzlich dotterlose, dennoch aber durch die relative Lagerung der vier Zellen und den Grössenunterschied von den umgebenden Keimgruppen sicher zu erkennende Dauereianlage. Bei etwa 30 andern jungen Thieren desselben Stadiums war keine Spur davon aufzufinden und falls dieselbe dennoch vorhanden gewesen sein sollte, müsste sie eine ausserordentlich ephemere Existenz gehabt haben. Ob es bei den drei Thieren mit Dauereianlage zur Ausbildung derselben gekommen sein würde, liess sich nicht entscheiden, da dieselben starben.

Beim zweiten Eisatz wurde die Dauereianlage in allen Fällen (14) beobachtet und zwar stets mit reichlicher Dotterabscheidung in der Eizelle. In keinem dieser Fälle kam es indessen zur Ausbildung von Dauereiern; es waren lauter Abortivkeime.

Beim dritten, vierten und fünften Eisatz verhält es sich

1) Sie charakterisirt sich einmal durch ihre Lage weit hinten am Ventralrand des Eierstocks, dann durch bedeutendere Grösse als die vor ihr gelegenen Keimgruppen und schliesslich durch die gegenseitige Lagerung ihrer Zellen, von welchen die dreieckige Eizelle stets ventral liegt, mit der Hypothense ventralwärts, während auf den beiden Katheten die drei Nährzellen aufliegen.

ebenso, nur mit dem Unterschied, dass nicht selten die Dauereianlage sich zum fertigen Dauerei entwickelt.

Die vierte Generation verhält sich fast genau wie die dritte. Gegen Erwartung gelang es hier bei keinem von 10 Individuen schon beim ersten Eisatz einen Dauereikeim zu entdecken. Möglich, dass die geringe Anzahl der untersuchten Exemplare daran schuld ist, da grosse individuelle Schwankungen gerade bei dieser Art schon durch die oben niedergelegten Beobachtungen constatirt sind. Indessen darf nicht verhehlt werden, dass auch bei der fünften Generation die 12—14 darauf untersuchten Individuen beim ersten Eisatz noch keine Dauereianlage erkennen liessen.

Das Verhältniss der Weibchen, welche die Dauereianlage zur Ausbildung brachten, zu denen, bei welchen sie wieder verschwand, würde sich nur dann annähernd feststellen lassen, wenn man mit grösseren Individuenmengen operirte. Dazu fehlte leider die Zeit.

---

Aus vorstehenden Beobachtungen geht hervor, dass die Dauereikeime im Grossen und Ganzen etwa so auftreten, wie man es der Theorie nach erwarten musste. Bei beiden untersuchten Arten fehlen sie vollständig in der ersten Generation, bei *Daphnia pulex* auch in dem ersten Satz der zweiten Generation, beim zweiten Eisatz aber treten sie auf, um rasch wieder sich aufzulösen, ohne nur einmal bis zur Dotterabscheidung gelangt zu sein, beim dritten Eisatz kommt es dann bis zur Dotterbildung, ohne dass aber je ein Keim zur vollen Ausbildung gelangte; sie sind alle abortiv. Erst in der dritten Generation bleiben einige Dauereikeime Sieger im Kampfe mit den Sommereikeimen und es kommt zur Ausbildung fertiger Dauereier, aber auch in dieser Generation erlangen die Dauereikeime erst allmählig, nicht schon beim ersten Eisatz den Sieg, ja bei diesem ersten fehlen sie sogar häufig noch ganz. Das kann nicht Wunder nehmen, wenn man erwägt, dass der Zeit nach der erste Eisatz der dritten Generation mit dem zweiten Eisatz der zweiten Generation zusammenfällt, dass dieser letztere aber stets nur Abortivkeime enthält. Diese Erklärung würde für den ersten Eisatz der vierten Generation kaum gelten können, gewiss nicht für den des fünften, vielmehr muss für diese die Erklärung späteren und weiter fortgeführten Untersuchungen vorbehalten bleiben. Höchstens darf einstweilen daran erinnert werden, dass eine absolute Gleichheit im Verhalten aller Individuen ein und derselben Generation oder Brut nirgends weniger zu erwarten ist, als bei *Daphnia pulex* und ähnlich lebenden Arten, deren Vernichtungsperioden grossen Schwankungen

nach Ort und Jahr unterliegen. Eine Zerstreung der Sexualthiere über einen längeren Zeitraum, somit eine Mischung der gleichzeitig lebenden Thiere aus Jungfernweibchen und Sexualthieren entspricht hier am meisten den äussern Bedingungen. Man wird deshalb das Verhalten bestimmter in dieser Weise gemischter Bruten in Bezug auf Dauereikeime nur nach Beobachtung zahlreicher Individuen sicher beurtheilen können. Gerade dieser Umstand erschwert aber ungemein die Weiterführung dieser Versuche, ihre Ausdehnung auf die verschiedenen Bruten, aus welchen jede Generation zusammengesetzt ist und auf die späteren Generationen.

Bei *Simocephalus* tritt das allmälige Ueberwiegen der Dauereibildung weniger scharf hervor, weil es hier auf einen kürzeren Zeitraum zusammengedrängt ist. Während in der ersten Generation die Dauereikeime noch ganz fehlen, kommt es in der zweiten schon zu Bildung reifer Dauereier. Dennoch lässt sich auch hier erkennen, wie die Tendenz zur Dauereibildung sich allmähig steigert, bis sie den Sieg über die Sommereikeime erlangt und zwar an der allmähig zunehmenden Zahl reifer Dauereier. In der zweiten Generation zeigt jedes Weibchen schon beim ersten Eisatz eine Dauereianlage, allein nur sehr wenige, etwa 27 Procent, produciren dann auch wirklich reife Dauereier.

Das Verhältniss der producirten Dauereier zur Individuenzahl wurde nun freilich für die dritte und vierte Generation nicht ziffermässig festgestellt, ich kann aber aus früheren Beobachtungen verschiedener Colonien von *Simocephalus* angeben, dass auf der Höhe der Sexualperiode die Mehrzahl der Weibchen Dauereier hervorbringt.

Weitere Versuche würden sich zunächst auf das wahrscheinlich verschiedene Verhalten der einzelnen Bruten zu richten haben, welche jede Generation zusammensetzen, sodann aber auf die späteren Generationen. Es ist sehr möglich, dass nach Ablauf der Sexualperiode auch die abortiven Dauereikeime mehr und mehr verschwinden, bis sie in noch viel späteren Generationen — falls der Colonie eine so lange Lebensperiode gegönnt ist — zum zweiten Mal auftauchen, allmähig die Oberhand gewinnen und zu jener zweiten Sexualperiode innerhalb derselben Colonieperiode führen, welche wenigstens in einigen Fällen oben constatirt werden konnte.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VIII.

Fig. 1. *Sida crystallina*, Hoden eines jungen Thieres<sup>1)</sup> im optischen Querschnitt. *Kl*, Keimlager, in welchem Zellgrenzen erst bei *a* sichtbar waren. Weiter nach hinten ist der Klüftungsprocess in vollem Gang, durch welchen die Zellen zum grossen Theil sich von der Wandung abschnüren und als Samenzellen in das neugebildete Lumen gelangen; *Sz*, *Sz'*, solche in Abschnürung begriffene Samenzellen. Vergrösserung: HARTNACK 3/VII (300).

Fig. 2. *Sida crystallina*. Hoden eines noch jüngeren Thieres im optischen Querschnitt; Abspaltungsprocess im Beginn; *L*, *L*, Lumen. Vergrösserung: HARTNACK 3/VII (300).

Fig. 3. *Sida crystallina*. Aelterer Hoden; der dünnen Wandung *W* sitzen hier und da in Ablösung begriffene Samenzellen *Sz* an. Vergrösserung: HARTNACK 3/VII (300).

Fig. 4. *Sida crystallina*. Hoden des reifen Thieres, Wandung *W* dünn, Lumen gefüllt mit durcheinander wogender Masse von Samenzellen, deren dickste Partie in der Mitte den Kern *K* enthält und als Haufen glänzender Körner hervortritt, während der blattförmige Theil des Zellkörpers als Fadenbündel erscheint. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 5. *Sida crystallina*. Samenzellen, frisch ins Wasser ausgetreten; *A* und *C* zeigen an beiden Enden des blattförmigen Zellkörpers feine Ausläufer, *B* nur am einen Ende. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 6. *Latona setifera*. *A*. Begattungsorgane eines jungen Männchens. *P*, *P'*, Penis; zwischen beiden das Ende des Postabdomen mit den Schwanzklauen (*Skr*) und dem After, sowie dem Rectum mit den radiär ausstrahlenden Musculi dilatatores. *Skr*, Schwanzkrallen, *Vd*, Vas deferens, dicht nach seinem Austritt aus dem Hoden; bei *x* optischer Querschnitt des Vas deferens bei seinem Eintritt in den Penis; innerhalb des Letzteren Spermazellen *Spz*. Vergr.: H. 4/IV (120).

*B*. Drei Samenzellen ins Wasser ausgetreten. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 7. *Daphnella brachyura*. Hinterende eines Männchens von der rechten Seite gesehen. *Sb*, Schwanzborsten, *Skr*, Schwanzkrallen, *A*, After, *p*<sup>6</sup> sechster Fuss, *B*, Bauchseite, *R*, Rücken; *D*, Darm, *Vd*, Vas deferens, *P*, der eine der beiden stiefelförmigen Penis, in seinem Lumen zwei Samenzellen; nach einem in Glycerin aufbewahrten Präparat. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 8. *Daphnella brachyura*. Hinterende eines Männchens von oben. *Sb*, die abgeschnittenen Schwanzborsten, *P*, *P*, die beiden Penis, in ihrem Innern die Vasa deferentia und in dem linken eine durch Compression feinstreifig gewordene Samenzelle (*Sz'*); *Sz*, *Sz*, *Sz*, ins Wasser frisch ausgetretene Samenzellen, *Sz''*, eine Samenzelle mit feiner Längsstreifung, *Sz'''*, eine solche in Quellung begriffen. *T*, rechter, *T'*, linker Hode, *Kz*, Keimlager, *Sz*, Samenzellen. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

1) Die Zeichnungen sind alle nach dem lebenden Thier mittels der Camera lucida entworfen, wenn es nicht ausdrücklich anders bemerkt ist.

Fig. 9. *Sida crystallina*. Männliche Sexualöffnungen von unten gesehen, *Sn*, saugnapfartiger Wall um jede Oeffnung und zwischen beiden. *D*, Darm, *p*<sup>6</sup> Basis des letzten Fusspaares. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Fig. 10. *Daphnella brachyura*, *a* bis *e*, ein und dieselbe Samenzelle in den verschiedenen Gestalten, welche ihr von der peristaltisch sich bewegenden Hodenwand im Verlauf weniger Minuten aufgezwungen wurden. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 11. *Ceriodaphnia quadrangula*; Hoden mit reifem Inhalt, einer Masse von Samenstäbchenbündeln, in allen Richtungen durcheinander liegend, eingebettet in heller, schleimiger Flüssigkeit. *W*, Hodenwand. *A*, der ganze Hoden; Vergrößerung: H. 3/VII (300). *B*, ein Stückchen davon bei 3/VIII (400).

Fig. 12. *Pasithea rectirostris*. *A*. Rechter Hoden, prall mit braunen Samenzellen gefüllt. Vergrößerung: H. 3/VII (300). *B*. Einige Samenzellen bei H. 3/VIII (400).

Fig. 13. *Daphnella brachyura*. Rechtsseitige weibliche Geschlechtsöffnung (*Vv*) nebst Receptaculum seminis (*Rs*) und Anfangstheil des Ovarium (*Ov*) von oben gesehen. Die Vulva durch radiäre Muskel-(?) fäden an der Haut befestigt, im Receptaculum eine Samenzelle, deren Kern durch Zusatz schwacher Essigsäure hervortrat, während das Protoplasma dadurch körnig wurde. Vergrößerung: HARTNACK 3/VII (300).

#### Tafel IX.

Fig. 14 A. *Bythotrephes longimanus*. Brutsack eines Geschlechtsweibchens unmittelbar vor dem Eintritt der beiden Dauereier, linke Seite. *RS*, Rückensinus (Blutraum) über dem Herzen (*H*); *Drb*, Drüsenboden (das Homologon des »Nährbodens bei Jungfernweibchen«), *lDrbR*, linker Drüsenbodenrand, *rDrbR*, rechter Drüsenbodenrand; *SW*, Schalenwurzel, *SR*, Schalenrand, *aeBl*, äusseres Blatt der Schale, *BS*, Binnenraum der Schale von feinen Stützfasern senkrecht durchsetzt; *Vv*, Vulva (Begattungsöffnung); *Ov*, Ovarium, ein einziges grosses reifes Dauerei enthaltend (*Ei*) und einige jüngere Keimgruppen (*Kgr*). *Od*, Oviduct, dessen Mündung in den Brutraum deutlich ist; *M*, Rückenmuskel.

Fig. 14 B. Die weibliche Begattungsöffnung desselben Thieres durch Druck vorgestülpt, *Br*, Brutraum, *R*, Rücken, die übrigen Bezeichnungen wie in 14 A. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Fig. 15. *Bythotrephes longimanus*. *A*. Brutraum mit den beiden Dauereiern, deren Schale noch dünn ist; fünf Samenzellen (*Sz*) liegen den Eiern an. *Vv*, Vulva, *SW*, Schalenwurzel, *S*, Schale. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

*B* Eine der Samenzellen bei H. 3/VII (300).

Fig. 16. *Bythotrephes longimanus*. Brutraum unmittelbar vor dem Austritt bereits befruchteter und mit Schale versehener Dauereier (*Ei*), rechte Seite; die alte Schale besteht nur noch aus den beiden dünnen Chitinlamellen (*aeBl*, *iBl*), während die Hypodermis bereits zerfallen ist. Unter den Dauereiern hat sich eine neue Schale in Gestalt einer mächtigen Hypodermisduplicatur gebildet, deren Rand (*SR'*) dem Rand der alten Schale (*SR*) anliegt. *Od*, Oviduct, *Ov*, Ovarium, in welchem ein Dauerei in Ausbildung begriffen ist (*Ei'*); *H*, Herz, *DrB*, Drüsenboden (Hypodermis des Rückens), *SW'*, Wurzel der neuen Schale, *SW*, Wurzel der alten Schale. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Fig. 17. *Bythotrephes longimanus*. Brutraum eines Geschlechtsweib-

chens, in welchen abnormer Weise keine Eier eingetreten sind. Der Brutraum ist ausgefüllt mit dem gelbbraunen Sekret des Drüsenbodens (*DrB*), in dessen Zellen man Häufchen gelbbrauner Körner erkennt. Das Eischalensekret ist durch die Vulva nach aussen hervorgedrungen, ein Beweis für die Durchgängigkeit dieses Begattungscanals. *SR*, Schalenrand, *SW*, Schalenwurzel, *RS*, Rückensinus, *H*, Herz, *Od*, Oviduct, *BS*, Binnenraum der Schale. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Fig. 18. *Bythotrephes longimanus*, Eine in Zerfall begriffene Samenzelle aus dem Brutraum eines lebenden Weibchens, dessen Dauereier bereits mit Schale versehen (also befruchtet) waren. *A*, Zelle gequollen, aber noch durch eine dünne Randschicht zusammengehalten. *B*, Zellwand geplatzt und nur noch ein Haufen Körner übrig.

Fig. 19. *Pera cantha truncata*; ein Paar in Coitusstellung combinirt, um zu zeigen, dass eine »innere Begattung« hier thatsächlich unmöglich ist, indem die männlichen Geschlechtsöffnungen die weiblichen nicht berühren können. Beide Thiere mit dem Zeichenapparat nach Präparaten aufgenommen; *SW*, Schalenwinkel, bei dieser Art so weit abwärts gerückt, dass eine wesentlich andere Stellung des Männchens, als die hier angenommene, nicht möglich ist. Vergr.: H. 3/IV (100).

#### Tafel X.

Fig. 20. *Bythotrephes longimanus*, Samenzellen. *A*, Spitze des Penis (*P*) mit drei ins Wasser entleerten Samenzellen, deren weiches Protoplasma mehr oder weniger zerfetzt und gequollen ist; *a* hängt noch durch einen langen schleimigen Protoplasmafaden an der Spitze des Penis fest, während sich der übrige Theil der Zelle knäuelartig aufgewunden hat, oder in Fortsätze zerrissen ist. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

*B*, Spitze des Penis mit gerade heraustretender, langgestreckter Samenzelle *d*, die Samenzelle *e* hat sich schon wieder auf die normale Gestalt zusammengezogen, die Samenzelle *f* ist durch die strudelnden Füsse zerrissen. Vergr.: H. 3/IV (100).

*C*, Eine frisch ins Wasser ausgetretene Samenzelle. Vergrößerung: H. 2/VII.

*D*, Mehrere solche frisch ausgetreten, aber durch die Füsse mehr oder weniger zerrissen oder gedehnt (*g, h, i*); *l, m*, nach längerer Einwirkung des Wassers, *n*, nach noch längerer Wasserwirkung. Vergrößerung: H. 2/VII (240).

Fig. 21. *Bythotrephes longimanus*. Penis (*P*) mit Vas deferens und dem Anfangstheil des Hodens. *H*, Hodenwand, *Sz*, Samenzellen. Vergrößerung: H. 2/VII (240).

Fig. 22. *Moina paradoxa*. Samenzellen, *a, a, a*, normale, unmittelbar nach ihrem Austritt ins Wasser; *b*, optischer Querschnitt einer solchen; *c*, durch längere Einwirkung von Wasser gequollene Samenzellen. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 23—28. *Evadne spinifera* (mit Ausnahme von Fig. 27 nach Originalzeichnungen von Herrn Dr. SPENGL).

Fig. 23. Eierstock eines unreifen Geschlechtsweibchens. Im Eierstock eine vierzellige Keimgruppe (*Kgr*); *Br*, Brutraum, hier als ein selbständiger Sack erscheinend, der nur durch einen dünnen Stiel (*St*) mit der äussern Haut des Rückens zusammenhängt; *M*, Muskel; *Od*, Oviduct. Vergrößerung etwa 300.

Fig. 24. Sexualorgane etwas weiter entwickelt. Bruthälter grösser und mit geräumigerer Höhle, in den Zellen seiner Wandung viele Körnchen, das Sekret zur Bildung der festen Eischale (Chorion). Die dritte Zelle der Keimgruppe kennzeichnet sich als Eizelle (*Eiz*) durch beginnende Dotterabscheidung, *Nz*, Nährzellen (die

dritte wird durch die Eizelle verdeckt), *Od*, Einmündungsstelle des Eileiters in den Brutraum; *Ch*, Chitinschicht der Rückenhaut, *Hyp*, Hypodermis.

Fig. 23. Dieselben Theile, noch weiter vorgeschritten, Eizelle (*Eiz*) bereits von feinkörnigem Dotter geschwellt; Wand des Bruthälters dick und reich an körnigem Schalsekret; *St*, Stiel des Bruthälters, in dem sich eine Spalte — der spätere Begattungscanal — gebildet hat.

Fig. 26. Dieselben Theile noch weiter entwickelt. Der Stiel (*St*) enthält jetzt einen Canal, der bis zur Hypodermis des Rückens reicht. Bezeichnung wie in Fig. 23 bis 25.

Fig. 27. Bruthälter eines Jungfernweibchens, mit sieben Eiern (*Ei*) gefüllt, deren Embryonalzellen theilweise eingezeichnet sind. *Br'*, die noch nicht ausgedehnte Spitze des Bruthälters, *St*, der Stiel zeigt hier keine Spur eines Lumens; *Sb*, Schwanzborsten. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 28. Stück eines Bruthälters, in welchem ein bereits befruchtetes Dauerei liegt; *Eis*, Eischale (Chorion), *W*, Wand des Bruthälters, *St*, Stiel desselben von dem Begattungscanal durchsetzt, dem auch eine Oeffnung in der neuen Chitinhaut *Ch* entspricht. Vergrößerung etwa 300.

#### Tafel XI.

Fig. 29. *Eurycercus lamellatus*. A. Männchen in Seitenansicht. Man erkennt zu Seiten des Darms den schlauchförmigen, prall mit Samen gefüllten Hoden, der mit kurzem Ausführungsgang an der Bauchseite des Postabdomens (*Pabd*) ausmündet. Nur die linke männliche Geschlechtsöffnung ( $\sigma$  sex *Oe*) ist sichtbar. *Sb*, Schwanzborsten, *Skr*, Schwanzkrallen, *pes*<sub>1</sub>, erster mit Haken und kurzem Flagellum bewaffneter Fuss, *At*<sub>1</sub>, erste Antenne mit 12 Riechfäden mehr, als beim Weibchen vorkommen; *hSchw*, hinterer Schalenwinkel; *A*, After. Vergr.: H. 3/IV (100).

B. Einige Samenzellen von *Eurycercus*, ins Wasser ausgetreten, aber noch unverändert bei H. 3/VIII (400).

Fig. 30. *Acroperus leucocephalus*. Postabdomen eines Männchens. *Sb*, Schwanzborsten, *A*, After, *D*, Dorsal-, *V*, Ventralseite des Postabdomen. *Vd*, Vas deferens mit Samen gefüllt, der aus der Geschlechtsöffnung ausströmt; *M*, Rückziehmuskel des Vas deferens. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 31. *Acroperus leucocephalus*, Spitze des Postabdomens in Ventralansicht; *Skr*, Schwanzkrallen,  $\sigma$  sex, männliche Geschlechtsöffnung. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 32. *Alonella pygmaea* Sars. A. Postabdomen eines Männchens, Ventralansicht;  $\sigma$  sex, männliche Geschlechtsöffnung, *Vd*, Vas deferens mit dem der andern Seite zusammen verschmelzend zu einem einfachen Ductus ejaculatorius (*Dej*); in denselben Samenzellen.

B. Postabdomen eines Männchens in Seitenansicht; *Vd*, Vas deferens.

C. Postabdomen eines Weibchens in Seitenansicht; scharfe Dornen stehen auf dem Dorsalrand, welche beim Manne rudimentär sind. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 33. *Pleuroxus* sp. Männliches Postabdomen in Seitenansicht. Bezeichnungen wie vorher. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 34. *Peracantha truncata* Baird. Männliches Postabdomen gerade nach hinten gestreckt nebst einem Theil der Schale; Seitenansicht. *R*, Rücken-, *B*, Bauchseite; *hSchR*, hinterer Schalenrand mit mächtigen Dornen bewehrt. *A*, After,

*T*, Hoden, *Vd*, Vas deferens, ♂ *sex*, Geschlechtsöffnung, *Skr*, Schwanzkrallen, *Sb*, Schwanzborste. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 35. *Camptocercus rectirostris*. Männliches Postabdomen. *A*, After, *Vd*, Vas deferens, in welchem die kleinen Samenzellen sichtbar sind, welche theilweis schon aus der Geschlechtsöffnung hervorgetreten sind (♂ *sex*); *Sb*, Schwanzborsten. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 36. *Camptocercus rectirostris*. Weibliches Postabdomen mit doppelter Reihe starker dreispitziger Zähne auf der Dorsalseite. Vergr.: H. 3/VII (300).

Fig. 37. *Alona testudinaria*. *A*. Männliches Postabdomen, Seitenansicht, *T*, Hoden, *A*, After, *Vd*, Vas deferens, Geschlechtsöffnung ventral gelegen an der Basis der Schwanzkrallen.

*B*. Dasselbe in Ventralansicht, die beiden Geschlechtsöffnungen sind in eine zusammengefloßen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

### Tafel XII.

Fig. 38. *Simocephalus Vetus*. *A*. Männliches Postabdomen in Seitenansicht. *T*, ein Stück des Hodenschlauchs mit Samenzellen gefüllt, *Vd*, das sehr weite, ebenfalls prall gefüllte Vas deferens; *Dej*, Ductus ejaculatorius mit kräftiger Ringmuskulatur und einem flügelartig sich ansetzenden Dilator, welchem eine rundliche Zelle *g* (Ganglienzelle?) aufliegt. Aus der Geschlechtsöffnung sind Samenzellen (*Sz*) ausgetreten, *A*, After, *Skr*, Schwanzkrallen nicht in der gewöhnlichen Stellung, sondern nach hinten zurückgeschlagen (*passiv*). *Sb*, Schwanzborste, *Sg*, Schwanzborstenganglion, von welchem ein kleineres Ganglion sich abzweigt und einen Nerven gegen den Ductus ejaculatorius entsendet; *Az*, Afterzähne. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

*B*. Samenzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien; *C* ein Spermatoblast. Vergrößerung: 3/VIII.

Fig. 39<sup>1)</sup>. *Daphnia pulex*. *A*. Spitze des Postabdomens eines jüngeren Männchens mit der Geschlechtsöffnung (♂ *sex*), aus welcher Samen ausströmt; *A*, After, *R*, Rectum, *M*, Flexor des Postabdomen, *Skr*, Schwanzkrallen, *Az*, Afterzähne, hier in der Zahl 9 jederseits vorhanden, bei älteren Männchen bis zu 13; *Vd*, Vas deferens, *Dej*, Ductus ejaculatorius mit deutlichen Ringmuskeln; die Afterzähne bezeichnen zugleich die Rückenseite des Postabdomen; *x*, Ausschnitt in der harten Chitinschicht der Krallenbasis, von zarter Haut gebildet, so dass eine passive Beugung der Krallen möglich ist. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 40. *Ceriodaphnia reticulata* Jurine. Postabdomen des Männchens, ♂ *sex*, Sexualöffnung, *Vd*, Vas deferens, *Dej*, Ductus ejaculatorius, *A*, After, davor die Afterzähne, *D*, Rückenseite, *V*, Bauchseite des Postabdomen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 41. *Bosmina longispina*, männliches Postabdomen, *T*, ein Stück des Hodens, *A*, After, *Vd*, Vas deferens; aus der Oeffnung desselben strömen die blassen mit Körnchen besetzten Samenbänder; *Sb*, Schwanzborsten. Vergrößerung: HARTMACK 3/IV (400).

Fig. 42. *Moina rectirostris*. Hoden im optischen Querschnitt. Der Wand sitzen mehrere blasige Spermatoblasten an, in welchen einige Samenzellen liegen, die der Strahlen noch entbehren; eine dieser Mutterzellen (*Mz*) gehört nicht in die

1) Durch ein leider zu spät bemerktes Versehen des Lithographen ist die im Text (p. 69, resp. 285) citirte Figur 39 *B* weggeblieben.

optische Schnittfläche, sondern sass der obern Wand an. Bei *Sz'* ein Haufen freigeordener Samenzellen, noch ohne Strahlen; *Sz'* fertige Strahlzellen. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 43. *Scapholeberis mucronata*. Blindes Ende des Hodens von einem reifen Männchen; in jeder der grossen Wandungszellen scheint eine grössere Zahl winziger Samenzellen zu liegen, und ausserdem ist das Lumen des Hodens mit ihnen angefüllt. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 44. *Daphnia pulex*. A. Hoden eines jungen Männchens, eine solide Zellenmasse, Zellgrenzen aber nicht bemerkbar, *Vd*, das spätere Vas deferens.

B. Hoden eines etwas älteren, aber auch noch unreifen Männchens. Ein Lumen beginnt sich zu bilden (*L*). Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 45. *Simocephalus vetulus*. Hoden eines jungen, aber schon reifen Männchens; *Vd*, Uebergang ins Vas deferens, *Sz*, fertige Samenzellen im Lumen, *W*, Wand des Hodens, noch sehr dick und aus vielen kleinen, locker aufeinander gehäuften Zellen bestehend, aus welchen die Samenzellen hervorgehen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 46. *Simocephalus vetulus*. Unreifer Hoden, noch völlig solid, Zellgrenzen nicht sichtbar. Vergrößerung: 3/VIII (400).

Fig. 47. *Chydorus sphaericus*. A. Optischer Querschnitt des Hodens, die Körnchen sind die einzelnen in der Hodenflüssigkeit suspendirten Samenzellen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

B. Einzelne Samenzellen und Spermatoblasten. Vergr.: H. 3/VIII (400).

Fig. 48. *Ceriodaphnia quadrangula*. Ein Weibchen mit Ehippium und Winterei in Dorsalansicht, um zu zeigen, wie die Ehippialbegattung bei *E* dem Eingang in den Ehippialraum durch blosses Anlegen der männlichen Geschlechtsöffnungen möglich ist. *Schw*, Schwimgürtel des Ehippium, *Wei*, Winterei, *M*, Medianlinie auf der völlig ebenen Rückenfläche des Ehippium. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

### Tafel XIII.

Fig. 49. *Leptodora hyalina*. A. Rechter Hoden eines jungen Thieres in Seitenansicht, die Spitze bei *Ac* nach Einwirkung schwacher Essigsäure, das Uebrige nach dem lebenden Thier gezeichnet. *L*, mit Flüssigkeit gefülltes Lumen des Hodens; *M*, die Matrix der Samenelemente; letztere springt mit buchtiger Oberfläche in das Lumen vor, gebildet durch Samenzellen und Spermatoblasten (*Sp*), in der Rinde der Matrix starke Proliferation der Zellen, vielfach doppelte Kerne. Einige Stellen der Matrix sind nicht ausgezeichnet. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 49 B. Samenelemente aus derselben Matrix. *a*, Spermatoblast mit vier Tochterzellen (Samenzellen); *b*, eine Samenzelle mit Kern und der spiraligen Fältelung der Rindenschicht. Vergrößerung: etwa 400.

Fig. 50. *Leptodora hyalina*. A. Samenelemente. Samenzellen mit sehr deutlicher (in Natur aber weit zarterer) Spiralfältelung *a, a, a, a, a*; *a'*, ohne Fältelung; *b*, eine Zelle deren Spiralfalten nach Zusatz von Essigsäure verstrichen sind; *c, c, c*, eine der amöboiden Zellen der Hodenflüssigkeit in verschiedenen Contractionszuständen. Vergrößerung: 3/VII (300).

B. Eine Wandungszelle aus dem Hoden eines alten Männchens; *V*, die Vacuole, *n*, kernartiger Körper, *x*, Gebilde unbekannter Bedeutung. Vergr.: H. 3/VIII (400).

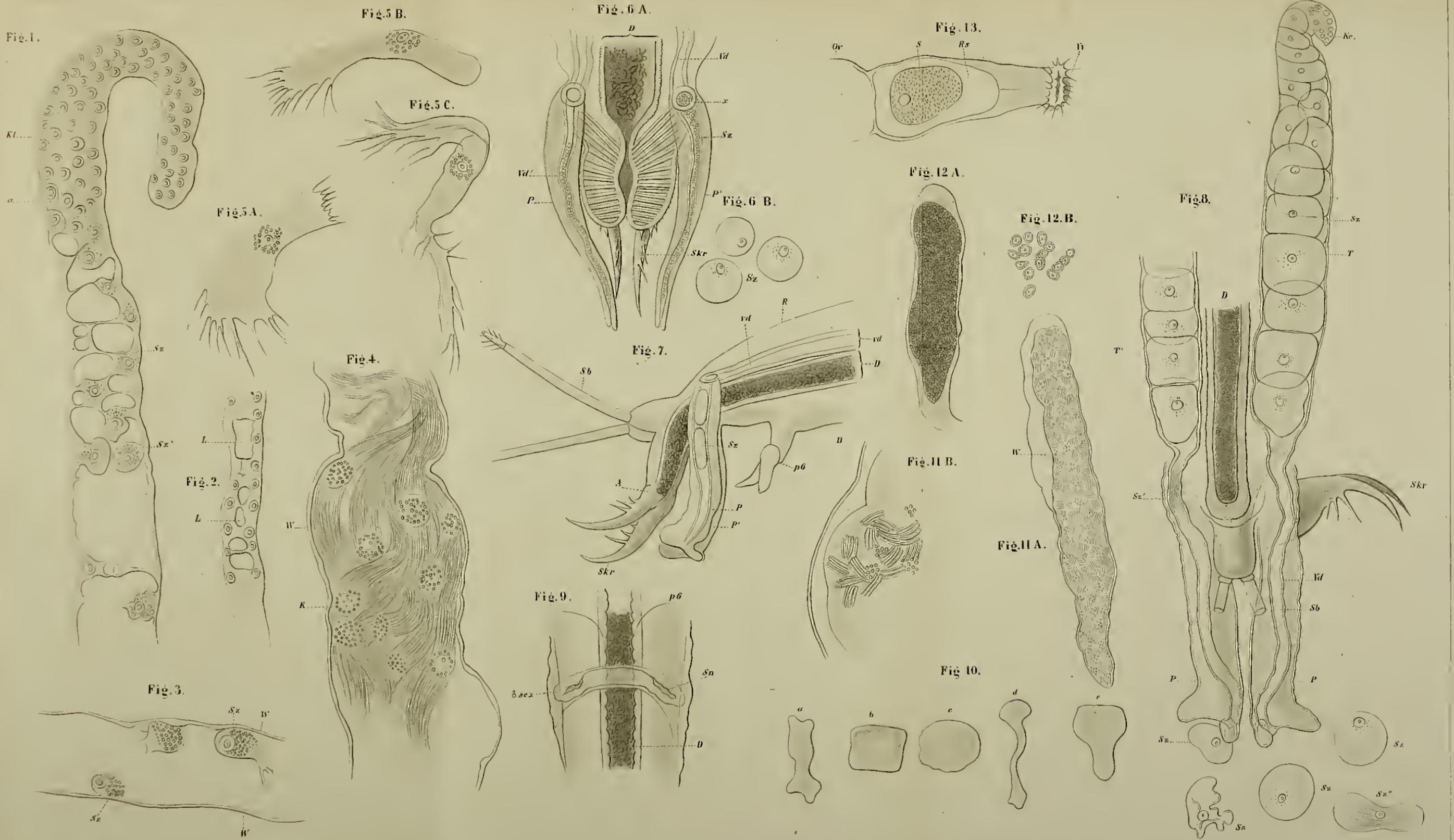






Fig. 16

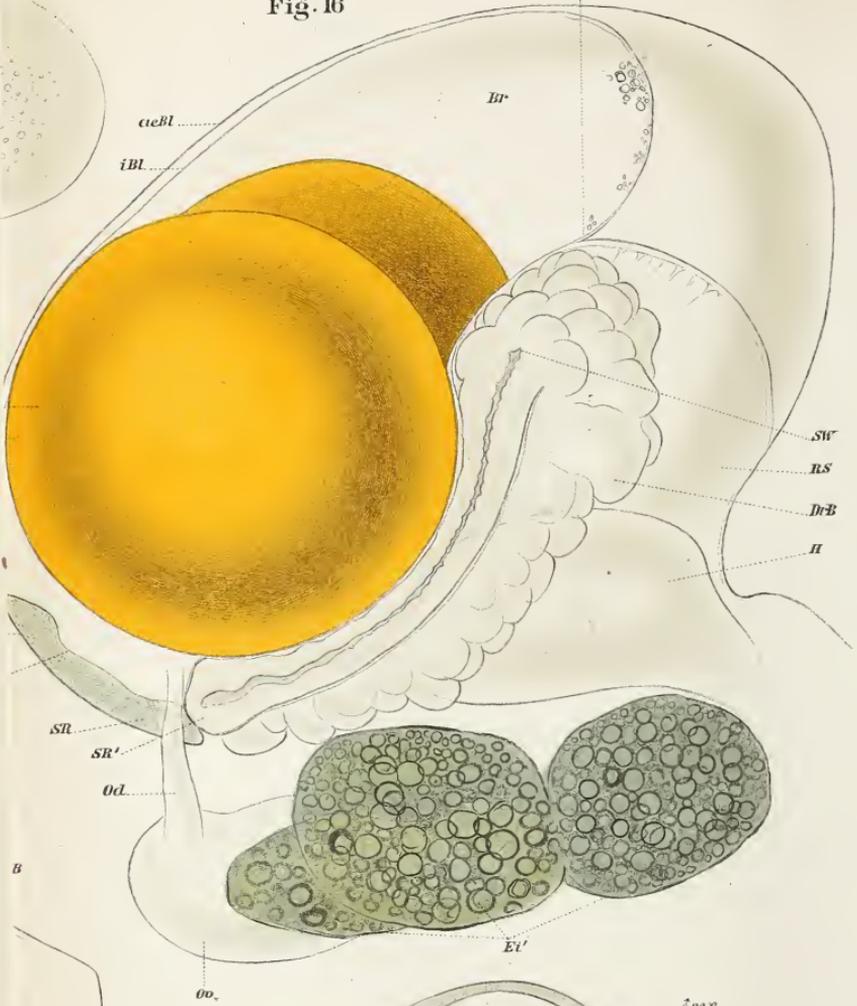
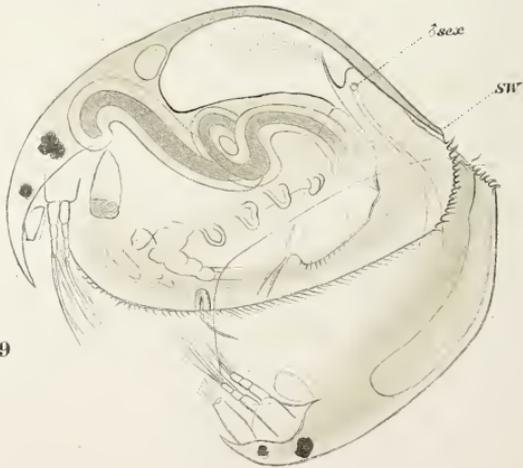


Fig. 19







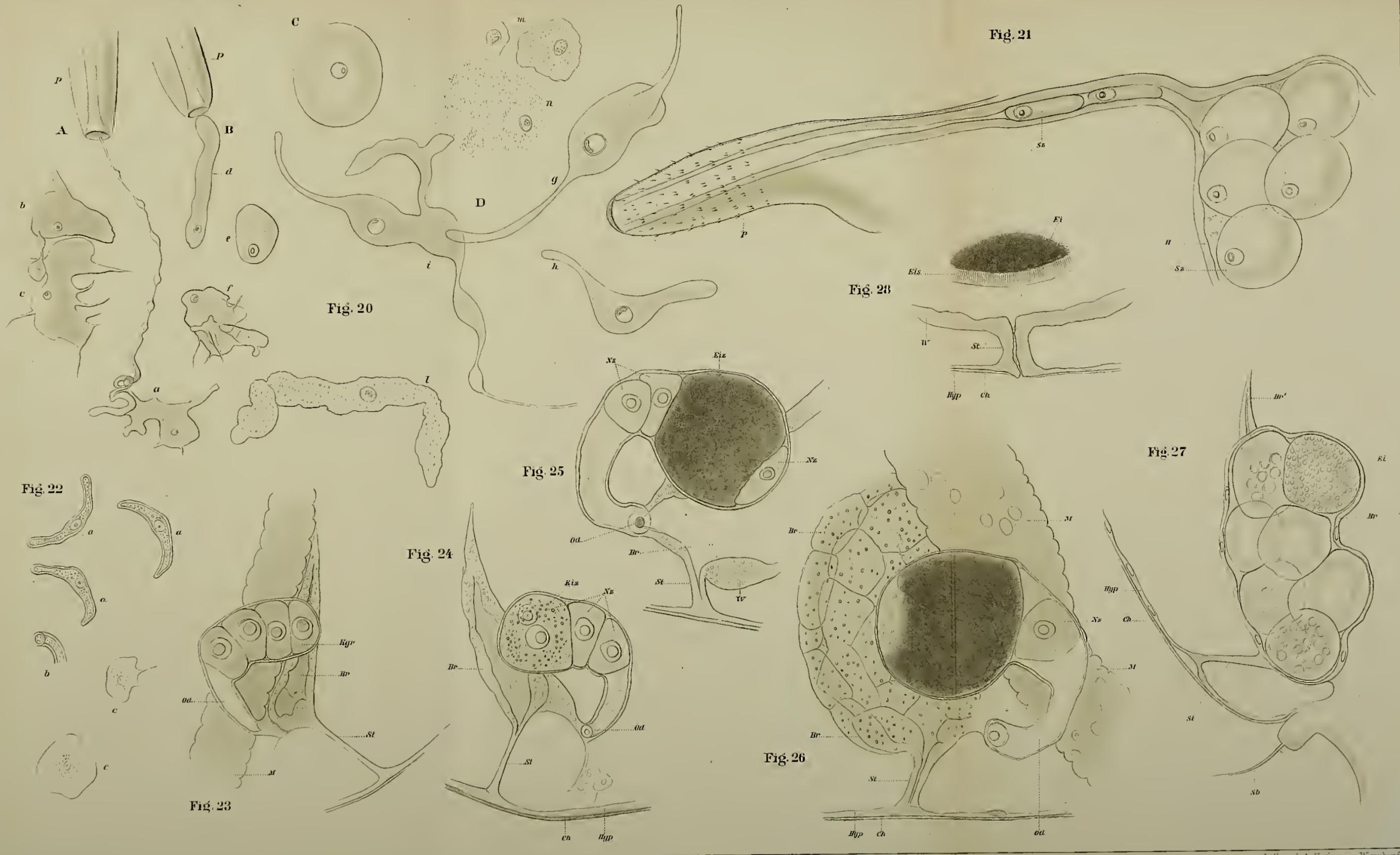


Fig. 21

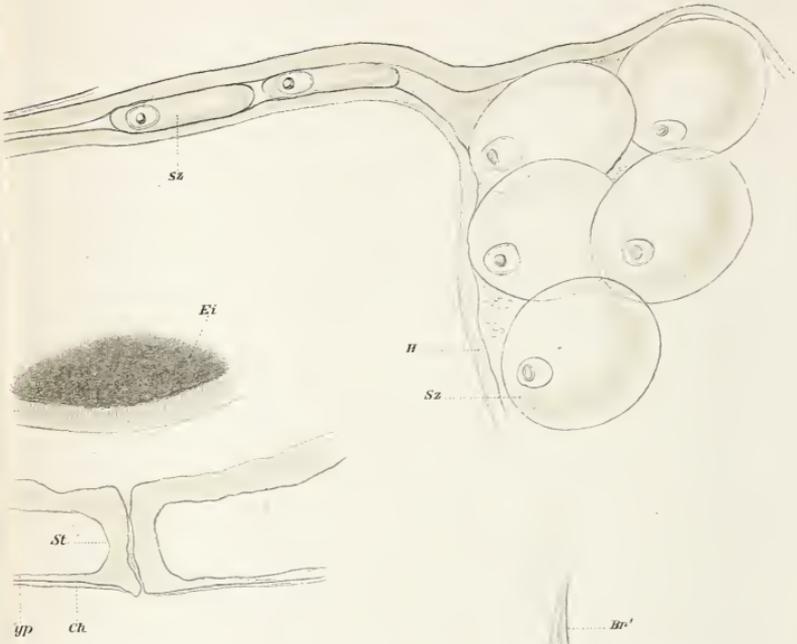
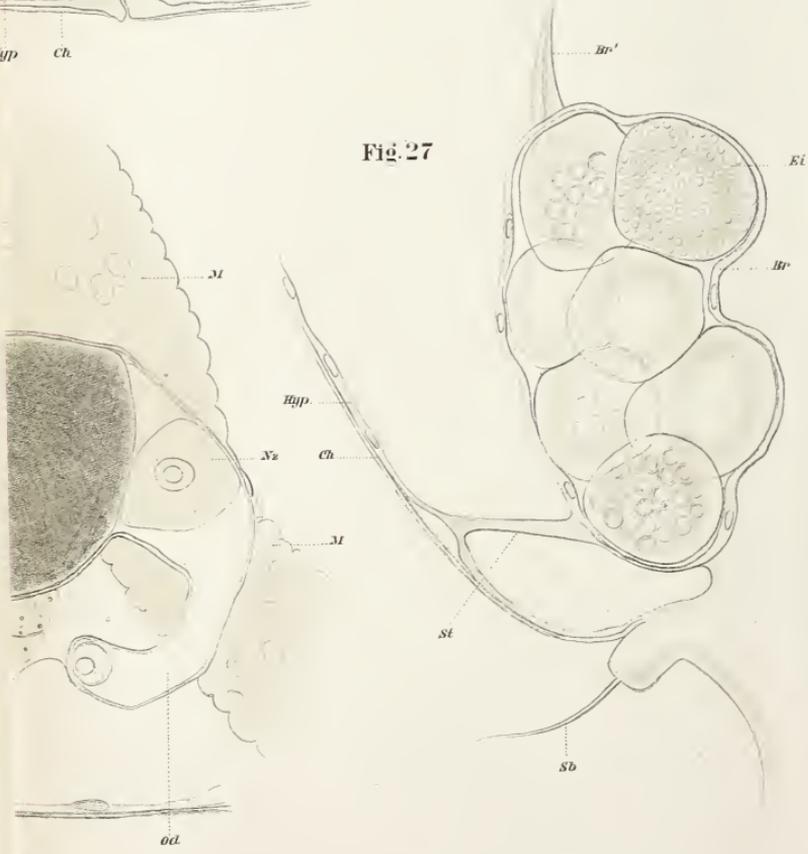


Fig. 27





s  
p  
.

Fig. 29 A



Fig. 29 B



Fig. 33

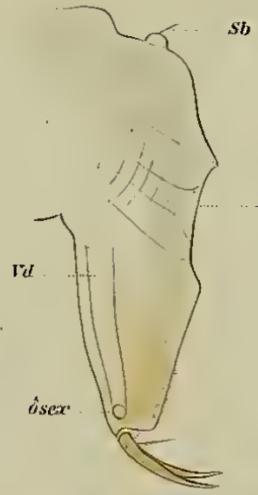


Fig. 34

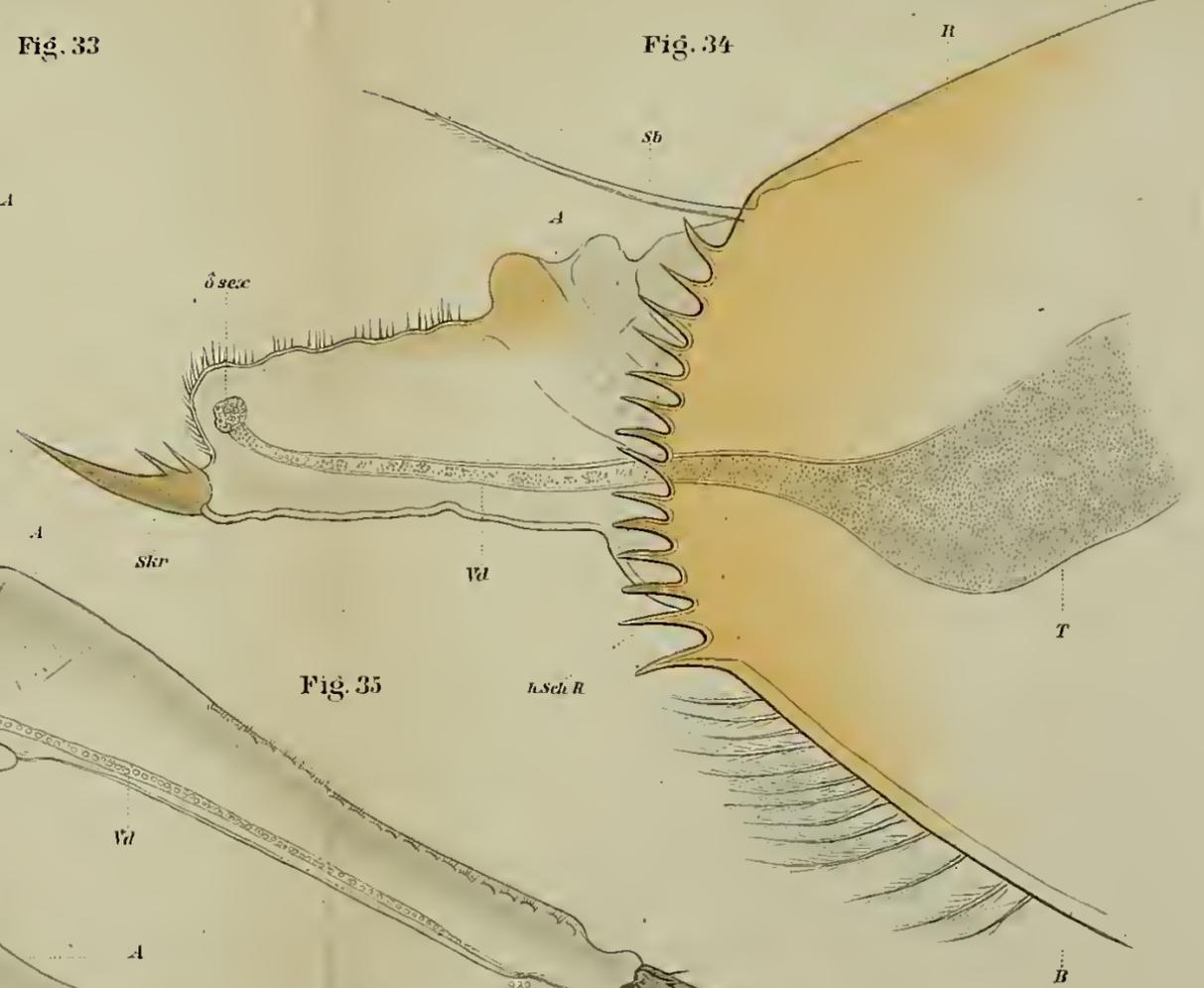


Fig. 35

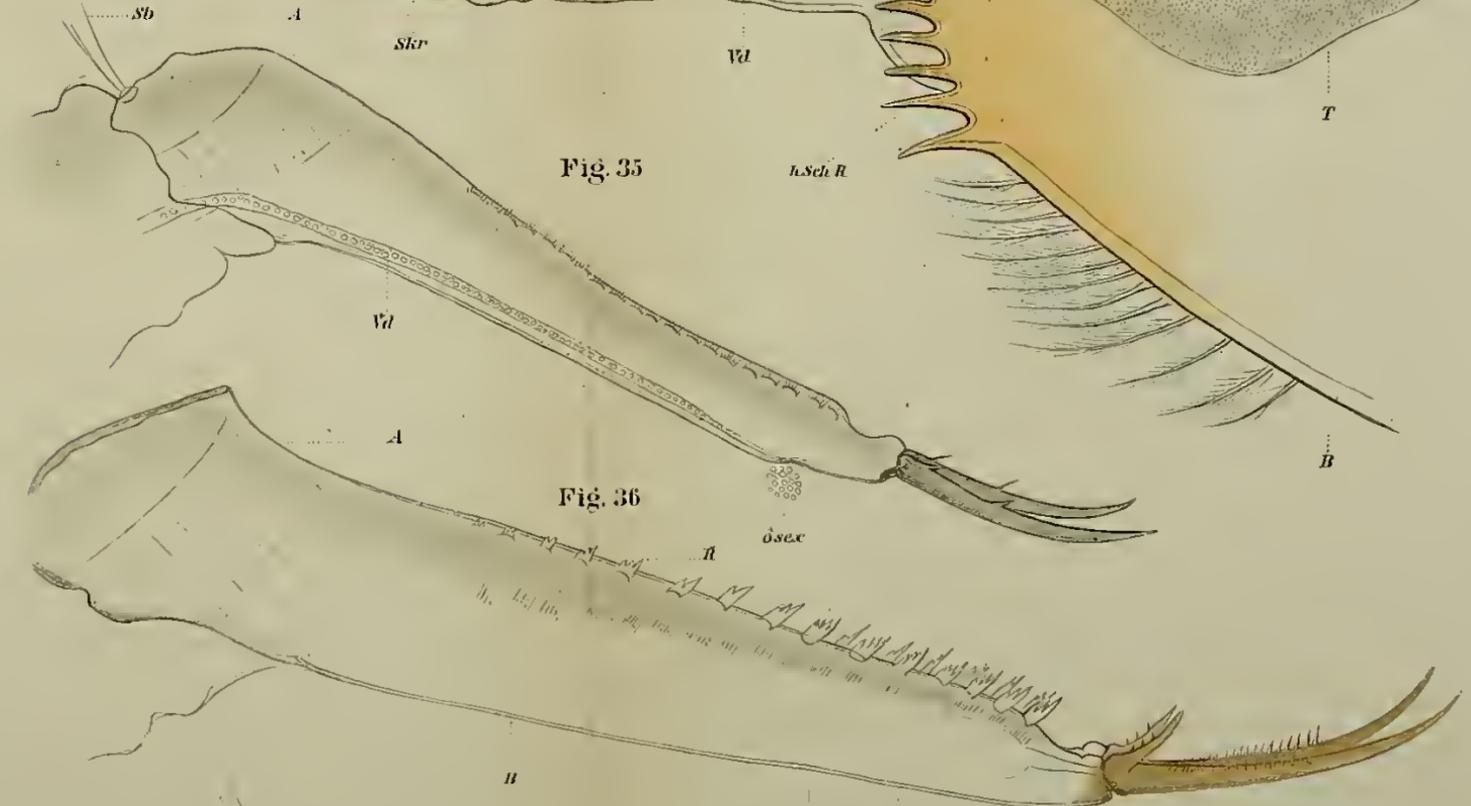


Fig. 36

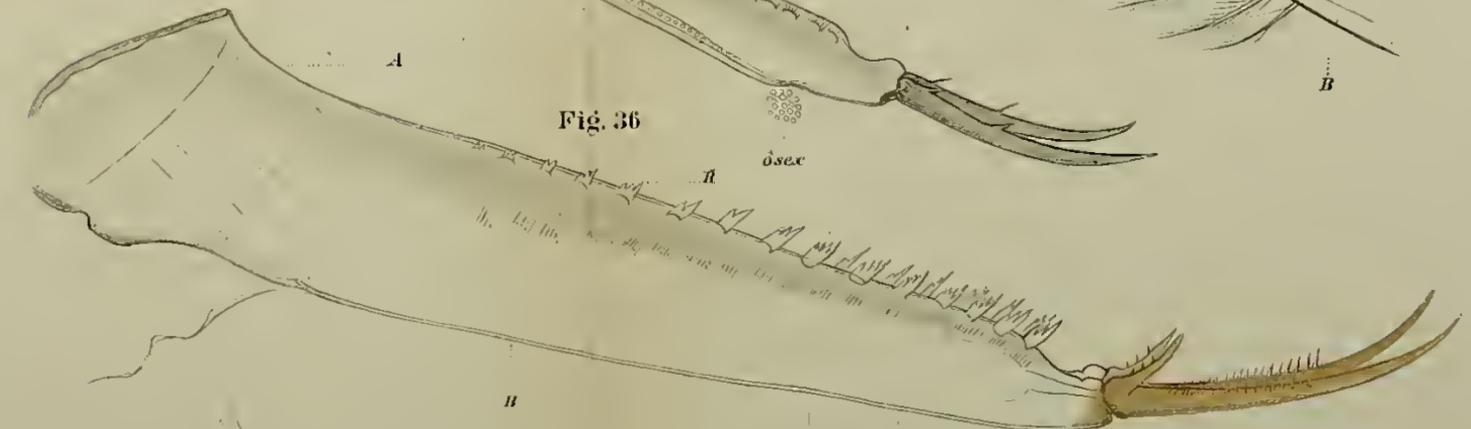


Fig. 30

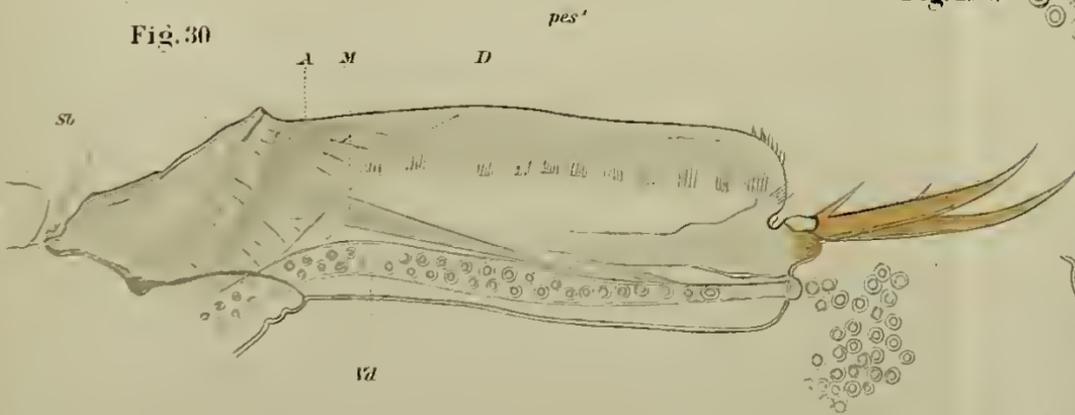


Fig. 32 A

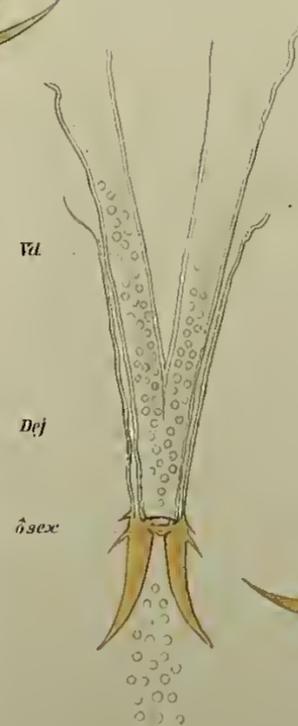


Fig. 32 B

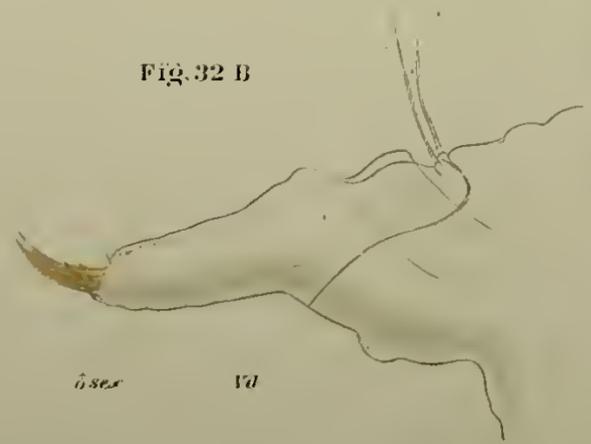


Fig. 32 C

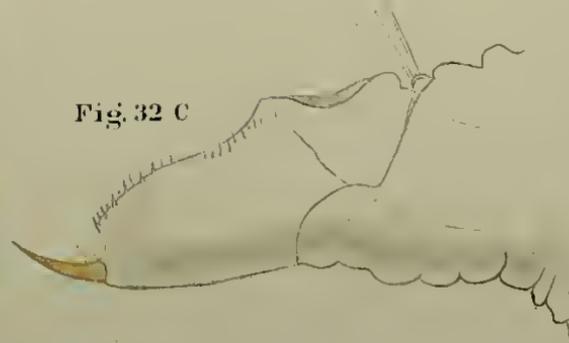


Fig. 37 A

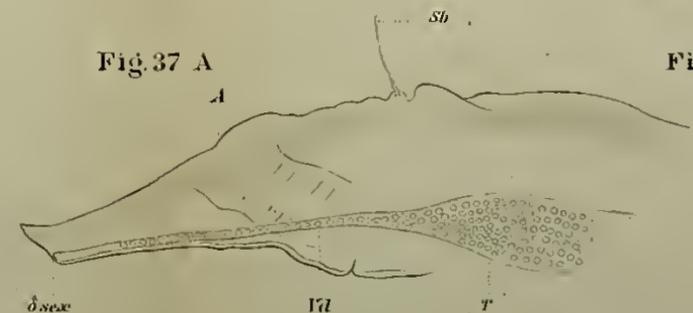


Fig. 37 B

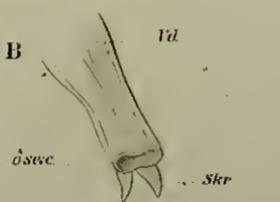


Fig. 31

