© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nun betont allerdings Minkiewicz, die Chromatophoren betätigten in der Postembryogenese auch das Vermögen, ihren Ort zu verändern. Darin ist zunächst kein absolutes Gegenargument gegen meine Ausführungen zu finden, sodann aber heisst es beim Verfasser immer, die Chromatophoren wandern aus, indem sie sich schnell vermehren, und weder aus dem Texte noch aus den Figuren kann ich bestimmt entnehmen, dass sie jemals von einer Stelle, an der sie einmal sichtbar werden, wirklich verschwinden. Wenn ich hierin den Verfasser richtig verstehe, so ist auch die Annahme zulässig, dass die Chromatophoren durch Neuentstehung schrittweise sich weiter ausbreiten und nicht durch amöboides Kriechen.

Ich habe es für meine Pflicht gehalten, zu versuchen, die Argumente des Verfassers zu entkräften. Ob er finden wird, dass ich ihm ganz gerecht geworden bin, kann ich nicht wissen. Wie dem aber auch sei, ich darf meine Argumente für vollständig hinreichend und beweisend erachten.

Ich bin keinen Augenblick im Zweifel darüber, dass die Krebschromatophoren hinsichtlich ihrer Struktur und ihrer Veränderungen noch erschöpfender studiert werden können, denn — ich sage es nochmals — es handelt sich bei mir nur um einige gelegentliche Beobachtungen. Aber sie genügen durchaus, um das prinzipiell Wichtige, worauf es ankommt, zu zeigen. Und diesem Ergebnis kommt wohl noch eine besondere Bedeutung zu. Mit den Gedanken etwas weiter schweifend, möchte ich nämlich die Meinung aussprechen, dass die Chromatophoren nur einen von den Fällen repräsentieren, in welchen wir von einer rein physikalischen Auffassung einzelner Lebenserscheinungen zu einer mehr biologischen zurückkehren müssen. Den Glauben, dass die Lebensvorgänge in letzter Linie mechanischer oder physistischer Natur sind, dürfen wir zwar keineswegs aufgeben. Aber wir dürfen uns auch nicht darüber täuschen, dass das Problem meist tiefer liegt als wir in manchen Fällen schon annehmen.

Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden.

Von Dr. Georg Papanicolau.
(Aus dem zoologischen Institut von München.)

Im Jahre 1905 hat Issakowitsch durch Experimente an *Simocephalus vetulus* und *Daphnia magna* nachgewiesen, dass äußere Faktoren — namentlich Nahrung und Temperatur — einen Einfluss auf die zyklische Entwickelung der Daphniden haben. Diese Resultate von Issakowitsch sind von Strohl und Keilhack angefochten worden, die, auf Grund ihrer Beobachtungen an *Polyphemus pedi-*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

culus die Anschauung Weismann's verteidigten, nach welcher die Sexualität im Ablauf eines Zyklus nach einer bestimmten, bei den verschiedenen Arten verschiedenen Anzahl von parthenogenetischen Generationen eintritt, ganz unabhängig von äußeren Einflüssen. Auf Anregung R. Hertwig's entschloss ich mich, die Versuche von Issakowitsch zu wiederholen und im Mai 1909 legte ich die ersten Kulturen von *Simocephalus vetulus* an, später auch solche von *Moina rectirostris*[1]), wobei ich alle aus Dauereiern züchtete. Die Resultate, die ich erhalten habe, werde ich kurz in diesem Bericht angeben, während ich in bezug auf Einzelheiten auf meine ausführliche Arbeit verweise, die in nächster Zeit erscheinen soll.

Inzwischen sind aber noch drei neue Arbeiten über dasselbe Thema erschienen: die von Frl. Kuttner, Woltereck und Langhans. Kuttner kultivierte unter verschiedenen Kulturbedingungen mehrere Daphnidenarten und fand, dass weder Nahrung noch Temperatur einen Einfluss auf das Auftreten und den Grad der Sexualität üben können. Sie ist damit zu dem Resultat gekommen, dass die äußeren Faktoren ganz ohne Bedeutung sind. Woltereck konnte im Gegenteil einen solchen Einfluss bestätigen, da er durch reichliche Nahrung das Auftreten der Sexualität verhindern konnte. Er meint trotzdem, dass das, was uns „am meisten das Wesen der Cladocerenfortpflanzung enthüllt", nicht diese „Abhängigkeit des Phänotypus vom Milieu" ist, sondern die genotypische Grundlage, die Weismann in der Lehre der zyklischen Periodizität festgestellt hat. Langhans dagegen findet, dass die „Theorie Weismann's von der bestimmten Generationenzahl einer aufmerksamen Beobachtung nicht standhält" und betrachtet als Hauptursache für das Auftreten der Sexualität die Verunreinigung des Wassers durch Ansammlung von Stoffwechselprodukten. Diese neueren Arbeiten, die über die Fortpflanzung der Cladoceren in der letzten Zeit erschienen sind, ergeben, wie man sieht, kein einheitliches Bild. Aus den Arbeiten von Strohl, Keilhack und Kuttner soll hervorgehen, dass die äußeren Faktoren ganz unwirksam sind, aus denen von Issakowitsch, Woltereck und Langhans, dass sie einen größeren oder geringeren Einfluss haben.

Aus meinen Untersuchungen ergibt sich, dass beide Ansichten etwas Richtiges enthalten. Bevor ich aber die Resultate bespreche, welche ich rücksichtlich des Einflusses der äußeren Bedingungen auf den Generationszyklus der Daphniden erhalten habe, muss ich ein Bild vom Ablauf eines Zyklus unter normalen Bedingungen geben. Bis jetzt hat man die Aufeinanderfolge der Parthenogenesis und der Sexualität immer mit einer bestimmten Generationenzahl verknüpft. Man hat nämlich sämtliche Tiere einer und derselben

1) Var. *Lilljeborgii*, Schödler.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Generation, was ihre Tendenz zur Sexualität betrifft, als etwas Einheitliches betrachtet. Das stimmt aber nicht mit den Tatsachen überein. Schon bei der dritten Generation, manchmal auch bei der zweiten, zeigen sich Verschiedenheiten zwischen den Tieren, die aus den ersten Geburten hervorgegangen sind und denen, die aus den späteren stammen. Die Tiere der ersten Geburten haben eine große Tendenz zur Parthenogenesis, die der späteren eine kleinere oder größere Tendenz zur Sexualität. Wenn man durch eine zweckmäßige Selektion immer die aus den ersten Würfen stammenden Tiere weiter kultiviert, kann man eine sehr große Reihe von parthenogenetischen Generationen bekommen, ohne eine Spur von Sexualität. Bei *Simocephalus* z. B. habe ich bis jetzt 17 Generationen von solchen Tieren gehabt, ohne ein Männchen oder ein Geschlechtsweibchen zu beobachten. Wenn man dagegen Tiere, die aus späteren Würfen stammen, weiter kultiviert, erhält man schon sehr frühzeitig Geschlechtstiere. Bei *Simocephalus* z. B. habe ich Geschlechtsweibchen schon in der dritten Generation gehabt, aber erst aus dem zehnten Wurf dieser Generation, während die Tiere der früheren Würfe unter denselben Bedingungen parthenogenetisch geblieben sind. Von dieser Regel muss man die aus den letzten Geburten stammenden Tiere ausnehmen, da sie immer eine große Tendenz zu Abnormitäten haben und meistens in ihren ersten Entwickelungsstadien zugrunde gehen.

Deutlicher als bei *Simocephalus* sind diese Verhältnisse bei *Moina* zu erkennen, denn dieses Tier hat die Eigentümlichkeit, verschieden gefärbte Subitaneier zu bilden. Man findet bei ihm violette, blaue und trübe Eier mit Übergängen von der einen Färbung zur anderen. Es ist nun merkwürdig, dass jede Färbung eine verschiedene Bedeutung hat. Aus den violetten Eiern entwickeln sich bei unveränderten äußeren Bedingungen fast ohne Ausnahme parthenogenetische Weibchen. Im Gegensatz dazu gehen die aus blauen Eiern stammenden Weibchen meistens zur Dauereibildung über. Die violette Färbung verrät also das Vorhandensein einer inneren Tendenz zur Parthenogenesis, die blaue einer solchen zur Sexualität. Was die Männchen betrifft, so stammen sie vor allem aus violettblauen Eiern, sie treten also nach den parthenogenetischen und vor den geschlechtlichen Weibchen auf. Die trüben Eier endlich haben eine ganz andere Bedeutung. Aus diesen kommen Tiere heraus, welche sehr häufig abnorm sind und meistens in sehr frühen Lebensstadien absterben. Die trübe Färbung zeigt also, dass die Tiere, von denen sie abstammen, erschöpft sind und ihre Lebenskraft verloren haben. Wenn man nun das Auftreten dieser verschiedenen Färbungen im Ablaufe des Zyklus verfolgt, so sieht man, dass es nicht nur vom Generationsalter, d. h. von der Zahl der Generationen, sondern auch vom Individualalter, von der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zahl nämlich der vorausgegangenen Würfe abhängig ist. In der ersten Generation sind zumeist alle Gelege violett gefärbt; in der zweiten pflegen die letzten Gelege violettblau, blau oder gar verfärbt zu sein. Mit Zunahme des Generationsalters tritt die Eiverfärbung in immer früheren Gelegen ein, bis schließlich bei der Endgeneration schon das erste Gelege die Zeichen der Degeneration erkennen lässt. Wenn man nun Tiere, die aus den rein violetten Eiern der ersten Eibildung stammen, weiter kultiviert, bekommt man, wie bei *Simocephalus*, eine große Zahl von parthenogenetischen Generationen, während bei Kulturen, die von Tieren späterer Würfe abstammen, schon bei einer früheren Generation Geschlechtstiere auftreten.

Es ist nun interessant, dass, wenn man Tiere, die aus den ersten Geburten hervorgegangen sind, weiter kultiviert, man eine so große Zahl von parthenogenetischen Generationen bekommt, wie sie in der Natur nicht vorkommen können. 17 Generationen von *Simocephalus*, wie ich sie in der Zimmertemperatur (16°) in 9 Monaten bekommen habe[2]), können nicht in der Natur vorkommen. Denn die Tümpel, in welchen *Simocephalus* lebt, frieren im Winter aus, so dass eine Kolonie sich nicht länger als 7—8 Monate am Leben erhalten kann[3]). Aber in dieser Zeit können mit einer Mitteltemperatur von 14° nicht über 12 Generationen entstehen, vorausgesetzt, dass die Nahrung immer reichlich ist. Ganz eklatant ist in dieser Hinsicht ein Beispiel von Woltereck, der *Daphnia pulex* (*obtusa*) über 1 Jahr lang in reiner parthenogenetischer Fortpflanzung erhalten hat, während Tiere derselben Art im Freien in 4 Monaten ihren Zyklus durchmachen. Woltereck will diese lange Erhaltung der Tiere und zwar in reiner Parthenogenesis als Resultat der günstigen Bedingungen — und besonders der reichlichen Nahrung — unter denen er seine Tiere kultiviert hat, erklären. So lange er aber nicht die genaue Genealogie seiner Kulturen anführt, kann man behaupten, dass es sich hier um eine unbewusste Selektion handelt[4]). Denn bei solchen, so lange dauernden Kulturen nimmt man gewöhnlich die erstgeborenen Tiere zur Anlage neuer Kulturen, sonst hätte man zu viele Zeit umsonst verloren. Jedenfalls ist aus diesem Fall so wenig der Einfluss der Nahrung bewiesen, wie aus

2) Meine Kulturen sind noch nicht erschöpft, so dass ich vielleicht noch einige Generationen erhalten werde.

3) Der Tümpel, aus welchem meine Tiere stammen, wird jedes Jahr im November künstlich ausgetrocknet.

4) Woltereck wusste schon aus Beobachtungen seines Schülers v. Scharffenberg, dass die Tendenz zur Sexualität von Wurf zu Wurf zunimmt, er scheint aber dieser Tatsache keine größere Bedeutung beigemessen zu haben, vielleicht weil er über die starke parthenogenetische Tendenz der aus den ersteren Geburten stammenden Tiere nicht unterrichtet war.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Experimenten von Langhans der Einfluss der chemischen Zusammensetzung des Wassers. Um diesen Einfluss und speziell die Einwirkung der von den Tieren selbst produzierten Stoffwechselprodukte zu beweisen, hat Langhans seine Tiere vor allem in Massenkulturen gehalten. Es ist nun selbstverständlich, dass bei solchen Kulturen Tiere nicht nur aus den ersten, sondern auch aus den späteren und letzten Würfen vorkommen also Tiere, welche sowohl eine größere Tendenz zur Sexualität als auch eine solche zur Abnormität zeigen. Bei Einzelkulturen der ersten Würfe aber ist das Vorkommen solcher Tiere, wie ich schon oben erklärt habe, fast ausgeschlossen, deshalb auch sowohl die geschlechtliche Fortpflanzung als das Auftreten von Abnormitäten viel seltener. Aus den von ihm festgestellten Tatsachen hat nun Langhans den Schluss gezogen, dass Geschlechtlichkeit und Abnormitätenbildung ein Resultat der ungünstigen äußeren Bedingungen, und zwar der im Wasser sich ansammelnden Stoffwechselprodukte der Tiere, sein soll. Und er ging noch weiter. Da er bei einer unter solchen Bedingungen gezüchteten Abnormität — der Verkürzung der Spina von *Daphnia pulex* — eine Erblichkeit feststellen konnte, ist er zu dem Schluss gekommen, dass „die spinalose *Daphnia obtusa* aus der *Daphnia pulex* nicht durch Selektion entstanden ist, sondern durch Vererbung einer infolge der Einwirkung konzentrierter Stoffwechselprodukte eingetretener Formänderung, also durch das, was man eine Vererbung erworbener Eigenschaften nennt". Nach dem oben analysierten Vorgang des Ablaufes eines Zyklus ist, meiner Meinung nach, diese Beweisführung von Langhans hinfällig.

Nach diesen notwendigen Auseinandersetzungen, die ein richtiges Bild der normal verlaufenden Vorgänge gegeben haben, kommen wir nun zur Besprechung der vielumstrittenen Frage, welchen Einfluss die äußeren Bedingungen auf den zyklischen Verlauf der Entwickelung der Daphniden haben. Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dass wir durch äußere Einwirkungen einen solchen Einfluss ausüben können, aber nicht zu jeder Zeit, sondern nur in einer begrenzten Periode. Wir können nämlich weder die kräftigen parthenogenetischen Tiere der ersten Generationen und Geburten zur Sexualität bringen, noch die erschöpften geschlechtlichen Tiere der späteren Generationen und Geburten zur Parthenogenesis zurückzuführen. Nur bei einer mittleren Periode, bei welcher die Kolonie den Übergang zwischen Parthenogenesis und Sexualität durchmacht, können wir durch äußere Einwirkung einen Einfluss zugunsten der einen oder der anderen Fortpflanzungsweise geltend machen. Betrachten wir nun zuerst den ersten Fall:

Bei den kräftigen parthenogenetischen Tieren der ersten Generationen und der ersten Geburten späterer Generationen kann man nicht durch äußere ungünstige

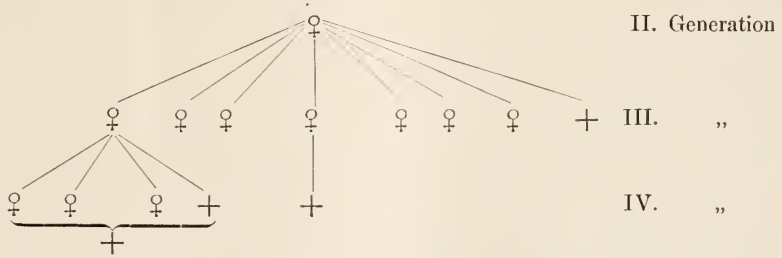
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Faktoren die Sexualität hervorbringen. Solche ungünstigen Bedingungen können, wenn sie auf mehrere Generationen wirksam sind, zu Degeneration und Absterben der Kolonie führen, aber nicht zur Sexualität. Um das zu beweisen, werde ich einige wenige Beispiele aus meinen Kulturen anführen:

I. *Simocephalus.*

A. Von einem am 7. Mai 1909 aus einem Dauerei ausgeschlüpften Tier erhielt ich am 18. Mai 1909 23 junge Weibchen von der ersten Geburt, die ich unter verschiedenen Bedingungen kultivierte. Die in der Zimmertemperatur gezüchteten Tiere haben eine große Nachkommenschaft gegeben und leben noch weiter in der 18. Generation. Die in die Kälte gebrachten Tiere konnte ich bis zum 19. November 1909, d. h. 6 Monate lang, in einer Temperatur von 5—8° halten. Das Resultat gebe ich hier in der Tab. I, in welcher die Kreuze die degenerierten Gelege bezeichnen.

Tabelle I.



Aus dieser Tabelle sieht man, dass das Stammtier achtmal nacheinander Subitaneier gebildet hat. Die Nachkommen der sieben Geburten waren alle parthenogenetische Weibchen.

In der achten Geburt, die am 15. Oktober 1909, im Alter von 5 Monaten stattgefunden hat, sind alle Embryonen bei der regelmäßigen Häutung tot abgeworfen worden. Aus den Tieren der III. Generation habe ich zwei Reihen weiter kultiviert: die eine aus der ersten Geburt, die zweite aus der vierten. Die letztere war bald ausgestorben. Das Tier der ersten Geburt hat viermal nacheinander Subitaneier gebildet. Aus diesen Eiern sind bei den drei ersten Geburten parthenogenetische Weibchen herausgekommen, während die Eier bei der vierten Eibildung im Brutraum aufgelöst worden sind. Aus den Tieren der IV. Generation habe ich nun nur eine Reihe aus der dritten Geburt weiter kultiviert; das Resultat war ein Gelege aus degenerierten, nicht entwickelungsfähigen Eiern und bald der natürliche Tod des Tieres.

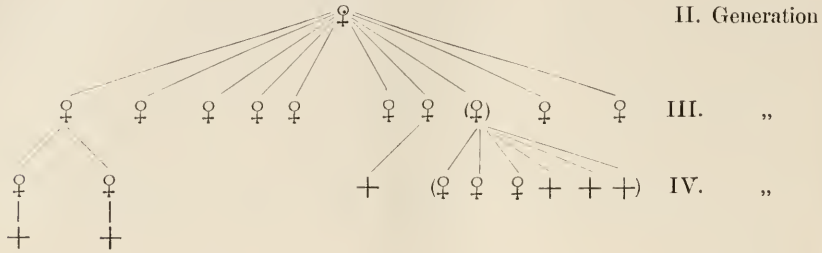
Aus diesem Beispiel geht ganz klar hervor, dass, wenn die innere Tendenz zur Parthenogenesis sehr mächtig ist, wie das bei den ersten Generationen und den aus den ersten Geburten ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

züchteten Tieren der Fall ist, man nicht durch die Einwirkung der Kälte Geschlechtsgenerationen hervorrufen kann. Das einzige Resultat, das man durch eine solche längere Einwirkung bekommt, ist die Degeneration des Stammes und das Aussterben der Kolonie.

B. Die aus derselben Geburt vom 18. Mai 1909 dem Hunger ausgesetzten Tiere der II. Generation haben das gleiche Resultat ergeben wie aus der beigegebenen Tabelle II zu entnehmen ist.

Tabelle II.



Nach einer Dauer von etwa 2 Monaten sind alle Kulturen ausgestorben, ohne ein einziges Geschlechtstier zu geben. Das Resultat war auch hier nichts mehr als eine degenerative Störung der Organisation der Tiere. Das sieht man deutlich, wenn man solche in Hungerkulturen geborenen Tiere in Futterkulturen bringt, wie ich das bei den aus der achten Geburt des Stammtieres ausgekommenen Jungen (eingeklammert) gemacht habe. Aus dieser Zucht habe ich drei degenerierte Gelege nacheinander gehabt, was mir sonst unter normalen Bedingungen äußerst selten vorgekommen ist. Dies beweist, dass die Tiere durch längere Einwirkung des Hungers in ihrer Organisation geschädigt werden.

Also weder durch Kälte noch durch Hunger kann man die Sexualität zu jeder Zeit herbeiführen. Es bleibt noch ein Faktor übrig, der von Langhans betonte Einfluss der Beschaffenheit des Wassers und vor allem der spezifischen Stoffwechselprodukte der Tiere. Um diesen Faktor zu prüfen, habe ich das Wasser zweier verschiedener Kolonien, von denen die eine in parthenogenetischer, die andere in beginnender geschlechtlicher Fortpflanzung sich befanden, umgetauscht. Die parthenogenetische Kolonie gehörte der XI. Generation an und bestand aus 93 Tieren: 24 Weibchen mit Subitaneiern, 41 unreifen Weibchen und 28 neugeborenen Tieren[5]). Die geschlechtliche Kolonie gehörte der XIII. Generation an und bestand aus 113 Tieren, von denen 12 Weibchen mit Subitaneiern, 3 Weibchen mit Ephippien, 64 unreife Weibchen und 34 neugeborene Tiere. Ich habe das Wasser am 31. Dezember 1909 um-

5) Bei *Simocephalus* konnte ich nicht vor der ersten Häutung das Geschlecht der Tiere durch die sekundären Geschlechtscharaktere mit Sicherheit unterscheiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

getauscht und habe in den nächsten Tagen die beiden Gläser sorgfältig untersucht. Am 4. Januar 1910 waren in der parthenogenetischen Kultur der XI. Generation 74 Tiere, von denen 26 Weibchen mit Subitaneiern, 25 unreife Weibchen, 23 neugeborene — also keine Spur von Sexualität. In der geschlechtlichen Kultur der XIII. Generation waren 123 Tiere, von denen 10 Weibchen mit Subitaneiern, 14 Weibchen mit Ephippien, 69 unreife Weibchen, 1 Männchen und 29 neugeborene — die Sexualität war also weiter fortgeschritten, obgleich die Tiere in neues, aus einer parthenogenetischen Kultur stammendes Wasser gebracht worden waren. Daraus ist zu schließen, dass die Beschaffenheit des Wassers nicht die Fortpflanzungsweise umändern kann[6]).

Nach diesen drei Beispielen von *Simocephalus* werde ich meine Ergebnisse bei

II. *Moina*

besprechen, da hier wegen der durch die Färbung der Eier enthüllten Tendenz der aus diesen entstandenen Tiere die Wirkung der äußeren Faktoren deutlicher hervortritt. Wie schon gesagt zeigen violette Eier eine Tendenz zur Parthenogenesis. Wenn man nun Tiere, die aus solchen Eiern entstanden sind, durch äußere ungünstige Faktoren zur Geschlechtlichkeit bringen könnte, würde man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen können, dass dieses Resultat durch die Wirkung der äußeren Einflüsse hervorgebracht worden ist. Das ist aber nicht der Fall. Sowohl im Hunger wie in der Kälte bilden solche aus violetten Eiern hervorgegangenen Tiere nur Subitaneier. Der einzige Unterschied von *Simocephalus* ist, dass hier der Prozess der Degeneration und des Aussterbens, sowie alle Lebensäußerungen, schneller verlaufen, so dass man kaum bei etwas stärkerer Einwirkung eine zweite Generation bis zur Fortpflanzungsfähigkeit züchten kann. Es ist also unmöglich, hier umfangreichere Tabellen zu geben. Die einzelnen Fälle beweisen aber so viel wie die Tabellen von *Simocephalus*, da hier die Eifärbung erlaubt, die Geschlechtstendenz der Tiere mit großer Wahrscheinlichkeit vorherzusagen.

Jedenfalls ist von allen früheren Experimentatoren bis jetzt nicht bewiesen, dass eine äußere Wirkung in jeder Zeit möglich ist Die Experimente von Issakowitsch geben keinen solchen Beweis. Issakowitsch hat in seiner Kulturmethode drei Fehler gemacht: erstens hat er nicht Dauereier selbst gezüchtet, sondern er hat Tiere, die in einem größeren Zuchtglas des Instituts ausgeschlüpft

---

6) Auch die Abnahme in der Zahl der Tiere der Kultur XI ist bei diesem Fall nicht als ein Resultat des Wasserumtausches zu betrachten, da von den zwei Kolonien die XIII. in regelmäßiger Zunahme, die XI. in Abnahme in der Zahl der Individuen noch vor jener Einwirkung begriffen war.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

waren, als Stammtiere für seine Kulturen verwandt, so dass er weder die genaue Zahl der Generationen, zu welchen seine Tiere gehören, noch die Zahl der vorausgegangenen Würfe angeben kann. Zweitens hat er nicht kräftige Tiere direkt aus dem Freien genommen, sondern solche, die in einem Zuchtglas unter unnatürlichen Bedingungen vielleicht in ihrer Organisation geschädigt waren. Und drittens hat er nicht für alle Kulturen, die er durchgeführt hat, auch Nebenkulturen unter normalen Bedingungen gehalten, um diese als Vergleichsmaterial zu verwenden, so dass man die innere Tendenz seiner Tiere nicht kontrollieren kann. Deshalb haben seine Experimente nur eine bedingte statistische Beweiskraft und bezeugen, dass die Fortpflanzungsweise der Daphniden nicht unabhängig von äußeren Faktoren ist. Aber wie groß die Wirksamkeit dieser Faktoren ist, kann man nicht aus seinen Resultaten schließen.

Nachdem wir nun den ersten Fall betrachtet haben, können wir zur Erörterung der zweiten übergehen: Wenn einmal die Tendenz zur Bildung von Männchen und Geschlechtsweibchen sehr stark geworden ist, so kann sie durch äußere Einwirkung nicht zurückgedrängt werden. Das konnte ich bei zwei Kolonien von *Moina* während der zwei letzten Generationen beobachten. Die Tiere hatten eine so starke Tendenz zur Sexualität und waren gleichzeitig so abgeschwächt, dass man auf keine Weise die Parthenogenesis zurückbringen konnte. Bei der geringsten Veränderung der Lebensbedingungen starben die Tiere ab, so dass es mir trotz aller Bemühungen nicht gelang, durch günstige Kulturbedingungen die parthenogenetische Fortpflanzung zurückzubringen und die Kolonie längere Zeit am Leben zu erhalten.

Ganz anders sind nun die Verhältnisse bei den mittleren Generationen und Geburten. Hier sind die Tiere so labil, dass wir durch Modifizierung der Kulturbedingungen einen ausschlaggebenden Einfluss ausüben können. Das kann durch einige Beispiele ersichtlich werden:

A. Aus einem Tier der III. Generation — bei einer kurzzyklischen Kolonie — habe ich von der zweiten Geburt 22 Weibchen aus violettblauen Eiern gehabt. Ich ließ 11 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur), während ich die übrigen in ein neues Glas unter höherer Temperatur (22—24°) überführte. Von den ersten bildeten 5 Subitan-, 6 Dauereier; die letzten bildeten alle Subitaneier.

B. Aus der dritten Geburt desselben Tieres habe ich 13 Weibchen aus bläulichen Eiern gehabt. Ich ließ wieder acht unter denselben Kulturbedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die anderen fünf in die Wärme und zwar zu spät, nur einen Tag vor

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Eibildung. Die ersten acht Tiere bildeten alle Dauereier, von den letzten ein Tier ein Dauerei. Die anderen vier aber Subitaneier.

C. Aus einem Tier der VII. Generation — bei einer aus einem anderen Dauerei gezüchteten stärkeren Kolonie — habe ich von der zweiten Geburt 18 Weibchen aus violettblauen Eiern gezüchtet. Ich ließ die eine Hälfte unter denselben Kulturbedingungen (Zimmertemperatur), während ich die andere Hälfte in die Kälte (8—10°) überführte. Die in der Zimmertemperatur gebliebenen Tiere bildeten alle Subitaneier, die anderen dagegen Dauereier.

D. Aus der dritten Geburt desselben Tieres habe ich 23 Weibchen aus violettblauen Eiern gehabt. Ich kultivierte 12 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die anderen 11 in die Kälte. Von den ersten bildeten sechs Dauereier, sechs Subitaneier, während die letzten alle ohne Ausnahme Dauereier gebildet haben.

Dieselben Resultate haben mir die Experimente bei *Simocephalus* gegeben. Legte ich Massenkulturen mit Ausgangstieren an, die aus einer mittleren Generation stammten, so konnte ich immer nach einigen parthenogenetischen Geburten einige wenige oder mehrere Geschlechtstiere in der Zimmertemperatur oder in der Kälte bekommen. Wenn ich aber solche Kulturen von Anfang an in die Wärme brachte oder die Nachkommen einer jeden Geburt in neuen Gläsern mit reinem Wasser und reichlicher Nahrung getrennt züchtete, konnte ich die Tiere in parthenogenetischer Fortpflanzung erhalten.

Wenn wir nun alle diese experimentellen Tatsachen zusammenfassen, so müssen wir in jedem Zyklus drei Perioden unterscheiden.

Eine erste, die Periode der Parthenogenesis, bei welcher jede Spur von sexueller Tendenz fehlt. Hierher gehören die Tiere, die aus den ersten Generationen und den ersten Geburten der mittleren Generationen stammen. In dieser Periode, die bei *Moina* durch die violette Färbung der Subitaneier charakterisiert ist, kann man nicht durch äußere Einwirkung die Sexualität herbeiführen.

Eine zweite, die Periode des Übergangs von der Parthenogenesis zur Sexualität, bei welcher die Tiere äußerst labil sind. Hierher gehören die Nachkommen der mittleren Generationen und der ersten Geburten der späteren. In dieser Periode, die bei *Moina* durch die violettblaue Färbung der Subitaneier charakterisiert ist, kann man durch Kälte einen Ausschlag nach Seite der Sexualität, durch Wärme einen Ausschlag nach der Seite der Parthenogenesis erzielen.

Endlich eine dritte, die Periode der Sexualität, bei welcher jede Tendenz zur Parthenogenesis fehlt. In dieser Periode, zu der die späteren Nachkommen der späteren Generationen gehören und die sich bei *Moina* durch die blaue oder blautrübe Färbung der Eier charakterisiert, kann man nicht durch äußere Faktoren zu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gunsten der Parthenogenesis wirken. Tiere, welche dieser Periode angehören, sind zur sexuellen Fortpflanzung unabänderlich bestimmt und gleichzeitig sehr abgeschwächt; das, was unsere Einwirkung in diesem Fall leisten kann, ist das Ende der erschöpften Kolonie zu beschleunigen.

München, den 27. Januar 1910.

Zur Biologie der Gattung Mindarus Koch.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

(Schluss).

Das Vorkommen von Generationszwischenformen bei der Gattung *Mindarus* darf uns nicht erstaunen, da bei dieser Gattung, und zwar bei beiden Arten, die parthenogenetischen Generationen in bezug auf die Art ihrer Nachkommenschaft keineswegs streng fixiert sind. Obgleich die beiden Arten normal in dem Sinne trigenetisch und trimorph sind, dass im einzigen heterogenetischen Zyklus des Jahres (von April zu April) die drei Generationen Fundatrix, Sexuparafliege und Sexuales aufeinanderfolgen, kommt es doch gar nicht selten vor, dass sowohl die Fundatrix neben Sexuparen direkt Sexuales, als auch die Sexuparafliegen neben Sexuales auch parthenogenetische Weibchen erzeugen und zwar in der Weise, dass einzelne Fundatrices und Sexuparae ausschließlich nur Sexuales oder parthenogenetische Weibchen, oder aber beide gemischte zu erzeugen vermögen. Zuchtversuche einzeln eingezwingerter Weibchen sowohl, als insbesondere Schnitte durch konserviertes Material, oder Öffnung des letzteren haben dieses Ergebnis zu einem völlig gesicherten gemacht[15]).

Durch diese Anomalien in bezug auf die Fortpflanzungsprodukte der einzelnen Generationen kann selbstverständlich der Heterogoniezyklus Modifikationen im Sinne einer Kürzung oder Verlängerung, Verminderung oder Vermehrung der Generationen erfahren. Andererseits aber erklärt sich aus diesen Vorkommnissen, dass die parthenogenetischen Generationen auch in ihren morphologischen Charakteren nicht so scharf fixiert sind und dass Übergänge zwischen den beiden parthenogenetischen Generationen leichter auftreten als in anderen Gruppen der Pflanzenläuse mit streng gesondertem Fortpflanzungscharakter.

Das Vorkommen von Generationszwischenformen, welche bald mehr der Fundatrix, bald mehr der Geflügelten ähneln, ist dadurch unserem Verständnis viel näher gerückt.

---

15) Vgl. Nüsslin, Über eine Weißtannentrieblaus (*M. abietinus* Koch). Allgem. Forst- u. Jagdzeitg. 1899, S. 210, 211, und „Zur Biologie der Gattung *Chermes*“, Biol. Centralbl. Bd. XXVIII, 1908, S. 337.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 30

Autor(en)/Author(s): Papanicolaou (Papanicolau) George Nicholas

Artikel/Article: Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. 430-440