

die das bestreiten wollten. Doch glauben wir, mit unseren Studien einen kleinen Schritt vorwärts in unserer Erkenntnis getan zu haben und hoffen vor allem auch, damit Anregung zu neuen Untersuchungen zu geben.

## Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren.

Von C. Vollmer, Leipzig.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

(Mit 4 Figuren.)

Während wir über die Entwicklung der Jungferneier verschiedener Cladoceren durch die ausführlichen Arbeiten mehrerer Forscher hinreichend unterrichtet sind, besitzen wir über die Dauereientwicklung nur von drei Seiten Angaben, und zwar eine größere Arbeit von Weismann und Ishikawa (Zool. Jahrbuch, Abteilung f. Anat. und Ontog., 4. Bd., 1889) über die ersten Furchungsvorgänge und zwei kürzere Veröffentlichungen von Häcker (Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg, 8. Bd., 1899) und von Samassa (Zool. Anz., Bd. 20, 1897) über die gesamte Entwicklung, die sich zum Teil direkt widersprechen und eine völlige Klärung der Verhältnisse nicht herbeigeführt haben. Der Grund für diese Vernachlässigung der Dauereientwicklung ist weniger in der Anschauung zu suchen, dass eine Klärung dieser Vorgänge wenig Interessantes bieten würde — wiewohl auch dies ausgesprochen worden ist —, als in den technischen Schwierigkeiten, die sich einer solchen Untersuchung entgegenstellten. Die Dauereier der Cladoceren sind bekanntlich fast alle in einen ungebildeten Teil der Schale des mütterlichen Tieres, in das Ehippium eingeschlossen und erhalten zweitens noch einen besonders wirksamen Schutz durch eine, allerdings erst in späteren Entwicklungsstadien gebildete, außerordentlich widerstandsfähige und undurchlässige Dotterhaut. Beide Schutzmittel erschweren naturgemäß die Untersuchung ungemein.

Weismann und Ishikawa haben beim Dauerei von *Moina* die ersten Furchungsvorgänge namentlich im Hinblick auf das Schicksal der „Kopulationszelle“ verfolgt, die auf Stadium 4 mit der einen der vier Furchungszellen sich vereinigt. Nach ihren Angaben verlaufen die Teilungen bis zum Stadium 16 in der Tiefe des Dotters, die Furchungskerne sind von Plasmainseln umgeben, die durch feine, den Dotter durchsetzende Plasmazüge miteinander in direkter Verbindung stehen; Zellgrenzen sind nicht nachzuweisen. Häcker gibt an, dass die weitere Entwicklung nach dem für Crustaceen bekannten, superfiziellen Typus verlaufe, es treten Rathke'sche Dotterpyramiden und ein Zentralkörper auf, die Dotterkerne werden vom Blastoderm durch radiäre Teilungen abgegeben, um sie bilden sich „Dotterbezirke“ aus. Im Dauerstadium findet

Häcker ferner konstant eine Gruppe dicht gelagerter Kerne mitten im Dotter, über deren Bedeutung und späteres Schicksal er aber nichts anzugeben vermag, da er sie auf späteren Entwicklungsstadien nicht wiedergefunden hat. Die weitere Entwicklung verläuft im wesentlichen ebenso wie bei den Jungferneiern, namentlich gehen die Dotterkerne nicht mit in die Bildung des Mitteldarmes ein, der sich aus einem mittleren Streifen des unteren Blattes bildet. Die Entstehung des unteren Blattes selbst hat Häcker nicht beobachtet. Dagegen tritt Samassa in seiner vorläufigen Mitteilung, der aber eine ausführliche Darstellung nicht gefolgt ist, für eine totale Furchung der Dauereier von *Moina* ein; die Zellgrenzen sollen von der ersten Teilung an, mit voller Deutlichkeit allerdings erst im Achtzellenstadium zu erkennen sein, sie durchsetzen den Dotter bis ins Zentrum des Eies, die ins Innere eintretenden Dotterkerne stellen vollwertige Zellen dar. Die Bildung des unteren Blattes erfolgt, wie bei den Jungferneiern anderer Cladoceren, von einer ventralen Blastozone aus durch Immigration. Was die „Binnenkerngruppen“ Häcker's sind, kann er nicht angeben, er hat weder bei *Moina* noch bei *Daphnia pulex* etwas Derartiges gesehen. Die weitere Entwicklung zeigt keine Besonderheiten. Diesen gegensätzlichen Angaben Samassa's ist im allgemeinen keine rechte Beweiskraft zugebilligt worden, wie denn auch Korschelt und Heider in der neuesten Auflage ihres Lehrbuches an der Deutung dieser Furchung als einer rein superfiziellen durchaus festhalten.

Ausgedehnte Untersuchungen, die ich am Zoologischen Institut der Universität Leipzig über die Entwicklung der Dauereier von *Daphnia* anstellte, und über die ich an anderer Stelle noch ausführlich berichten werde, lieferten neben neuen Befunden teilweise eine Bestätigung und Erklärung der früheren Angaben. Nach längeren Versuchen gelang es mir, die technischen Schwierigkeiten, über die Häcker sowohl wie Samassa klagen und die sie zu keinem völligen Abschluss ihrer Untersuchungen kommen ließen, soweit zu überwinden, dass ich mit Sicherheit auf gut orientierte Schnittserien rechnen konnte.

Die Dauereier von *Daphnia* sind von meist farblosem, aus kleinsten Kugeln bestehendem Dotter dicht erfüllt, Plasma findet sich in größerer Menge nur um den in der Mitte liegenden Furchungskern und in dem dünnen, das Ei überziehenden Keimhautblastem, natürlich durchsetzt das Plasma gleichmäßig den Dotter. Die ersten Teilungen verlaufen intravitellin, so wie es Weismann und Ishikawa für *Moina* angegeben haben, Zellgrenzen lassen sich zunächst nicht nachweisen. Die Furchungskerne rücken im Stadium 8 an die Oberfläche des Eies; im folgenden Stadium beginnen nun von der Peripherie des Eies Furchen einzuschneiden, die auf dem Stadium 32 den Dotter vollständig durchsetzen und in der Mitte des

Eies zusammenstoßen. Das Ei setzt sich also jetzt aus deutlich voneinander getrennten, pyramidenförmigen Zellen zusammen, die im Zentrum unter Bildung eines feinen Spaltraumes, offenbar eines Restes der Furchungshöhle, aneinander stoßen, die Furchung ist zu einer totalen geworden. Von einem Stadium von etwa 100 Zellen ab — die Teilungen verlaufen nicht mehr synchron, so dass ein genaues Abzählen sehr schwierig ist — treten, zunächst vereinzelt, radiäre Teilungen auf. Dadurch schnüren die Furchungszellen ihren zentralen, stark mit Dotter beladenen Teil als Dotterzelle ins Innere ab. Diese Dotterzellbildung erfolgt nach und nach in sämtlichen Furchungszellen, während gleichzeitig sowohl in den bereits abgeschnürten Dotterzellen als in den Blastodermzellen mitotische Teilungen nachzuweisen sind. Die radiären Teilungen

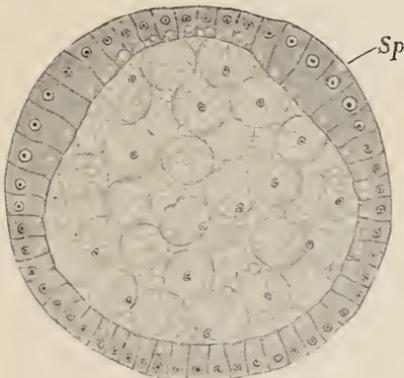


Abb. 1.

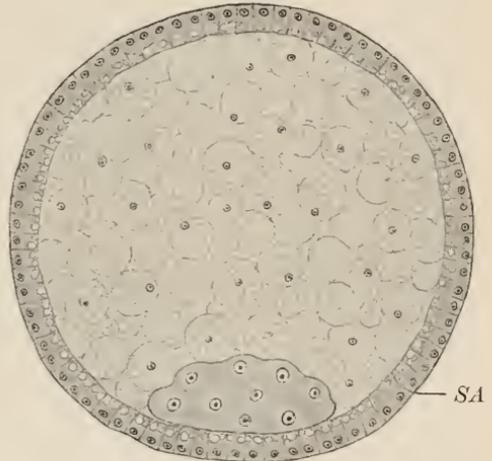


Abb. 2.

hören später auf, während sich beide Zellarten für sich weiter teilen. Bis dahin hat unter den Blastodermzellen noch nicht die geringste Differenzierung stattgefunden. Dies lässt sich allerdings nur auf Schnittserien nachweisen, denn einer genauen Untersuchung der Eier „in toto“ stellen sich infolge des hohen Dottergehaltes und der Undurchlässigkeit der Dotterhaut für Farbstoffe außerordentliche Schwierigkeiten entgegen. Wenn der Keim nun schon sicher über 200 Blastodermzellen enthält, beginnen an einer bestimmten Stelle des Blastoderms, etwa ein Drittel der gesamten Eilänge von dem einen Pole entfernt, etwa 8—10 Zellen ins Innere einzuwandern. Sie resorbieren dabei stark den in ihnen enthaltenen Dotter — im Gegensatz zu den übrigen Blastodermzellen —, vermehren sich und liegen später an derselben Stelle als eine Gruppe von 50—60 dotterfreien, dichtgedrängten Zellen dem Blastoderm von Innen an, ihre Kerne, die während des Ein-

wanderns noch keine Veränderung zeigten, beginnen sich jetzt zu vergrößern. Bald darauf, und zwar spätestens 2 Tage nach dem Übertritt der beiden Dauereier in den Brutraum, erfolgt die Ablage des Ehippiums, die Eier haben damit das Dauerstadium erreicht.

Die Abbildungen 1 und 2 stellen Querschnitte durch ein ruhendes Ei von *Daphniapulex* dar, der erste Schnitt ist in der Nähe des späteren Kopfendes, der zweite etwa um ein Drittel der Gesamtlänge vom anderen Pole entfernt durch das Ei geführt. Die Abbildungen gelten aber, wie die vorhergehenden Angaben, ebensogut für die Dauereier von *Daphnia magna* und *D. longispina*. Wir sehen, dass ein aus hohen, zylindrischen Zellen gebildetes Blastoderm das von den Dotterzellen erfüllte Innere des Eies umgibt. Die äußeren Zellen enthalten nur in ihrer zentralen Hälfte noch Dotter, während die Dotterzellen stark damit ausgefüllt sind, nur um den kleinen, oft exzentrisch liegenden Kern finden sich Spuren von Zellplasma. Die Dotterzellen haben sich kugelig abgerundet. Auf dem ersten Schnitt treffen wir eine Differenzierung innerhalb des Blastoderms, an zwei zur Mittellinie symmetrischen Stellen sind die Zellen etwas vergrößert, offenbar auf Kosten ihres Dottergehaltes, denn dieser ist stark gesunken, die Kerne zeigen größere Nukleolen. Das ist die paarige Anlage des Oberschlundganglions oder wie sie meist genannt wird, die Scheitelplattenanlage. Auf dem zweiten Schnitt endlich ist im Innern und zwar auf der den Scheitelplatten gegenüberliegenden Seite die Gruppe von Zellen geschnitten, deren Bildung oben beschrieben wurde und die offenbar mit Häcker's Binnenkerngruppe identisch ist. Sie verdient unser besonderes Interesse, sie stellt nämlich nichts anderes dar als die frühzeitig auftretenden Genitalanlagen. Ich habe im Laufe der weiteren Entwicklung mit voller Sicherheit das Schicksal dieser Zellen bis zur Bildung der Keimdrüsen des ausgebildeten Tieres verfolgen können. Es muss erwähnt werden, dass Häcker auf die Möglichkeit einer solchen Deutung hingewiesen hatte, er selbst dachte allerdings eher an einen genetischen Zusammenhang dieser Gruppe mit den Dotterzellen.

Nach einer kürzeren oder längeren Ruhezeit setzt unter gewissen Bedingungen, auf die ich zum Schluss noch zu sprechen komme, die weitere Entwicklung ein, und zwar zunächst mit einer erhöhten Resorption des Dotters sowohl in den Blastoderm- wie in den Dotterzellen. Es folgt sofort die Bildung des unteren Blattes und zwar durch Immigration von einer ventralen, etwas vor der Gruppe der Urgeschlechtszellen liegenden Blastozone aus. Dieses untere Blatt wächst heran und breitet sich schließlich dicht unterhalb des Blastoderms über die ganze Ventralseite aus, die zunächst noch einheitliche Genitalanlage liegt ihm dicht auf. Kurz nachdem die äußere Gliederung des Embryos mit der Bildung der zweiten

Antennen eingesetzt hat, und während sich der Mitteldarm aus dem unteren Blatt zu differenzieren beginnt, flacht sich die Gruppe der Urgeschlechtszellen ab, später teilt sie sich, indem sie zunächst hantelförmige Gestalt annimmt (Abb. 3), schließlich rücken die

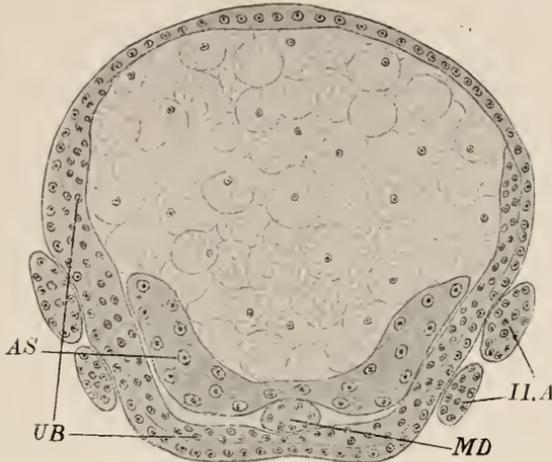


Abb. 3.

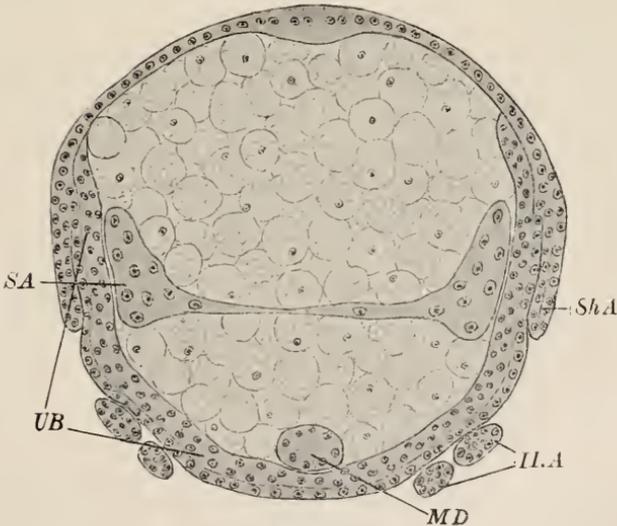


Abb. 4.

Hälften seitlich auseinander und etwas an der Seite des Embryos empor, dessen äußere Gliederung dann schon bis zur Bildung der Schale fortgeschritten ist (Abb. 4). Während dieser Teilung nehmen die Zellen immer mehr den Charakter von Genitalelementen an, die Kerne werden größer und das Plasma erhält eine äußerst gleich-

mäßige, feinkörnige Struktur; die Anlagen haben dann nur noch eine Längsstreckung zu erfahren, um die Größe und Lage der Ovarien des ausgebildeten Tieres zu erhalten. Die nähere Untersuchung der Schnittserien ergibt, dass in der Bildung der Gliedmaßen, der Schale u. s. w. keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den entsprechenden Vorgängen beim Jungfernei bestehen, der Mitteldarm steht auch hier, wie schon Abb. 3 und 4 erkennen lassen, außer jeder Beziehung zu den Dotterzellen, deren Übergang ins Mesoderm sich nachweisen lässt.

Die vorstehenden Befunde lassen es zunächst als höchst wahrscheinlich erscheinen, dass auch bei *Moina* ähnliche Verhältnisse vorliegen, indem die widersprechenden Angaben von Häcker und Samassa ohne Schwierigkeit auf die mittlere Linie einer anfangs superfiziellen, später totalen Furchung sich einigen lassen. Dann gewinnt aber die Tatsache, dass die befruchtungsbedürftigen, also in ihrer Entwicklungsweise noch ursprünglicheren Dauereier der Cladoceren trotz ihres außerordentlichen Dotterreichtums in ihrer Furchung sich vielmehr dem totalen Typus nähern, als die parthenogenetisch sich entwickelnden Jungferneier mit ihrer viel geringeren Dottermenge, eine erhöhte Bedeutung für die Stammesgeschichte der Phyllopoden, besonders im Hinblick auf die totale Furchung der Branchiopoden.

Die eigenartige und bis jetzt wohl noch nicht beobachtete Art und Weise der Dotterzellbildung dürfte vielleicht geeignet sein, auf die Dotterzellbildung bei Crustaceen und Insekten im allgemeinen ein neues Licht zu werfen.

Endlich beansprucht die frühe Ausbildung der Scheitelplattenanlagen und namentlich der Genitalanlage trotz des außerordentlichen Dotterreichtums ein hohes Interesse, namentlich im Hinblick darauf, dass bei den Jungferneiern der Cladoceren der determinative Furchungstypus nicht nur auf *Moina* beschränkt ist, wie die neuen und hochinteressanten Befunde Kühn's (Zool. Anz., 38. Bd., 1911) an *Polyphemus* beweisen. Die hohe Entwicklungsstufe des Dauerstadiums ist aber auch noch in biologischer Hinsicht merkwürdig, und darauf sei zum Schluss noch in Zusammenhang mit anderen biologischen Fragen kurz eingegangen.

Die Furchung setzt sofort nach dem Übertritt der Eier in das Ephippium ein. Dieser Vorgang läuft ab, bis ein recht hoch differenziertes Stadium erreicht ist, das man kaum noch, wie es bisher geschah, als Blastula bezeichnen kann, das sogen. Dauerstadium. Damit sistiert zunächst die äußerlich sichtbare Entwicklung. Es finden aber im Innern doch noch — neben geringen chemischen Umsetzungen, wie sie in jedem lebenden Körper statthaben müssen — ganz bestimmte progressive Veränderungen statt, die den Dotter

betreffen. Gegen Ende der Ruhezeit enthalten nämlich die Zellen des Blastoderms weniger Dotterkugeln als zu Anfang, es hat eine, wenn auch geringe Resorption des Dotters stattgefunden. — Die Eier lassen sich nun erst nach einer gewissen Zeit zur Entwicklung anregen, die für einzelne Arten verschieden ist; sie beträgt für *Hyalodaphnia* 1 Monat, für *Daphnia pulex*<sup>1)</sup> höchstens 10 Tage, vielleicht auch weniger, und die Eier von *Daphnia magna* setzen nach persönlicher Mitteilung Dr. von Scharfenberg's nach kurzer Zeit ohne Austrocknen ihre Entwicklung fort. Es scheinen sich also Seen- und Tümpelbewohner bezüglich der notwendigen Dauer der Ruhezeit verschieden zu verhalten. Nach dieser Zeit lassen sich Eier, die getrocknet, gefroren oder wenigstens längere Zeit im kalten Wasser (3°) gewesen sind, durch Überführen in wärmeres Wasser (15°) zur weiteren Entwicklung anregen. Wiederholtes Einfrieren vergrößert die Zahl der schlüpfenden Tiere nicht, ebenso wenig wie höhere Temperatur, diese erhöht nach meiner Beobachtung nur die Geschwindigkeit des Entwicklungsverlaufs. Die Zahl der sich entwickelnden Eier ist zunächst gering, sie betrug bei *Daphnia pulex* am 6. November 2%, sie steigt aber, je länger die Ruheperiode anhält, von demselben Material schlüpften am 15. Januar 10% nach 5 Tagen, am 11. März 30% nach 4 Tagen. Wie im letzten Versuch die Untersuchung ergab, waren noch 50% ungeändert auf dem Dauerstadium verblieben, 10% standen mitten in der Entwicklung, 10% waren tot<sup>2)</sup>. — Die Dauereier der Cladoceren entwickeln sich aber auch ohne Austrocknen und Einfrieren bei dauerndem Halten in Wasser von 10°, nur nach entsprechend längerer Ruhezeit („Minimum der Latenzperiode“ Weismann's!). Weismann fand, dass einzelne Eier von *Moina* sich nach 10 Tagen, von *Daphnia pulex* nach 18 Tagen entwickeln können, bei *Hyalodaphnia* ist das nach persönlicher Mitteilung Prof. Woltereck's nach 2 Monaten möglich.

Aus all diesem scheint hervorzugehen, dass wir es im Mechanismus dieser Entwicklungserregung mit einem zeitlichen Vorgang zu tun haben, der in den Dauereiern mit einer gewissen Geschwindigkeit abläuft, die allerdings nicht in allen Eiern den

1) Die Eier stammten alle aus einem Tümpel, in dem sich eine starke, in Dauereibildung befindliche Population von *Daphnia pulex* befand, man könnte vielleicht einwenden, dass die wenigen, sich entwickelnden Eier — etwa 2% — älter gewesen seien. Ich glaube aber nicht, dass ein Altersunterschied von über einem Tag besteht; ich fischte die Ehippien nämlich nur von der freien Oberfläche des Wassers, abgelegte Ehippien aber werden in solch kleinem Tümpel sicher schon innerhalb 24 Stunden an das Ufer getrieben.

2) Dies verschiedene Verhalten der Eier erschwerte namentlich auch das Auffinden gewisser Entwicklungsstadien — wie die Bildung des unteren Blattes und die Teilung der Genitalanlagen —, die offenbar sehr schnell durchlaufen werden und von außen nicht oder nur schwer zu erkennen sind.

gleichen Maximalwert erreicht. Diese Geschwindigkeit kann sekundär durch äußere Einwirkungen, wie Auftauen, Anfeuchten oder Erwärmen beschleunigt werden. — Man könnte hier vielleicht an chemische, innerhalb einer gewissen Zeit ablaufende Prozesse denken, auf deren Bedeutung für Lebensvorgänge zyklischer Art Wolter-*eck* in letzter Zeit (*Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, IV, 1911) an demselben Objekt hingewiesen hat. Er verwendet diese Reaktionszeiten einerseits zur Erklärung seiner Resultate über periodischen Geschlechtswechsel, andererseits zur Erklärung der Beobachtung, dass aus überständigen Dauereiern Weibchen mit stark veränderter sexueller Tendenz — verfrühter Sexualität — hervorgehen. Dasselbe Resultat ergab sich durch Warmhaltung der Ephippien schon viel früher.

Beide Erscheinungen, die allmähliche Veränderung der Sexualtendenz im ruhenden Dauerei sowohl, als die experimentelle Beeinflussung dieser Tendenz, werden vielleicht dadurch etwas verständlicher, dass, wie ich nachwies, im Dauerei bereits die differenzierten Urkeimzellen enthalten sind. Die Beeinflussung der Urkeimzellen könnte etwa in Parallele gesetzt werden mit den Resultaten experimenteller Untersuchung bei Insekten, so namentlich von *Tower*, der durch äußere Einwirkung auf die reifenden Keimzellen seiner Käfer eine Nachwirkung im Farbkleide der folgenden Generation erzielte. Auch bei der nachwirkenden Beeinflussung (Präinduktion) der Schmetterlingsfärbung, wie wir sie durch *Stan d fu ß*, *Fischer* u. a. kennen, dürfte es sich um ähnliche Veränderungen in den ruhenden Keimzellen des Puppenstadiums handeln.

Die weitere Entwicklung der Cladoceren setzt mit erhöhter Dotterresorption, also mit Assimilationsvorgängen ein, es folgt dann sehr schnell, innerhalb eines Tages, die Bildung des unteren Blattes. Die gesamte Entwicklung nach der Ruhezeit dauert normal etwa 5 Tage, das gibt mit den 2 Tagen vor der Ablage des Ephippiums 7 Tage sichtbarer Entwicklung, der eine relative Ruhe von 3—6 Monaten, eventuell sogar noch mehr, gegenüberstehen kann.

Leipzig, im November 1911.

---

### Brehm's Tierleben.

4. Auflage, herausgegeben von O. zur Strassen. Bd 7. Die Vögel, 2. Teil. Gr. 8°. 492 Seiten, 50 Tafeln, 83 Abbildungen im Text. Leipzig 1911. Bibliographisches Institut.

Dem in Nr. 21 des Jahrgangs XXXI angezeigten Bande ist der 7. Band (der Vögel 2. Teil) schnell gefolgt. Er umfasst die Ordnungen Steißhühner, Hühnervögel, Kranichvögel, Regenpfeifer-*vögel*, Kuckucksvögel. Was vom früheren Bande gesagt worden

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Vollmer Conrad

Artikel/Article: [Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren. 119-126](#)