

von *Utr. intermedia*) oder neuerdings sehr in Frage gestellte Auffassungen mitgeteilt werden (wie die über Ameisenpflanzen p. 121) ist bei einem Werke, das einen so großen Stoff behandelt, kaum zu vermeiden.

Eine etwas eingehendere Besprechung hätten wohl die „Pflropfhybriden“ (p. 206) verdient, zumal sie ja nach verschiedenen Richtungen hin von großem Interesse sind.

Der dritte Abschnitt gibt eine allgemeine Pflanzengeographie, der vierte bespricht die Entwicklung der Pflanzenwelt (Evolution, Abstammungs-, Deszendenzlehre). Hier wäre eine schärfere Unterscheidung dessen, was man unter „Variation“ versteht, wohl erwünscht gewesen, der nicht sachkundige Leser wird die Verschiedenheit von Polymorphismus und fluktuierender Variation, sowie die der Linné'schen Sammel- und der „Elementar“-Arten wohl kaum der Darstellung entnehmen können.

Ein Anhang schildert die historische Entwicklung der Botanik. Überblickt man den hier nur flüchtig skizzierten Inhalt des Buches, das mit der bekannten Klarheit und Prägnanz des Verfassers geschrieben ist, so kann man sagen: es enthält gerade das, was den üblichen botanischen Lehrbüchern am meisten fehlt. Dadurch ist es für die, welche sich über die wichtigen darin behandelten Probleme orientieren wollen, ein sehr wertvolles Hilfsmittel. Für den Fachbotaniker ist es namentlich auch dadurch von Interesse, weil er daraus die Stellung eines Forschers wie Wiesner zu den wichtigsten Problemen der Biologie in Kürze kennen lernen kann.

K. Goebel.

Das Problem der Temporal- und Lokalvariation der Cladoceren.

Von Dr. Karl Gruber (München).

Die Erscheinung der Temporal- und Lokalvariation der Cladoceren ist heute eine allgemein anerkannte Tatsache, welche für die Systematik die Folge zeitigte, dass die früher fast unübersehbare Fülle der Arten und Varietäten, so z. B. bei *Daphnia* und *Bosmina*, sich auf eine geringe Zahl reduzierte, während man in den verschiedenen Standortsvarietäten derselben Art fest fixierte Rassen oder Elementararten zu erkennen glaubte. Dennoch ist das Problem bis heute noch nicht restlos geklärt, indem vor allem in der Beantwortung zweier großer Fragen die Meinungen der Forscher immer noch sehr auseinander gehen. Die erste Frage liegt auf physikalisch-biologischem Gebiet und würde etwa lauten: durch welche Eigenschaften des Milieus (Standort) werden die lokalen Unterschiede in der Körperform, insbesondere der Fortsatzbildung der Cladoceren bedingt, auf welchen physikalischen und biologischen Vorgängen beruhen ferner in ein und demselben Standort die im Laufe der Jahreszeit am Körper der Cladoceren sich vollziehenden

Veränderungen und welche Bedeutung haben endlich diese variierenden Bildungen für ihre Träger?

Die zweite Frage ist eng mit dem Artbildungsproblem verknüpft und lautet etwa: auf welche Weise sind die temporalen und lokalen Variationen der Cladoceren entstanden, ist es allein der direkte Milieueinfluss, der das Auftreten der abweichenden Formen im Laufe der Jahreszeiten hervorruft, der in den verschiedenen Standorten bestimmt charakterisierte Rassen schuf und noch schafft, oder aber müssen wir der Mutation in dieser Richtung eine bedeutungsvolle Rolle zuschreiben, oder gibt uns schließlich das Selektionsprinzip den Schlüssel zur Erklärung dieser Erscheinungen? Als Vorfrage wäre dabei noch zu beantworten, ob es sich erstens bei den Lokalrassen um wirklich fest fixierte Elementararten handelt, die nicht ohne weiteres ineinander übergeführt werden können und zweitens, ob auch die charakteristischen Stadien der Temporalvariation einer Rasse nicht in jedem Lebenszyklus neu hervorgerufen werden, sondern ähnlich, wie wir es bei der Neigung zur Sexualität nach der alten Ansicht von Weismann¹⁾ und ihrer prinzipiellen Bestätigung durch Papanicolau²⁾, Woltereck³⁾ und von Scharfenberg⁴⁾ sehen, an bestimmte Generationen und Würfe gebunden sind. Die beiden, in den zwei Hauptfragen enthaltenen, an sich verschiedenen Probleme hängen eng zusammen, eine Lösung des zweiten ist ohne vorherige Klärung des ersten kaum denkbar. Aus diesem Grund sucht auch Woltereck⁵⁾ in seiner letzten Arbeit, mit der wir uns hier noch eingehend beschäftigen müssen, durch eine enge Verknüpfung beider Fragen eine Deutung für das Gesamtproblem zu geben.

Die Erscheinung der Temporalvariation hat, in Form einzelner Fälle schon seit längerer Zeit bekannt, ihre erste gründliche Bearbeitung durch die umfassenden limnologischen Untersuchungen Wesenberg-Lund's⁶⁾ erfahren. Der dänische Forscher wies in seinen vergleichenden Studien über das Plankton der baltischen Seen nach, dass die pelagischen Organismen — neben den Cladoceren auch Peridineen und Rotatorien — im Sommer eine andere

1) A. Weismann: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 27—33, 1876—1879.

2) Papanicolau: Experiment. Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Centralbl., 1910.

3) R. Woltereck: Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, Bd. IV, 1911.

4) v. Scharfenberg: Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*. Internat. Revue, Biol. Suppl., 1910.

5) Woltereck: Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. „Schwebefortsätze“ pelag. Cladoceren. Zoologica, H. 67, 1913.

6) Wesenberg-Lund: Plankton-Investigations of the Danish lakes. Kopenhagen 1904, 1908.

Körperausbildung aufweisen als im Winter. So zeigen, um Kardinalbeispiele zu wählen, bekanntlich verschiedene *Daphnia*-Arten (z. B. *Hyalodaphnia cucullata*) in der wärmeren Jahreszeit höhere Helme und eine längere Spina gegenüber den niedrigköpfigen, mit kurzer Spina versehenen Formen der kälteren Monate, während man bei den Bosminen — mit wenigen auffallenden Ausnahmen — im Sommer sehr stark verlängerte I. Antennen (Hörner) und hohe Rücken findet. Diese Erscheinungen führt Wesenberg-Lund auf die physikalischen Veränderungen des Seewassers im Laufe der Jahreszeiten zurück und kommt dabei zu der unter dem Namen „Schwebetheorie“ des Planktons bekannt gewordenen Erklärung, dass die Umbildungen des Körpers den Formwiderstand der Individuen erhöhen sollen und zwar aus folgendem Grund: Die Temperaturverschiebungen in den Seen bedingen regelmäßige Änderungen der Viskosität (Zähigkeit) und des spezifischen Gewichts des Wassers in dem Sinne, dass bei der Erwärmung des Wassers Viskosität und spezifisches Gewicht ganz bedeutend abnehmen. Betrachtet man nun das Schweben der pelagischen Organismen als ein Sinken mit minimaler Geschwindigkeit, so muss natürlich im wärmeren Wasser die Sinkgeschwindigkeit der Individuen bedeutend zunehmen, wenn ihr nicht durch Erhöhung des Form- oder Querschnittwiderstandes entgegengearbeitet wird. Solche Mittel zur Erhöhung des Formwiderstandes sind in den Helmen, Dornen, Antennen, Hörnern, in den Rauigkeiten der Schale, der Volumverminderung u. s. w. der Cladoceren und anderen pelagischen Organismen zu erblicken. Diese Temporalvariationen vollziehen sich während einer außerordentlich kurzen Periode (ca. 3 Wochen) im Frühsommer, nämlich dann, wenn die rasch ansteigende Temperatur des Wassers 12—16° erreicht hat. Auch die Lokalvariationen sind von den, die Sinkgeschwindigkeit der Organismen beeinflussenden physikalischen Verhältnissen des Wassers bedingt, beschränken sich jedoch ausschließlich auf das Sommerhalbjahr — im Winter zeigen alle Lokalrassen einer Art das gleiche Aussehen.

Mit dieser, hier kurz skizzierten, auf den ersten Blick außerordentlich plausiblen Deutung lassen sich auch die Befunde anderer Autoren an verwandten Objekten schön in Einklang bringen, so die bekannten Untersuchungen Lauterborn's⁷⁾ über die bestimmt gerichteten Variationsreihen von *Anuraea cochlearis*, die sich mit Beginn der wärmeren Jahreszeit aus einer Stammart differenzieren.

Nicht so günstig wie die Untersuchungen im Freien sind die auf experimentellem Wege zur Beantwortung des Problems gewonnenen Resultate für die Schwebetheorie, da eine Reihe wider-

7) Lauterborn: Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. I. u. II. Verhandl. des Naturhist. Mediz. Vereins zu Heidelberg, 1900 u. 1903.

sprechender Ergebnisse gezeitigt wurde. Allerdings sind sicherlich die im Laboratorium erhaltenen Befunde vielfach überschätzt worden in ihrer Bedeutung für die Erklärung von Temporal- und Lokalvariation. Gerade hier, wo es sich doch um Anpassungen an einen Komplex physikalisch-chemisch-biologischer Bedingungen (= Milieu) handelt, ist es außerordentlich schwer, experimentell einwandfrei vorzugehen. Wenn wir die Reaktion einzelner Formen auf eine bestimmte Kategorie von Einflüssen — z. B. Temperatur — hin prüfen, so suchen wir damit ausschließlich einen kleinen Teil des in der Natur vorhandenen gesamten Milieueinflusses zu kopieren. Wenn wir dann nach einer bestimmten Richtung hin einen Ausschlag bekommen, z. B. Steigerung der Helmhöhe, so haben wir nachgewiesen, dass unsere Versuchstiere auf eine bestimmte Änderung der von uns im Laboratorium geschaffenen Außeneinflüsse in charakteristischer Weise reagieren, wir dürfen aber keinesfalls die von uns angewandten Einflüsse denen der Natur gleichsetzen, auch wenn wir äußerlich ähnliche Wirkungen, z. B. Steigerung der Helmhöhe, erzielen. Durch die Überpflanzung in das Laboratorium sind die Individuen von vornherein schon in abnorme Bedingungen gebracht worden, sie wurden dabei den Milieueinflüssen ihres Standortes, an die sie sich durch eine unberechenbare Reihe von Generationen angepasst hatten, entzogen. Dass die Experimente für unser biologisches Problem dadurch an Beweiskraft verlieren, ist nicht zu leugnen. Als erster hat bekanntlich Wo. Ostwald⁸⁾ die Frage experimentell bearbeitet im Anschluss an seine wichtige Arbeit über die Theorie des Planktons⁹⁾, in der er die Wirkung der Temperaturschwankung auf die „Innere Reibung“ des Wassers nachwies: Herabsetzung der „Inneren Reibung“ bei Temperatursteigerung. Da er nun in seinen Laboratoriumsversuchen bei Wärme hochköpfige, bei Kälte niedrigköpfige Daphnien erzielen konnte, so zog er den Schluss, dass die durch Erwärmung des Wassers hervorgerufene Herabsetzung der inneren Reibung die Tiere zwingt, die dadurch erhöhte Sinkgeschwindigkeit durch Vermehrung des Form- oder Reibungswiderstandes zu kompensieren. Im Prinzip ist das eine Bestätigung der Schwebetheorie Wesenberg-Lund's. Ostwald spricht dabei direkt von Temperaturvariationen, die er den Temperaturaberrationen bei Schmetterlingen (Weismann, Standfuß) vergleicht. Bei kritischer Betrachtung verlieren die Ostwald'schen Resultate an Bedeutung, da er mit relativ rohen Mitteln arbeitete, so vor allem der sachgemäßen Ernährung seiner Objekte zu wenig Beachtung schenkte; er fütterte seine Daphnien mit zerriebenem Algenmaterial, sicherlich keine sehr rationelle

8) Wo. Ostwald: Experimentelle Untersuchungen über den Saisondimorphismus der Daphniden. Arch. f. Entw.-Mechanik, Bd. VIII, 1904.

9) Wo. Ostwald: Zur Theorie des Planktons. Biol. Centralbl., 1902.

Nahrung, wie mannigfache Degenerationen in seinen Kulturen zeigen. Woltereck¹⁰⁾ prüfte dann an Hand eines sehr großen Materials die Ostwald'schen Resultate nach, wobei er einheitlich günstiges Nährmaterial — Chlorella-Reinkultur — verwendete. Wenn auch einerseits seine Versuche zur Widerlegung der Bedeutung der inneren Reibung — Züchtung von Daphnien in Quittenschleim ohne Einfluss auf die Helmhöhe — m. E. keinen Gegenbeweis erbringen, da die Bedingungen zu abnormal gewählt waren und wohl auch zu wenig Generationen verwendet wurden, so sind dagegen die Resultate aus den Kulturen mit Verschiebung der Ernährungsintensität sehr interessant. Er konnte an sich niedrigköpfige Daphnien durch starke Fütterung in hochköpfige überführen, und zwar auch dann, wenn die Tiere in kühlem Medium belassen wurden, während andererseits bei schlechter Ernährung trotz hoher Temperatur keine hohen Helme gebildet wurden. Die große Bedeutung der Ernährung für die in der Temporal- und Lokalvariation von *Daphnia* sich dokumentierende geringe oder bedeutende Ausbildung der Helmhöhe ist dadurch einwandfrei bewiesen. In der Ernährung jedoch auf Grund der an *Daphnia* erhaltenen Resultate den Hauptfaktor für die Variation der Cladoceren überhaupt zu sehen, geht sicher zu weit und Woltereck selbst hat in seiner neuesten Arbeit seine frühere diesbezügliche Ansicht eingeschränkt und modifiziert. Eben- sowenig wie in den Experimenten Woltereck's kann ich in den Ausführungen Dieffenbach's und Sachse's¹¹⁾ bei ihren experimentell- biologischen Studien an Rotatorien eine einwandfreie Widerlegung der Schwebetheorie sehen. Die beiden letzteren Autoren legen ebenfalls das Hauptmoment für die Variation von Körpergröße und -form in die Ernährung unter besonderer Betonung der Bedeutung des Zentrifugenplanktons und unter gleichzeitiger Verwendung desselben für die Fütterung der Versuchsindividuen. Sie leugnen sowohl die Wirkung der Tragfähigkeit des Wassers, indem nach ihrer Ansicht die Temperatur nur die einzelnen Komponenten der Nahrung, des Zentrifugenplanktons beeinflusst, wie die, auch von Krätschmar¹²⁾, vertretene Ansicht, dass die Veränderung des Körpers und seiner Fortsätze im Entwicklungsgang der einzelnen Formen begründet sei, ein Punkt, auf den wir unten noch näher eingehen müssen und in dem ich auf Grund eigener, beweisender Versuche einen Dieffenbach entgegengesetzten Standpunkt einnehmen muss.

10) Woltereck: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung etc. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1909.

11) Dieffenbach und Sachse: Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biolog. Suppl. III, H. 2, 1912.

12) Krätschmar: Über den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* Ehrbg. Internat. Revue etc., Bd. I, 1908.

Für die Schwebetheorie dagegen spricht Jörgensen¹³⁾ an Hand von Studien über Ceratien, indem er sich im Prinzip Ostwald, allerdings unter gewisser Modifizierung der von diesem Forscher aufgestellten Formeln anschließt, während Krause¹⁴⁾ ebenfalls auf Grund von Befunden an Ceratien nicht alle die Formausbildung bedingenden biologischen Reaktionen der Viskosität, die ihrerseits nicht allein durch Temperatur, sondern auch durch suspendierte Stoffe beeinflusst wird, auf Rechnung setzt. Behning¹⁵⁾ wiederum postuliert für die Lokalvariation der Phyllopodenextremität als Grund alles, was man unter Milieueinflüssen versteht. Wie man aus dieser kurzen Übersicht über die Ansichten der mit unserem Problem sich beschäftigenden Autoren ersieht, gehen die Meinungen stark auseinander, und mit Recht betont Wesenberg-Lund¹⁶⁾ in seiner letzten, gemeinsam mit Brönstedt geschaffenen Arbeit, dass von einer Widerlegung der Schwebetheorie keine Rede sein könne, er glaubt im Gegenteil neue Beweise erhalten zu haben. Ausgedehnte Untersuchungen in den dänischen Seen zeigen, dass die rascheste Entfaltung der Temporalvariationen sich in dem Zeitintervall findet, wo das größte Stück der Jahresamplitude der Temperatur in der kürzesten Zeit zurückgelegt wird. Dabei ist die Tragkraft des Wassers (abhängig von Viskosität und spezifischem Gewicht) bei 14—16° C. (1.—15. Mai) viel geringer als bei 10—12° C. (1.—15. Mai). Außerdem stimmt mit der von einigen Forschern postulierten Hauptrolle der Ernährung die Erscheinung nicht überein, dass einzelne Formen, die im Sommer hohe Helme bilden, dabei ihr Körpervolumen reduzieren. Meine eigenen, an der durch Stürnhorn und Mueronen ausgezeichneten *Scapholeberis mucronata* ausgeführten Untersuchungen¹⁷⁾ sprechen ebenfalls gegen eine einseitige Betonung der Temperatur wie der Ernährung. Weder konnte durch erhöhte Temperatur bei gleichzeitiger guter Ernährung eine Verlängerung von Stürnhorn und Mueronen erzielt werden, noch war intensive Unterernährung imstande, trotz Reduktion der Körperfortsätze die an diesen sich abspielende Temporalvariation ganz aufzuheben, indem auch in den Hungerkulturen im Sommer längere Mueronen gebildet wurden als im Frühling. Wie Woltereck¹⁸⁾ sehr einleuchtend ausführt, ist die Ausbildung der Körperfortsätze

13) Jörgensen: Die Ceratien. Internat. Revue, Biolog. Suppl., II. Serie, 1911.

14) Krause: Formveränderung bei *Ceratium hirundinella* etc. Internat. Revue, Biolog. Suppl. III, 1911.

15) Behning: Studien über die vergl. Morphologie etc. der Phyllopodenextremitäten. Internat. Revue, Biolog. Suppl., IV. Serie, H. 1, 1912.

16) Brönstedt und Wesenberg-Lund: Chemisch-physikalische Untersuchungen der dän. Gewässer. Internat. Revue, 1912.

17) K. Gruber: Studien an *Scapholeberis mucronata* O. F. M. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 9, H. 4, 1913.

18) Woltereck: l. cit., S. 456.

in der Entwicklung der Cladocerenindividuen eine Funktion des im Körper herrschenden Blutdrucks, dieser aber von der Assimilationsintensität abhängig. Durch Überassimilation bei Mästung können bei Daphniden Helmhöhen erzielt werden, die denen bestimmter Temporalvariationen oder Lokalrassen gleichen, aber hier wohl auf anderem Weg erzeugt wurden, während bei Unterernährung und minimaler Assimilation der Blutdruck auch bei an sich hochköpfigen Rassen nicht ausreicht, die Helme auszubilden. Aus diesem Grund verlieren auch meine Hungerformen von *Scapholeberis* ihr Horn und bilden ihre Mucronen zurück. Trotz dieser intensiven Reduktion aber kommt, wie erwähnt, die typische Temporalvariation an den Mucronen dennoch zum Ausdruck und zwar deshalb, weil diese erblich fixiert ist. Doch damit berühren wir schon den zweiten Teil des Problems, vor dessen Inangriffnahme wir noch die durch Woltereck) geschaffene neue Auffassung der „Schwebefortsätze“ kennen lernen müssen. Wie wir sahen, kann man aus den biologischen und experimentellen Ergebnissen bis jetzt weder einen vollen Beweis noch eine einwandfreie Widerlegung der Schwebetheorie erhalten, sie bliebe immer noch weitaus die logischste und plausibelste Erklärung, die auch mit den physikalischen Verhältnissen der Seen am besten übereinstimmt. Nun konnte aber Woltereck¹⁹⁾ in seiner eben erschienenen Arbeit gewichtige Bedenken, ganz anderer Art als die bisher geäußerten, gegen die Theorie ins Feld führen. Die Bedenken sind sehr schwerwiegend, da sie eine der Hauptvoraussetzungen der Schwebetheorie betreffen und zwar zum großen Teil wahrscheinlich mit voller Berechtigung. Man hatte bisher allgemein die Fortsätze der Cladoceren stets als Schwebearparate bezeichnet und auffallenderweise ein feineres Studium der mechanischen Bedeutung dieser Fortsätze bei der aktiven Cladocerenbewegung unterlassen. Indem man die Bedeutung der aktiven Bewegung der Cladoceren für ihr pelagisches Leben vernachlässigte, legte man den Hauptwert auf das Schweben, nach der Ostwald'schen Definition ein Sinken mit minimaler Geschwindigkeit, das bei Änderung der Tragkraft des Wassers durch Erhöhung des Formwiderstandes der Individuen auf seiner Norm erhalten werden muss.

Nun wies aber Woltereck darauf hin, dass den eigentlichen „Schwebern“ unter den Cladoceren, als die vor allem *Diaphanosoma* und eventuell noch *Moina* zu betrachten sind, gerade diese Fortsätze fehlen. Alle anderen pelagischen Cladoceren benützen die Eigenbewegung als wichtigste Methode, sich vor dem Untersinken zu bewahren. Dabei verliert natürlich die Erhöhung des Reibungswiderstandes ihre Bedeutung für die aktiven Schwimmer

19) l. cit., S. 456.

und bleibt wichtig nur für passiv bewegte (pflanzliche) Organismen. Aus diesem Grund wird die bekannte Ostwald'sche Formel:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} - \text{Viskosität d. W.}}$$

von Woltereck ungeändert in:

$$\frac{\text{Sinkgeschwindigkeit} = \text{Übergewicht} \times \text{Abwärtsbewegung und -steuerung}}{\text{Reibung} \times \text{Aufwärtsbewegung und -steuerung}}$$

Man ersieht aus der Formel, dass hier ein ganz neues Moment, das der Steuerung, eingeführt wird. Die bekannten Körperfortsätze sind keine „Schwebeorgane“ — als Bedenken seien angeführt, dass sie zum Teil lotrecht getragen werden, dass vielfach im wärmeren Wasser des Spätsommers sich kürzere Köpfe finden, dass bei einzelnen Bosminen sich ein widersinniges Variieren der Hörner zeigt —, auch keine „Balanceorgane“ — Amputationsversuche sind ergebnislos —, sondern sie sind „Richtungsorgane“ für die aktive Bewegung. Diese, in ihren umwälzenden Konsequenzen im ersten Moment überraschende neue Auffassung Woltereck's basiert auf exakter Analysierung des Bewegungsmechanismus von Daphnien und Bosminen unter Berücksichtigung der verschiedensten Faktoren, wie Einfluss der Schwerkraft, mechanische Reize, Wirkung des Lichtes etc. Wir können in dieser kurzen Übersicht nicht näher auf die interessanten Untersuchungen eingehen, wollen aber noch sehen, wie sich Woltereck auf Grund seiner Annahmen den ökologischen Wert dieser Richtungsorgane und ihrer Änderung in der Variation vorstellt. Die hauptsächlichste Bedeutung der Organe liegt in der Erzielung einer möglichst horizontalen Schwimmbahn. Diese horizontale Bahn bewirkt neben bedeutender Kraftersparnis dass die Tiere immer in derselben, zonaren Nahrungsschicht bleiben und außerdem den sogen. „surface film“ (Scourfield) und die „Sprungschicht“ vermeiden. Letztere stellt die unter der belebten Zone befindliche Schicht dar, in der die Temperatur plötzlich sehr rasch abnimmt — ihr Passieren scheint für die Planktonorganismen ein Wiederaufschwimmen auszuschließen (Ruttner²⁰⁾) — während es eine bekannte Erscheinung ist, dass Daphnien, die mit der Oberfläche des Wassers („surface film“) in Berührung kommen, nicht mehr absteigen können und ebenfalls zugrunde gehen. Dadurch nun, dass die Tiere in sehr spitzem Winkel ansteigen, berühren die Antennen zuerst die Wasseroberfläche und die Tiere führen dann auf den Reiz hin eine Abwärtsbewegung aus. Genau begründet hat Woltereck diese Wirkung der Richtungsorgane für Daphnien und

20) Ruttner: Über tägliche Tiefenwanderung von Planktontieren etc. Internat. Revue, 1909.

Bosminen, wobei er auch das scheinbar sinnwidrige Variieren der I. Antennen (Hörner) von *Bosmina longirostris* und *B. coregoni longispina* erklären konnte, die im Gegensatz zu *B. coregoni gibbera* im Sommer kurze, im Winter lange Hörner bilden. Die starren Hörner werden durch den Ruderschlag und die den Kopf nach oben drückende Schwerkraft gegen das Wasser angestemmt, wodurch eine horizontale Haltung des Körpers erzielt und ein Überschlagen nach hinten vermieden wird. Im Sommer, bei reichlicher Ernährung und im warmen Wasser schwimmen die Tiere schnell, brauchen also kürzere Steuer als im Winter, wo sie im kalten Wasser mit „halber Kraft fahren“.

Gerade dieses Beispiel zeigt, wie schön die neue Auffassung manche Erscheinungen zu erklären vermag, wie sehr aber auch gleichzeitig das Problem dieser früher einfach als „Schwebearparate“ bezeichneten Organe kompliziert wird. Inwieweit Woltereck allerdings berechtigt ist, auf Grund der genauen Bewegungsanalysierung von *Daphnia* und *Bosmina* seine Deutung auch auf andere Cladoceren (z. B. *Scapholeberis*), auf Rotatorien und Peridineen zu übertragen, das kann erst eine ebenso eingehende Beobachtung des Schwimmmechanismus dieser Formen erweisen. Auch glaube ich, dass wir trotz Annahme der Richtungsorgane die Wirkung der für das Schweben wichtigen physikalischen Komponenten des Wassers, spezifisches Gewicht und Viskosität auch für aktive Bewegung und Steuerung nicht zu sehr außer acht lassen dürfen. Und ob sich bei einigen der Fortsätze neben der Richtungsfunktion nicht doch noch eine Bedeutung für das Schweben finden lässt, scheint mir auch zu überlegen. Für die prinzipielle Wichtigkeit der schönen Woltereck'schen Untersuchungen sind jedoch diese Bedenken ohne Belang.

Wenden wir uns nun zum zweiten Teil des Gesamtproblems, so wird uns die Tatsache, dass wir in den verschiedenen Standortsvarietäten in der Hauptsache erblich fixierte Rassen zu sehen haben, nicht weiter auffallen. Woltereck²¹⁾ hat mit einer Reihe von Lokalrassen zum Zwecke der Abänderung ihrer Helmhöhen-Reaktionsnorm experimentiert; es zeigte sich, dass eine dauernde Überführung einer Rasse in die andere sich als unmöglich erwies, die Reaktionsweisen der einzelnen Rassen waren erblich verschieden, es ließen sich besondere Reaktionsnormen für die Standortsvarietäten (z. B. Obersee — Untersee *Daphnia*, Lunz etc.) feststellen.

Wenn nun Wesenberg-Lund²²⁾ angibt, dass die verschiedenen

21) Woltereck: Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ etc. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1911.

22) Wesenberg-Lund: Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons etc. Internat. Revue, Bd. III, Biolog. Suppl. 1, 1910.

Lokalrassen der dänischen Seen im Winter zu derselben niedrigköpfigen Rasse — dem arktischen Typus — zurückfallen, so handelt es sich da sicher nicht um erbgleiche Rassen, sondern um solche, in deren Reaktionsnorm eine scheinbar gleiche Reaktion auf die Winter-(arktischen)Bedingungen, aber ein verschiedenes Variieren unter sommerlichen Verhältnissen begriffen ist. Nicht ohne weiteres selbstverständlich ist die an Generationen gebundene erbliche Fixierung der Temporalvariation; vielleicht ist auch, um es vorweg zu nehmen, die Labilität, d. h. die Beeinflussbarkeit des äußeren Habitus durch Verschiebung der Außenbedingungen bei einzelnen Arten größer als bei anderen. Nach den Ostwald'schen Versuchen müsste man annehmen, dass die Individuen jeden Sommer von neuem auf Erwärmung und Abkühlung des Wassers reagieren. Gegen diese Annahme sprechen jedoch viele Beobachtungen und experimentelle Resultate, von denen ich hier als sehr typisch meine eigenen Ergebnisse an *Scapholeberis mucronata* anführen möchte. Die Temporalvariation der von mir beobachteten Lokalrasse — allmähliche Abnahme des Stirnhorns, Zunahme der Mucronenlänge — ging in meinen Kulturen bei gleicher (Zimmer-)Temperatur und gleicher Ernährung ruhig weiter, genau wie draußen am Standort, sie wurde auch durch starke Wärme (22—26° C.) nicht im geringsten tangiert. Nur intensivste Nahrungsherabsetzung hatte ein vorzeitiges Schwinden des Horns, eine bedeutende Reduktion der Mucronen zur Folge, was wohl einfach darauf beruht, dass infolge der Unterassimilation der Blutdruck des Körpers zur Ausbildung der Fortsätze nicht mehr ausreichte (s. o.!). Aber selbst in diesen Hungerkulturen kam die Temporalvariation nicht völlig zum Schwinden, denn die Frühlings-Hungertiere zeigten trotz kürzerer Hungerwirkung weniger lange Mucronen als die Spätsommer-Individuen, die aus viel späteren „Hungergenerationen“ stammten. Aus Einzelkulturen in gleichmäßiger Temperatur und Ernährung ließ sich ferner sehr schön die von Generation zu Generation und von Wurf zu Wurf steigende Tendenz erkennen, einesteils die Hornlänge zu reduzieren, andererseits die Mucronenlänge zu steigern, ein Analogon zu der in derselben Weise sich steigernden Neigung der Cladoceren zur Sexualität. Diese, auf experimentellen Grundlagen erhaltenen Ergebnisse an *Scapholeberis mucronata* sprechen sehr gegen die Zweifel Dieffenbach's²³⁾ und Behning's²⁴⁾ an einer Festlegung der Temporalvariation im Entwicklungsgang der einzelnen Formen, an einem bestimmten Variationsrhythmus. Andererseits bestätigen meine Beobachtungen den ebenfalls von Behning — im Prinzip früher schon von Wesenberg-Lund — aufgestellten Satz, dass

23) l. cit., S. 459.

24) l. cit., S. 460.

die Parthenogenese im Lebenszyklus der Cladoceren die Zeit der Variabilität darstellt, hervorgerufen durch die umgestaltende Wirkung der äußeren Verhältnisse, während die sexuelle Fortpflanzung reduziert, zur Ausgangsform zurückführt — Begünstigung der Rassenbildung durch ungeschlechtliche Vermehrung, Ausgleich der Rassendifferenz in der Sexualität (Wesenberg-Lund). Bei *Scapholeberis* sind alle aus dem Winterei stammenden Tiere sich sehr ähnlich, von charakteristischem Aussehen, ein Jahr wie das andere; auch die ersten Generationen aus verschiedenen Standorten mit stark verschiedenen Sommerformen gleichen sich sehr. Im Herbst werden hornlose Weibchen von hornlosen Männchen befruchtet, aus den Wintereiern aber dieser Weibchen entstehen im Frühjahr langgehörnte Exemplare. Aber nicht nur im Gesamtlebenszyklus der Art zeigt sich diese Erscheinung, auch im Leben des einzelnen Individuums steigt die Variabilität von Häutung zu Häutung. Die eben geworfenen Jungen zeigen weder unter sich, in demselben Wurf, eine beachtenswerte Variabilität, noch unterscheiden sich die Jungen aus den Frühjahrsweibchen stark von denen des Sommers, obwohl sich die Temporalvariation auch hier, allerdings in geringem Maße, dokumentiert. Dagegen gleichen sie in ihren Proportionen — relativ sehr langes Horn — auffallend den ex ephippio stammenden, erwachsenen Individuen.

Zwei weitere wichtige Fragen sind dann noch zu beantworten. Die erste ist die, ob es möglich ist, eine erblich fixierte Rasse künstlich durch Verschiebung der Reaktionsnorm zu ändern, die zweite dagegen, wie wir uns die allmähliche Entstehung der Temporalvariationen und der Lokalrassen erklären können. Dass es im Prinzip möglich sein muss, eine erblich fixierte Rasse abzuändern, muss bei dem bestehenden Naturgesetz der Umwandlung der Arten, des Entstehens neuer, Vergehens alter Formen unbedingt bejaht werden. Die Bemühungen jedoch, experimentell eine Rasse in die andere überzuführen, sind bis jetzt noch fehlgeschlagen (Wolter-²⁵⁾ gibt allerdings in einer kurzen Bemerkung an, aus einer reinen Linie von *Hyalodaphnia* konstant kurzköpfige Formen im Freilandbecken gezüchtet zu haben, doch müssen wir vor der Verwertung dieses Resultates noch nähere Mitteilungen abwarten). Wie draußen in der Natur allmählich die Umwandlung vor sich geht, davon können wir uns gerade durch den Vergleich verschiedener Lokalrassen von *Scapholeberis* ein Bild machen. Beweisen können wir allerdings nicht, dass die Entwicklung unserer Art gerade so vor sich geht, wie wir sie uns vorstellen, aber man muss m. E. bei biologischen Problemen hier und da über Zahlen und Tabellen hinausgehen und, wenn auch nur im Bilde, große Zeit-

25) l. cit., S. 456.

räume an Stelle der uns zur Verfügung stehenden minimal kurzen setzen. Ich habe in meiner letzten Arbeit²⁶⁾ auf die Erscheinung hingewiesen, dass allem Anschein nach für große Gewässer langgehörnte, für kleine aber kurz und sehr bald ungehörnte Formen von *Scapholeberis* typisch sind. Nun sehen wir in den drei von mir untersuchten Standorten von stark verschiedener Wassermasse, dass die ersten Generationen (ex ephippio) sich bei allen drei Rassen sehr gleichen, die Hornlänge ist für jede der Rassen etwa dieselbe, ziemlich bedeutende. Während der Zeit der Parthenogenese jedoch, in der sich die Temporalvariation geltend macht, geht im kleinen Gewässer die Ausbildung des Horns sehr schnell zurück, während im großen Standort die Hornlänge sich viel konstanter erhält — der mittlere Standort nimmt eine Mittelstellung ein. Meiner Vermutung nach stammen alle drei Rassen von einer gemeinsamen langgehörnten Form ab, wobei auch jetzt noch der ursprüngliche Typus sich nach dem auf die Sexualität folgenden Dauerstadium zeigt — Ausgleichung der Rassendifferenz (Wesenberg-Lund). Während der durch die Variation ausgezeichneten Parthenogenese jedoch passt sich jede Rasse den speziellen Milieubedingungen ihres Standortes an oder hat sich schon in weitgehendem Maße angepasst — Begünstigung der Rassenbildung (Wesenberg-Lund). Nun aber kommt die schwierige Frage nach den die Artänderung ursächlich bedingenden Vorgängen.

Wesenberg-Lund²⁷⁾ vertritt die Bedeutung der direkten Milieuwirkung, wobei er zu einer Verurteilung der bis jetzt in dieser Richtung negativ gebliebenen Experimentiermethoden gelangt; den Hauptgrund der Fehlschläge sieht er in der viel zu geringen, dem Experimentator zur Verfügung stehenden Zahl der Generationen. Diesen Versuchen gegenüber stellt er das unermesslich große Erbllichkeitsexperiment der Natur, die als Experimentator zur Fixierung durch äußere Bedingungen erworbener Eigenschaften über die erste Bedingung für den Erfolg verfügte, eine unbegrenzte Zeit. So sind die bei uns lebenden Cladoceren als durch Variation aus den arktischen abgespaltene Formen zu betrachten, in denen die Reaktionsstufen gegenüber den Milieuänderungen durch äußere Einflüsse erblich wurden. Ein Beweis für die ausschließliche Bedeutung der direkten Milieuwirkung bei den Artänderungen oder, um die gebräuchliche Bezeichnung zu wählen, für die Vererbung erworbener Eigenschaften ist das natürlich nicht, denn weder kann die Mutation, noch die Selektion als eventuelle Hauptfaktoren ausgeschaltet werden; Wesenberg selbst nennt seine, auf riesiges Beobachtungsmaterial sich stützende Auffassung eine reine Glaubens-

26) l. cit., S. 460.

27) l. cit., S. 460.

sache. Experimentell wäre ein Beweis erst erbracht, wenn wir eine genau analysierte Rasse durch kontrollierte, direkte Milieuwirkung so abändern könnten, dass nicht nur während der Parthenogenese, der Zeit der Variabilität, sondern auch nach Überwindung des reduzierenden Dauerstadiums eine dauernde Veränderung der Reaktionsweise sich zeigte; aber auch hier wird es im Experiment außerordentlich schwer sein, eine eventuelle Mutations- oder Selektionswirkung auszuschließen. So sind wir vorderhand immer noch auf indirekte Schlüsse angewiesen. Ein gutes Stück weiter in dem Versuch, uns die Vorgänge bei der Artbildung der Cladoceren zu erklären, bringt uns ebenfalls wieder die neueste Woltereck'sche Arbeit. Zahlreiche, vergebliche Transmutationsversuche hatten Woltereck an der Bedeutung des direkten Milieueinflusses zweifeln lassen. Nun konnte er andererseits an Hand langjährig beobachteten Materials nachweisen, dass unbestimmt gerichtete, wahllose Mutationen im Leben der Rassen nur eine untergeordnete Rolle spielen. Der Selektion wiederum hatte er deshalb keine Bedeutung zugemessen, weil einmal die Frage nach dem Entstehen erblicher Varianten in den Stämmen nicht beantwortet war und weil zweitens bei der Annahme der „Schwebefunktion“ der Cladocerenfortsätze der für die Selektion nötige Nutzwert der Anfangsstadien nicht erkannt werden konnte. Beide Schwierigkeiten konnten nun aber nach Woltereck's Angaben behoben werden. Erstens zeigten sich in den reinen Linien häufig kleine mit Milieusteigerung zusammenhängende, transgressive, bestimmt gerichtete Blastovarianten (ultranormale, erbliche Abweichungen), während andererseits bei der Annahme der Fortsätze als Richtungsorgane sich der Nutzwert auch kleinster Anfangsstadien verstehen lässt. Die Richtungsorgane der einzelnen Cladocerenarten und -rassen entstehen daher nach Woltereck auf folgendem Weg: Die vermehrte Milieuenergie wirkt wahllos auf alle von Blutdruck und Bluternährung abhängigen Organanlagen steigernd ein. Milieusteigerung kann aber auch erbliche Hypertrophie aller vom Quantum der zugeführten Energie abhängigen Organe bewirken, indem sowohl die im somatischen Substrat (determinierend) als die im Keimplasma (gen-assimilierend) wirksamen Enzyme mit ihren Reaktionskonstanten geändert werden — Entstehung erblicher Plusvarianten. Da nun aber die Artänderungen der Cladoceren darin bestehen, dass einzelne Körperteile verändert werden im Einklang mit den Erfordernissen des Milieus und der Funktion, so liefert die Milieuänderung für die Anpassungen nur das Material, ihr Anteil an der Artänderung besteht in der Hervorrufung von Konstantenänderungen. Zur weiteren Erklärung brauchen wir einmal die Selektion — dass sie möglich ist, ergibt sich aus der Anwesenheit von Blastovarianten und dem effektiven Nutzwert der ersten Anfangsstadien der Fort-

sätze —, zweitens aber die lokalisierte Variabilität (Labilität) einzelner Körperregionen, die bei Cladoceren ebenfalls nachweisbar vorhanden ist. Ihr Zusammenwirken ist die Grundlage, auf der sich die Artänderung vollzieht. Es ist unbestreitbar, dass wir es hier mit einer logisch geschlossenen Erklärung, die sich auf exakte Beobachtungen stützt, zu tun haben. Zwei Punkte in den Grundlagen der Woltereck'schen Annahmen können jedoch bestritten werden. Einmal könnten die Verfechter der Mutationslehre die nach Woltereck bestimmt gerichteten Blastovarianten, die erblichen, ultranormalen Abweichungen für die Mutation postulieren — ein Streit um Worte und Definitionen, der, wenn solche extreme erbliche Varianten wirklich vorhanden, von geringerer Bedeutung ist. Hypothetisch aber bleibt vorderhand noch der Versuch, sich das Entstehen solcher Varianten zu erklären, ein Versuch, bei dem sich Woltereck an seine, auf der Ferment-Antigenlehre basierenden Deutungen seiner Transmutationsexperimente an *Daphnia* anschließt. Doch sind hier, um die logische Gedankenkette zu schließen, Hypothesen unerlässlich und jeder ernsthafte Forscher ist sich ja von vornherein bewusst, dass Hypothesen nur Notbrücken sind, so lange ein komplexes Tatsachenmaterial fehlt. Eine große, schwere Arbeit wäre noch zu bewältigen, nämlich auf dem von Woltereck gezeichneten Weg experimentell Blastovarianten zu erzeugen, künstliche Selektion derselben zu versuchen, um auf diese Weise eine Rassenänderung zu erzielen. Inwieweit und ob ein solcher Untersuchungsplan, vor allem technisch, überhaupt möglich, muss die Zukunft lehren. Ein positiver Erfolg des Experimentes aber wäre nicht nur für das Problem der Cladocerenvariation, sondern für die gesamte Abstammungs- und Vererbungslehre von der größten Bedeutung.

Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten bei Krokodilen.

Von Friedrich von Huene in Tübingen.

Mit 7 Figuren.

Obwohl nicht Zoologe, sondern Paläontologe, hat mich in Zusammenhang mit der Entstehungsgeschichte der Krokodile die Bewegungsart ihrer rezenten Vertreter interessiert. Da ich Literatur über diesen Gegenstand nicht zu finden wusste, wandte ich mich auf Herrn Prof. Blochmann's Rat an den Direktor des zoologischen Gartens in Frankfurt, Herrn Dr. Priemel, der mir in der liebenswürdigsten Weise gestattete, an den lebenden Krokodilen Beobachtungen anzustellen und mit ihnen zu experimentieren; dabei waren mir die Herren Menke und Schacht sowie ein Wärter in zuvorkommenster Weise behilflich und haben mich zu lebhaftem Dank verpflichtet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Gruber Karl

Artikel/Article: [Das Problem der Temporal- und Lokalvariation der Cladoceren. 455-468](#)