

Ueber die Schmuckfarben der Daphnoiden.

Von

Dr. August Weismann,

Professor in Freiburg i. Br.

Mit Tafel VII.

Man hat bisher den bunten Färbungen, welche bei Daphnoiden vorkommen, nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt, und vom systematischen, wie auch vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus bieten sie in der That kein besonderes Interesse. Dennoch scheinen sie mir der Beachtung werth, ja mehr sogar, als manche andere, vielleicht auffallendere und complicirte Färbungen verwandter Thiergruppen.

Gewiss haben z. B. niedere und höhere Crustaceen des Meeres eine so grosse Fülle der verschiedenartigsten Pigmentirungen aufzuweisen, dass, wenn es sich nur darum handelte, das Vorkommen auffallender Farbenpracht bei einer so niederen Thiergruppe festzustellen, oder die Mannigfaltigkeit solcher Färbungen zu schildern, man weit besser thäte, sich an die marinen Kruster zu halten, als sich zu den wenigen Daphnoidenformen zu wenden, welche Aehnliches bieten. Ja es finden sich sogar unter den Krustern des süssen Wassers aus anderer Ordnung vielleicht mehr Arten mit schönen und intensiven Farben, ganz besonders unter den Copepoden.

Sobald es sich aber nicht blos um eine einfache Schilderung der vorkommenden Färbungen handelt, sondern zugleich um eine Zurückführung derselben auf ihre Ursachen, soweit dieselben nicht blos in den Geheimnissen des Stoffwechsels, sondern zugleich in den Lebensverhältnissen und Lebensbeziehungen der Thiere liegen, so verdienen

— wie mir scheint — die farbigen Daphnoiden den Vorzug vor allen übrigen verwandten Gruppen, nicht nur deshalb, weil wir ihre Lebensverhältnisse besser kennen, oder doch besser kennen lernen können, als die der meisten Bewohner des Meeres, auch nicht bloß deshalb, weil ihre Zahl ungleich geringer ist, und man leichter zu einer Uebersicht und Verarbeitung der beobachteten Thatsachen gelangen kann, sondern vor Allem, weil sie sich abwechselnd ein- und zweigeschlechtlich fortpflanzen.

Es wird aus dem Folgenden hervorgehen, dass sympathische Färbungen bei den Daphnoiden zwar vorkommen, aber kaum eine Verwechslung mit den hier zu betrachtenden Farben zulassen. Allerdings beruht die Gesamtfärbung fast immer auf Anpassung, so die glasartige Durchsichtigkeit der »pelagischen« Daphnoiden, der trübere Ton der Ufer- und Sumpfbewohner, allein es liegt kein Grund vor, einzelne grelle Farbflecke auf Anpassung an die Umgebung zu beziehen, und auch darin liegt ein Vortheil, denn es folgt daraus, dass diese Färbungen, falls sie überhaupt irgend eine Bedeutung für die Thiere haben, nur die eines Schnuckes haben können, der erworben wurde im Wettbewerb um die Fortpflanzung. In der That ist dies meine Meinung, für welche ich die Gründe später zu entwickeln haben werde. Sollte es mir gelingen, dieselbe als wahrscheinlich richtig nachzuweisen, so würde dadurch zugleich Licht auf die Färbungen anderer Kruster geworfen, bei welchen man über einen etwaigen Antheil geschlechtlicher Züchtung viel schwieriger zu einer bestimmten Ansicht hätte gelangen können, und es wird auf diesem Wege entschieden werden, ob wirklich schon bei so relativ niederen Thieren die sexuelle Zuchtwahl eine Rolle spielt. Bei den übrigen niederen Crustaceen lässt sich diese Frage kaum direct in Angriff nehmen, weil man es stets nur mit Thieren zu thun hat, die sich auf die gewöhnliche Weise durch Paarung der Geschlechter fortpflanzen, und weil andererseits Unterschiede der Färbung nach dem Geschlecht bei Crustaceen selten vorkommen, somit gerade das Criterium fortfällt, welches bei andern Thiergruppen mit bunten Farben, besonders bei Schmetterlingen und Vögeln am sichersten den Einfluss geschlechtlicher Züchtung verräth. Dass indessen auch hier brillante Farben auf das eine Geschlecht beschränkt sein können, zeigen die meisten männlichen Sapphirinen, und zeigt auch eine Daphnoide. Gewöhnlich scheint indessen bei den Daphnoiden wie bei den übrigen Crustaceen die Uebertragung der Schmuckfärbung — falls überhaupt diese Deutung der Färbung richtig ist — von einem Geschlecht auf das andere sehr rasch und vollständig stattzufinden, und deshalb ist es von

grossen Werth, dass zwischen die durch Paarung sich fortpflanzenden eigentlichen Geschlechtsgenerationen sich blosser Weibchengenerationen, parthenogenesirende oder eingeschlechtliche Generationen — einschoben, an denen man prüfen kann, ob die Schmuckfarben zuerst nur bei den Geschlechtsgenerationen, oder zugleich auch bei ihnen entstanden sind. In letzterem Falle könnte natürlich an sexuelle Züchtung als Ursache des Farbenschmuckes nicht gedacht werden, während umgekehrt, wenn die Farben nur bei den zweigeschlechtlichen Generationen und gar nicht bei den eingeschlechtlichen aufträten, die Feststellung derselben als Resultat geschlechtlicher Wettbewerfung beinahe schon als geleistet zu betrachten wäre.

So einfach liegt nun freilich die Sache nicht, aber dennoch trägt das Verhalten der eingeschlechtlichen Generationen wesentlich zur Klärung der Frage bei.

Ich werde zuerst die Art und Vertheilung der Schmuckfarben bei den einzelnen beobachteten Arten beschreiben und dann den Versuch folgen lassen, die angedeutete Ansicht über die ursprüngliche Bedeutung und die Entstehung dieser Farben zu begründen. Auch abgesehen von dem speciellen Endresultat wird diese Untersuchung einige Ausblicke und Gesichtspunkte bieten, welche für die Beurtheilung allgemeinerer Fragen vielleicht nicht werthlos sind.

Latona setifera O. F. Müller.

Latona setifera muss an die Spitze aller Daphnoiden gestellt werden in Bezug auf Farbenpracht. Bei auffallendem Lichte erscheint das ziemlich grosse Thier (2—2,5 Mm.) zwar sehr unscheinbar, gelblich wie der Lehmgrund, auf welchem es sitzt, aber bei durchfallendem Licht nimmt es sich überraschend bunt aus. P. E. MÜLLER führt auch in seiner Diagnose der Art ganz richtig an: »Animal maculis coeruleis et rosaceis ornatum« (a. a. O. p. 97); er hätte noch hinzusetzen können »et brunneis«.

Diese farbigen Flecken liegen zum grössten Theil auf der Schale, und zwar auf ihrer ganzen Fläche in sehr regelmässiger und ziemlich constanter Weise vertheilt (Fig. 3).

Ueber dem Brutraum finden sich nur braune Flecken von netz- oder baumförmig verästelter Gestalt, und zwar je eine Reihe von drei Flecken zu beiden Seiten der Mittellinie des Rückens und je eine Reihe von zwei Flecken weiter seitwärts. Die Flanken der Schalenklappen sind mit sechs bis sieben Flecken geziert, von welchen drei oder vier kastanienbraun, zwei kobaltblau, und einer oder auch zwei scharlach-

roth sind. Roth wie Blau schwanken übrigens in der Schattirung, zuweilen wird das Blau Lila, das Roth Rosa, im Ganzen aber sind diese Schwankungen sehr gering, wenigstens an den mir allein bekannten Thieren des Bodensees ¹⁾).

Ausser diesen Flecken finden sich regelmässig noch kobaltblaue Flecke auf der Oberseite des Stammes der Ruderantennen, sowie an der Seite und dem Hinterrand des Kopfes, kleine lebhaft scharlachrothe Pigmentspritzer auf dem Stamm der Ruderantennen, auf der lappenförmig vorstehenden Vorderecke der Schalenklappen und auf der Rückenhaut. Nicht wenig trägt dann zum bunten Aussehen des Thieres noch die diffuse, lebhaft blaue Färbung der vordern Magenwand bei, zu der häufig noch diffuse blaue Färbung des umgebenden Gewebes hinzukommt. Schliesslich seien noch schön blaue und violette Fleckchenreihen zu beiden Seiten des Mastdarms erwähnt, die in der Figur freilich nur wenig hervortreten, bei etwas stärkerer Vergrösserung aber sich sehr brillant ausnehmen.

Nimmt man nun noch hinzu, dass der Darminhalt vorn meist gelb, die denselben umspinnenden Fettkörperstränge schön hellbraun erscheinen, so erhält man ein gewiss recht buntes Bild, allerdings hauptsächlich nur bei der Ansicht von oben, denn die ganze Unterseite des Thieres sammt den Beinen zeigt keine eigentliche Pigmentirung, höchstens einen leicht gelblichen Ton. Auch in der Seitenlage tritt die Färbung schön hervor, allein so leicht Sida in die Seitenlage zu bringen ist, so schwer fällt dies bei Latona, welche mit ihrem breiten Körper in natürlichem Zustand stets nur in Bauch- oder Rückenlage sich hält.

Die Pigmentirung der Männchen gleicht genau der der Weibchen und ist nur deshalb meist etwas weniger brillant, weil die Männchen kleiner und meist auch jünger sind als die Weibchen. Mit dem Alter und der Körpergrösse aber wachsen die Pigmentflecken bedeutend, so dass sie bei alten Weibchen den grössten Theil der Schalenklappen bedecken. Ich habe jetzt auch ein Weibchen mit Wintereiern beobachtet und auch dieses unterschied sich in der Färbung durchaus nicht von den übrigen erwachsenen Thieren der Art ²⁾).

1) Irrthümlicherweise habe ich bisher geglaubt, diese Art zuerst im Bodensee aufgefunden zu haben; P. E. MÜLLER hat sie indessen schon vor mir dort entdeckt. Siehe dessen »Note sur les Cladocères des grands lacs de la Suisse« 1870.

2) Meine frühere Vermuthung, dass auch bei Latona kein Ehippium vorkomme, sowie dass mehr als zwei Wintereier gleichzeitig in den Brutraum austreten, kann ich jetzt als richtig feststellen. Die Wintereier sind sehr ähnlich denen von Sida, stumpf oval, bei auffallendem Licht weisslich, bei durchfallendem braun,

Es muss noch hervorgehoben werden, dass schon ganz junge Thiere von 0,5 Mm. Länge die charakteristischen Farbenflecke besitzen, auch die Magenwand ist schon blau. Beiläufig sei auch erwähnt — was in phyletischer Beziehung interessant ist, — dass der dritte Ast der Ruderantennen schon beim Embryo angelegt wird als ein Fortsatz des oberen der beiden Hauptäste; die Deutung, welche in diesem dritten Ast nur einen Auswuchs des ersten sieht, ist somit vollkommen richtig, und das frühe Erscheinen würde auf eine schon weit zurückliegende Trennung von der sonst so nahe stehenden Gattung *Sida* schliessen lassen.

Ich füge hier gleich das Histologische über die Färbungen hinzu, um bei den übrigen Daphnoiden nicht wieder darauf zurückzukommen.

Die Pigmentirung kommt auf dreierlei Weise zu Stande. Einmal durch Entwicklung von Farbstoff in den Zellen innerer Organe, wie in der Wand des Magens. Hier erkennt man nur bei starker Vergrößerung feine Pigmentkörnchen, welche nicht sehr dicht im Zellenleib zerstreut liegen. Es ist dies die sog. diffuse Färbung.

Zweitens durch Pigmentablagerung in den Zellen der Hypodermis. Dahin gehört das Blau auf den Ruderarmen, wo die farbigen Zellen unmittelbar aneinanderstossen und jede mit einem hellen Kern versehen ist; dahin gehören auch die rothen Fleckchen an demselben Ort und auf dem Vorderlappen der Schale, dahin endlich die grossen blauen und rothen Flecken der Schalenklappen. P. E. MÜLLER hat bereits gezeigt, dass die Maschen dieser zierlichen Farbbnetze nicht etwa einzelnen Hypodermiszellen entsprechen, sondern dass die das Pigment enthaltenden Hypodermiszellen viel grösser sind, so dass auf jede von ihnen etwa zehn bis sechszehn Farbenmaschen kommen. Innerhalb einer Zelle herrscht immer nur eine Farbe, Roth oder Blau, und die hellen Flecke in den Maschen sind nicht etwa Kerne, sondern vielmehr die Stützfasern der Schale, und zwar deren verbreiterte Ansatzstellen, »welche hier hohl und mit Pigmentkörnern erfüllt« sind, wie dies LEYDIG seiner Zeit schon bei den braunen Pigmentflecken von *Sida* richtig erkannt hat. In Fig. 3 D sind wahrscheinlich drei Hypodermiszellen dargestellt, deren Grenzlinien aber nicht zu erkennen waren und deshalb auch nicht eingezeichnet wurden.

der Dotter feinkörnig, ohne »Oeltropfen«, Länge 0,44 Mm., Breite 0,36 Mm.; Eischale derb, glatt, ohne Sculptur. Vergleiche die betreffenden Angaben in diesen »Beiträgen«, Heft II. Auch die Zeit der Wintereibildung — Ende October — stimmt mit *Sida*.

Irrig aber wäre es zu glauben, dass auch die braunen Flecke der Schale bei *Latona* der Hypodermis angehörten. Diese liegen nicht in, sondern zwischen den beiden Hypodermisblättern, und ein jeder Fleck rührt nur von einer einzigen grossen Zelle her.

Am besten erkennt man dies auf dem optischen Querschnitt in der Nähe des Schalenrandes (Fig. 3 B). Die Pigmentzelle zeigt dann die Amphidiscusform und besteht, wie ein moderner Doppelknopf, aus einem dicken Stiel, der das Lumen der Schale quer durchsetzt, und aus zwei Platten, welche der Innenfläche der Hypodermis aufliegen. Im Stiel erkennt man den hellen Kern. Da auch hier die Zelle von Stützfasern durchsetzt wird, kommt dieselbe netzförmige Zeichnung des Farbensfleckes zu Stande wie beim Roth und Blau, die beim jungen Thier noch kleine Zelle wächst, indem sie dendritische Ausläufer um die Stützfasersätze herumschiebt, die dann jenseits wieder miteinander verschmelzen. Natürlich liegen hier zwei Maschennetze übereinander, eines auf dem äussern, eines auf dem innern Blatt der Schale, und dadurch tritt hier die netzförmige Zeichnung weniger deutlich hervor.

In der Farbe ganz ähnlich ist das Braun der Fettkörperstränge, welche unter und vor dem Herzen den Magen unspinnen, und morphologisch werden die braunen Farbzellen der Schale den Zellen des Fettkörpers gleichwerthig sein: sie gehören beide dem mittleren Keimblatte an. Es wird somit die Buntfärbung des Körpers der *Latona* durch alle drei Keimblätter vermittelt, sowohl Zellen des innern (Magen), als des äussern (Hypodermis), als des mittleren Keimblattes können als Pigmentzellen functioniren.

Was die chemische Natur des Pigmentes betrifft, so kann ich nur sagen, dass das Blau durch Essigsäure in Roth umgewandelt wird, das Roth wird dabei heller, ziegelroth, und ist dann von dem ehemaligen Blau nicht zu unterscheiden.

Sida crystallina O. F. Müller.

Von dieser so überaus häufigen und weit verbreiteten Art scheint es seltsamerweise nur Wenigen bekannt zu sein, dass sie bunte Farben besitzt. LEYDIG beschreibt zwar völlig richtig Anzahl und Gestalt der braunen Pigmentflecke, welche hier in ganz ähnlicher Weise wie bei *Latona* auf den Schalenklappen vorkommen, erwähnt aber nicht der oft sehr intensiven rothen und blauen Flecke, welche an ganz bestimmten Stellen des Körpers sich zeigen, freilich nicht bei allen Individuen, sondern nur unter bestimmten Verhältnissen. Aber auch die

braunen Flecke sind nicht immer zu beobachten, wie denn LEYDIG ganz richtig angiebt, dass »nur aus bestimmten Localitäten alle (?) Individuen« diese Flecken besaßen. Indessen hängt das Auftreten der Flecken nicht von der »Localität« ab, obgleich allerdings die Färbung der Daphnoiden und speciell der *Sida crystallina* in gewissem Betrage von der Natur des Aufenthaltes beeinflusst wird, wie nachher noch näher gezeigt werden soll. Die erwähnten braunen, rothen und blauen Flecke sind keine Localzeichen, sie sind vielmehr bestimmten Generationen und Altersstufen eigenthümlich, sie fehlen allen jungen Thieren und treten auch bei den älteren nur gegen den Herbst hin in voller Entfaltung auf, wenn die geschlechtliche Fortpflanzung herannaht oder bereits eingetreten ist. Wenn also P. E. MÜLLER seiner Diagnose von *Sida* beifügt »Animal hyalinum, interdum maculis coeruleis et rosaceis«, so muss dieses »interdum« zeitlich aufgefasst werden und könnte etwa mit »im Herbst« übersetzt werden. Genau ist damit der Thatbestand freilich noch nicht ausgedrückt.

Man muss unterscheiden zwischen Gesamtfärbung und einzelnen Farbflecken; die erstere ist sehr abhängig vom Aufenthaltsort. In Seen ist *Sida* krystallhell, und höchstens alte Exemplare zeigen an den Beinen einen Stich ins Gelbliche, in Sümpfen dagegen ist das ganze Thier gelblich und die Beine oft recht stark röthlichgelb. Diese Färbung hat wohl sicher nichts mit geschlechtlicher Züchtung zu thun, sondern beruht eher auf Anpassung an die im Sumpf häufig gelbe Umgebung des Thieres (abgestorbenes Gras, Schilf, Rohr, Blätter u. s. w.). Die localen Farbflecke aber sind unabhängig von der Umgebung und kommen so gut bei den krystallhellen Thieren der Seen, als bei den gelben der Sümpfe vor. Sie sind folgende.

Bei allen grossen Weibchen, welche man im Herbst (October, November) einfängt, finden sich die von LEYDIG beschriebenen braunen Flecke auf den Schalenklappen, und zwar auf den Seitenflächen derselben ziemlich weit abwärts gegen den Rand der Schale hin. Es sind ihrer drei, von welchen der vorderste meist sehr kleine vor dem ersten Beinpaar liegt, der zweite grösste zwischen zweitem und drittem, der dritte über dem fünften Beinpaar. Diese Genauigkeit würde überflüssig sein, wenn es nicht eben wichtig wäre, die Constanz der ganzen Anordnung hervorzuheben. Ausserdem finden sich noch am Körper selbst braune Flecke, und zwar drei grosse zu Seiten des Eierstocks, je ein kleiner färbt die Warze, auf welcher die Schwanzborsten sitzen, und viele kleine Flecken umgeben den Mastdarm.

Ausserdem finden sich nun noch blaue und bei manchen Individuen rosenrothe Flecke, und zwar letztere Farbe nur um den Mund herum, hauptsächlich an der Innenfläche der Oberlippe und in zwei grossen diffusen Flecken, welche in der Tiefe der Gewebe unter dem Darm und über dem Ansatz des zweiten und des vierten Fusspaares ihren Sitz haben.

Regelmässig stehen gelbrothe Flecke auf der Innenfläche der Beine nahe ihrem Ansatzpunct und an diesem selbst liegen kleine blaue Fleckchen. Ferner ist die Augenkapsel oft sehr stark blau angeflogen, Stellen auf dem Haftapparat sind blau, Stellen an den Aesten der Ruderantennen, einzelne kleine Stellen auf dem Rücken, die auch roth sein können, an den Kiefern, im Fettkörper um das Ovarium herum.

Schliesslich darf nicht unerwähnt bleiben, dass auch die Oeffnung des Eileiters in den Brutraum farbig ist, die ich früher schon als Begattungsöffnung in Anspruch nahm, und jetzt mit aller Bestimmtheit als solche bezeichnen kann. Sie ist stets gefärbt, wenn auch ziemlich verschieden, bald gelbroth, bald schwach scharlachroth oder purpurfarbig, bald auch violett oder braun.

Ueberhaupt schwanken die lebhaften Farben bei *Sida* sehr beträchtlich, aber nicht an ein und derselben Localität und zu derselben Zeit. Dass dabei locale Einflüsse ausser Spiel sind, geht daraus hervor, dass die Colonien ganz ähnlicher Orte verschieden gefärbt sein können. Die Isolirung der Colonien wird hier mehr mit der Fixirung dieser oder jener Farbe zu thun haben, als der directe Einfluss der Lebensbedingungen, es läge also hier ein Fall von Fixirung eines Characters durch *Amixie* vor.

So fand ich am 28. October 1875 hunderte von Siden aus dem Alpsee bei Immenstadt ohne alles Roth oder Rosa. Alle hatten statt der grossen Rosaflecken am Bauch (Fig. 4) ebenso grosse Flecke von schön kornblumenblauer Farbe. Zur selben Zeit waren alle Siden, welche ich im Bodensee fing, rosen- oder karmoisinroth. Im November allerdings verfärbte sich das Roth in Lila und Violett.

Derartige rothe Siden, wie in Fig. 4 dargestellt, kenne ich überhaupt nur aus dem Bodensee; woher ich sonst Siden untersuchte, begegnete ich immer nur der Blaufärbung, und zwar tritt das Blau von vornherein als solches auf, wie an den jüngeren Thieren leicht festzustellen ist.

Meine Beobachtungen ergeben nun, dass

- 1) die Männchen anfänglich schwächer gefärbt sind als die Weibchen, später aber eben so stark, und dass:
- 2) die Weibchen zur Zeit der geschlechtlichen Fort-

pflanzung, d. h. im Spätherbst stärker gefärbt sind als im Frühjahr und Sommer. Ich habe eine grosse Menge von Individuen zu den verschiedensten Zeiten des Jahres gemustert und glaube dieses Ergebniss als sicher betrachten zu dürfen.

Allerdings ist der letztere Satz nicht so aufzufassen, als erschiene die Buntfärbung etwa erst mit dem Auftreten der Männchen. Aber während man im Spätherbst unter hundert Weibchen 99 mit brillanter Färbung und kaum eines mit ganz schwacher oder gar keiner Buntfärbung findet, ist Anfang Juni die überwiegende Mehrzahl der Weibchen ganz ungefärbt, einige sind schwach gefärbt, und nur ganz vereinzelte Individuen lassen sich in Bezug auf den Glanz der Farben mit den Herbstthieren vergleichen. Allerdings sind im Frühjahr die meisten Thiere noch klein, wenn sie auch schon Eier und Embryonen tragen. aber es kommen auch ganz grosse Weibchen schon vor, und auch diese zeigen nur Spuren von Blau.

Zwischen Weibchen mit Embryonen und solchen mit Wintereiern ist im Herbst kein Unterschied in der Färbung. Auch die Vulva (Oeffnung des Eileiters) ist bei beiden gleich stark pigmentirt. Dies kann indessen nicht überraschen, wenn man weiss, dass die Sidaweibchen zum grossen Theil zuerst Sommereier produciren, um dann zur Wintereibildung überzugehen und mit ihr ihr Leben abzuschliessen. Doch ist es nicht immer so. Weibchen, die Ende October oder im November geboren werden, beginnen nicht selten gleich mit der Hervorbringung von Wintereiern und bleiben dabei, wie ich aus dem Umstande schliesse, dass man noch später im Jahr gar keine Weibchen mit Embryonen mehr antrifft.

Holopedium gibberum Zaddach.

Die einzige bekannte Art dieser sonderbaren Sidine lebt — wie es scheint — nicht in unsern süddeutschen Seen. Mir ist sie wenigstens niemals vorgekommen, obgleich ich oft danach gesucht habe. Ich würde sie deshalb ganz unerwähnt lassen, wenn ich nicht aus einer kurzen Angabe P. E. MÜLLER's mit Bestimmtheit zu erkennen glaubte, dass sie auch zu den wenigen Daphnoiden gehört, welche mit Schmuckfarben geziert sind. In der Diagnose der Art heisst es nämlich bei MÜLLER »interdum maculis rosaceis«. Wenn man nun das »bisweilen« hier ebenso verstehen darf, wie es bei Sida verstanden werden muss, so würden bei *Holopedium* rosenrothe Flecke hauptsächlich vor und während der Geschlechtsperiode auftreten. MÜLLER beobachtete die Art im Juni, Juli und August, ZADDACH nur Anfang Juni, und in der

That erwähnt Letzterer Nichts von Rosaflecken, sondern hebt nur »die wunderbare Durchsichtigkeit aller Körpertheile« hervor¹⁾.

Ob die Vermuthung richtig ist, müssen Beobachtungen in Scandinavien, dem Norden von Deutschland, oder in Böhmen entscheiden, wo allein bisher die Art gefunden wurde, seitdem sie durch ZADDACH 1855 in einem Teich bei Königsberg entdeckt worden ist.

Bythotrephes longimanus Leydig.

Die einzige Bemerkung über Farben bei dieser Gattung finde ich bei P. E. MÜLLER in dessen Diagnose der Art: *Bythotrephes Cederströmi* i Schödl. es heisst: »Animal colore coeruleo, rosaceo, luteo insignè«. Ich schliesse daraus, dass der *Bythotrephes* der scandinavischen Länder jedenfalls, in der Färbung von demjenigen unserer Seen recht verschieden ist, wenn er auch sonst so vollkommen mit ihm übereinstimmt, dass MÜLLER seine ursprüngliche Meinung, dass es sich um zwei Arten handle, zurücknahm, und beide Formen für ein und dieselbe Art²⁾ erklärte³⁾.

Die *Bythotrephes* des Bodensees zeigen sich entweder ganz farblos, glasartig durchsichtig, wenn auch nicht so sehr wie *Leptodora*, oder sie sind noch mit einem prachtvollen Ultramarinblau geschmückt, welches sich hauptsächlich in der Umgebung des Mundes findet, an und unter den Mandibeln, an der Innenfläche der Oberlippe, sowie an den verkümmerten Maxillen, und welches sich allmählig in den umgebenden Geweben verliert. Häufig besitzen auch die Beine und zuweilen die ganze Bauchseite des Thieres einen leisen oder stärkeren Anflug desselben Blau, meist mit lebhafterer Tingirung einzelner Stellen, besonders der Beugungsstelle zwischen Thorax und Abdomen. Eine wirklich blaue Färbung etwa der Unterseite oder gar des ganzen Thieres kommt aber im Bodensee nicht vor.

Dieses Blau findet sich bei Männchen und Weibchen, bei Weibchen mit Brut, wie bei solchen mit Wintereiern, ohne dass man sagen könnte, dass es zu allen Zeiten bei einer dieser Categorien stärker ausgebildet wäre als bei den andern. Das Blau fehlt aber ganz oder ist nur als schwächste Andeutung vorhanden im Sommer, es tritt auf gegen

1) ZADDACH, *Holopedium gibberum*, ein neues Crustaceon aus der Familie der Branchiopoden. Archiv für Naturgeschichte, 23. Jahrgang, 4. Bd. 1855.

2) Note sur les Cladocères des grands lacs Suisses 1870. p. 40.

3) Während des Druckes erhielt ich SCHÖDLER's neueste »Mittheilungen zur Diagnose einiger Cladoceren«, nach welchen doch zwei Arten von *Bythotrephes* vorkommen, die sich durch die Gestalt des Schwanzstachels wesentlich unterscheiden. Sitz. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin, 20. Nov. 1877.

den Herbst hin im September, d. h. zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung, und wird von da an immer stärker bis Ende October. Zum Beleg mögen folgende Einzelbeobachtungen dienen.

Am 22. Mai 1877 fischte ich mehrere *Bythotrephes*-Weibchen mit Embryonen im Brutsack, und alle waren krystallhell ohne Spur von Blau, und noch am 23. August desselben Jahres, als schon einzelne junge Männchen auftraten, zeigten die Weibchen kein Blau.

Am 10. October 1877 und ebenso am 26. October 1875 fand ich alle Weibchen prachtvoll blau mit Ausnahme der jüngsten, viele Männchen dagegen waren noch ungefärbt.

Im November endlich schien mir das Verhältniss umgekehrt zu sein, beinahe alle Männchen waren prachtvoll blau, von den Weibchen aber nicht wenige sehr schwach gefärbt, oder auch zwar gefärbt, aber nicht mehr, wie früher, tief blau, sondern lila oder sogar bräunlich-roth oder röthlichbraun; und dann immer nur in der Umgebung des Mundes.

Zu allen Zeiten sind junge Thiere ohne jede Färbung.

Zwischen Weibchen mit Brut- und solchen mit Wintereiern besteht kein constanter Unterschied der Färbung, die einen wie die andern sind bald stärker, bald schwächer gefärbt. Ob auch hier alle Weibchen, welche bis in den October hinein Sommereier hervorgebracht hatten, sodann zur Erzeugung von Wintereiern übergehen, kann ich nicht bestimmt angeben, doch ist es mir wahrscheinlich. Sicher dagegen ist es, dass im October oder November geborene Weibchen häufig sogleich mit der Wintereibildung beginnen.

Polyphemus Oculus O. F. Müller.

Während JURINE mit keinem Wort der höchst auffallenden Buntheit des *Polyphemus Oculus* gedenkt, beschreibt LÉVIN¹⁾ dieselbe ganz gut folgendermassen: »Dieses wunderschöne Thier prangt oft in den glänzendsten Farben. Auf dem hellen, etwas fleischfarbenen Thorax steht das glänzend schwarze Auge mit dem Perlenkranz der strahlenden Linsen eingefasst; die Füsse und der vordere Theil des Rumpfes sind prächtig violett gefärbt, der untere Theil mit dem Eiraum glänzend orangeroth; bei trächtigen Thieren sieht man in letzterem dann noch die schöngrünen Augen der Embryonen als nierenförmige Flecke.«

Dass die Augen der Embryonen nicht als »Schmuckfärbung« mit in Betracht kommen können, versteht sich von selbst, das grüne Pigment derselben geht auch sehr rasch in braunes und schliesslich in

1) Die Branchiopoden der Danziger Gegend. Danzig 1848. p. 43.

schwarzes über; ebenso wenig der gewöhnlich orangefarbige Inhalt des Magens, obgleich auch dieser die Buntheit des Thieres nicht wenig erhöht. Auch die gelbliche oder schwach orangefarbene Totalfärbung gehört nicht hierher, sondern beruht, ähnlich wie bei *Sida* wohl auf directem oder indirectem Einfluss localer Verhältnisse. LEYDIG beobachtete schon, dass die *Polyphemus*-Colonie des Alpsees wasserhell war, während die Bewohner eines Teiches bei Maiselstein »an den Ruderarmen und dem Rücken des Thorax stark grüngelb angefliegen« waren. Die Individuen, welche mir zu Gesicht kamen, stammten alle aus Stümpfen oder grösseren Teichen und zeigten alle eine gelbliche oder orangene Grundfärbung.

Was hier in Betracht kommt ist die constante Auszeichnung bestimmter Körpertheile durch Farben, und hier sind es nach meinen Erfahrungen vor Allem Mund- und Aftergegend, Füsse und Rücken, welche sich vor andern Partien auszeichnen. Mund- und Aftergegend sind meist blau, lila oder rosenroth gefärbt, die drei letzten Fusspaare von der Spitze ab gegen die Wurzel hin mehr oder weniger ausgedehnt blau, violett bis lila, der Rücken, d. h. die Aussenfläche des Brutsackes bei Weibchen mit Wintereiern auf der Vorderseite violett, rosenroth oder auch mennigroth, auf der Hinterfläche blau. Bei Weibchen mit Sommereiern oder Embryonen zeigt der Brutsack häufig keinen besonderen Farbenschmuck, höchstens ist er nach vorn zu etwas gelblich oder meergrünlich angehaucht. Es besteht also bei dieser Art ein constanter Färbungsunterschied zwischen den geschlechtlich und den parthenogenetisch sich vermehrenden Weibchen. Die Männchen sind auch immer schwächer gefärbt als die Weibchen mit Wintereiern, insofern ihnen das Roth auf dem Rücken fehlt, während sie den blauen Anflug auf der Hinterseite des Rückens (der Schale) oft ebenso stark aufweisen, als diese Weibchen.

Ganz junge Thiere entbehren der Farben, welche indessen zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung schon sehr bald zum Vorschein kommen; ich habe oft zu dieser Zeit sehr kleine Weibchen, welche ihre Wintereier noch im Ovarium trugen, bereits stark gefärbt gesehen.

Anders zur Zeit der ausschliesslich parthenogenetischen Fortpflanzung, zu welcher selbst trüchtige junge Thiere nur schwache Färbung aufweisen.

Ich erwähne noch ausdrücklich, was ich an einem andern Orte ¹⁾

1) Verhandlungen der 50. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte zu München. München 1877.

schon kurz dargelegt habe, dass *Polyphemus* in Süddeutschland zwei Mal jährlich zur sexuellen Fortpflanzung gelangt, nämlich Ende Juni und Ende October oder im November. In beiden Sexualperioden zeichnen sich die Sexualweibchen durch grössere Buntheit vor den parthenogenesirenden aus.

Eurycercus lamellatus O. F. Müller.

Meines Wissens hat bisher Niemand bemerkt, dass auch dieser Riese unter den Lynceiden constante Farbenflecke besitzt. Sie sind auch in der That so unbedeutend, dass sie nur im Hinblick auf eine bestimmte Fragestellung von Interesse sein können.

Die Weibchen dieses horngelben oder gelbbraunen Thieres zeigen nämlich in erwachsenem Zustand regelmässig zwei blaue Flecke auf dem Rücken zwischen der Verschlussfalte des Brutraums und den Schwanzborsten. Die Flecke schwanken in Grösse und Stärke der Farbe. Oefters sind zugleich noch andere Theile des Thiers diffus blau gefärbt, so die Borsten, welche den Schalenrand umsäumen, der Fettkörper, welcher Magen und Därm umspinnt, die kugligen Zellen, welche dem Rectum äusserlich anhängen; in einzelnen Fällen hat auch das vordere Beinpaar einen blauen Anflug.

Immer aber sind es nur die Weibchen, welche blaue Färbungen zeigen, die Männchen, deren ich Anfang November ziemlich viel gemustert habe, besitzen in der Regel keine Spur davon und nur sehr selten einen leisen, kaum bemerkbaren Anflug an denselben Stellen des Rückens, an welchen sie beim Weibchen regelmässig auftreten.

Grosse Weibchen dagegen haben die Färbung immer und zwar sowohl in den rein parthenogenesirenden Generationen des Vorsommers (z. B. am 22. Mai), als in den Sexualweibchen des November. Ich erkläre mir dies daraus, dass die enormen Weibchen, welche man einzeln im Frühjahr findet, überwinterte Individuen sein werden. Eine solche Körpergrösse kann nur bei längerer Lebensdauer erreicht werden.

Daphnella.

Bei dieser Gattung sind bisher keine Farben beobachtet worden, und auch ich fand die im Bodensee in zahlloser Menge lebende *Daphnella brachyura* stets krystallhell und völlig farblos.

Um so mehr war ich überrascht, als ich in den ersten Tagen des Juli dieselbe Art in einem Sumpf ganz in der Nähe des Bodensees gefärbt wiederfand. Diese Sumpfdaphnella zeigte nicht blos den gelblichen Gesammtton, wie ich ihn oben für die Sumpfcolonien von *Sida* und *Polyphemus* hervorgehoben habe, sondern es besaßen fast alle

Exemplare ausserdem noch einen mehr oder minder starken grünlichen oder kobaltblauen Anflug der ganzen Unterseite, hauptsächlich der Beine, viele auch diffuse blaue Färbung um den After herum.

Die Thiere befanden sich in ihrer Sexualperiode, viele Weibchen trugen zwar noch Embryonen, ebenso viele aber schon Wintereier und auch die Männchen waren zahlreich vorhanden. Männchen und alle Weibchen zeigten die gleiche Färbung.

Ob dieselbe bei dieser Sumpfcolonie früher oder später im Jahr weniger stark ausgeprägt ist oder ganz fehlt, habe ich bisher nicht entscheiden können.

Daphnia Pulex.

Zum Schlusse erwähne ich noch, dass auch bei solchen Arten, die niemals besondere Farbenflecken aufweisen, doch unter Tausenden einmal ein einzelnes Individuum vorkommt mit bunter Färbung einzelner Theile.

So beobachtete ich im Juli ein Männchen von *Daphnia Pulex*, bei welchem das Bindegewebe in der Umgebung des Vas deferens lebhaft anilinblau gefärbt war, und um dieselbe Zeit ein Weibchen, bei welchem mehrere der blasigen Epithelzellen des Ovariums mit diffusum Blau erfüllt waren.

Es können also bunte Pigmente ganz sporadisch bei sonst ungefärbten Arten als individuelle Variation auftreten.

Schlüsse.

Wenn ich jetzt dazu schreite, die vorgelegten Thatsachen zu verarbeiten, um zu einem bestimmten Schluss über die Bedeutung jener Färbungen zu gelangen, so will ich gleich von vornherein das oben schon angedeutete Resultat meiner Reflexion als These hinstellen und den Beweis dafür zu leisten versuchen.

Ich halte dafür, dass die bunten Zeichnungen bei den Daphnoiden ursprünglich secundäre Geschlechtscharacterere waren, und dass ihre Entstehung auf geschlechtliche Züchtung bezogen werden muss.

Die Gründe, welche mich zu dieser Ansicht bestimmen, sind zuerst negative: eine andere Deutung der betreffenden Färbungen kann nicht gegeben werden. Dass es sich nicht etwa um sympathische Färbungen handelt, liegt auf der Hand, da die Thiere durch ihre Buntheit ohne Frage auffallender werden. Ebenso wenig kann es sich um eine Schreckzeichnung oder auch um Widrigkeitszeichen handeln, denn alle diese Thiere, bunte

wie nicht bunte, werden massenhaft von andern vertilgt, Immunität vor Verfolgern giebt es in dieser Sphäre nicht. Gar manches Mal sah ich herrlich blaue *Bythotrephes* von andern, stärkeren Individuen ihrer eignen Art verspeist werden! Um schliesslich alle Möglichkeiten zu erschöpfen, so kann hier auch von irgend einer Art von Mimicry nicht die Rede sein, da es weder leblose Gegenstände, noch Pflanzen, noch Thiere im Wasser giebt, mit welchen Daphnoiden durch ihre Farbenflecke Aehnlichkeit erhielten.

So bliebe denn gar Nichts übrig, als die Annahme, die Farbenflecke seien bedeutungslos, seien etwa die Reaction des Organismus auf bestimmte äussere Einflüsse, oder auch die nothwendige Folge seiner innern Constitution, oder schliesslich die Folge und begleitende Erscheinung gewisser Entwicklungszustände seiner Constitution, also etwa der Reifung der Fortpflanzungsorgane.

Dass die erste dieser Hypothesen nicht haltbar ist, lässt sich leicht zeigen. Wohl ist es richtig — und es wurde oben bereits mehrfach darauf Nachdruck gelegt — dass äussere Einflüsse die Färbung gewisser Daphnoiden verändern können. So ist die *Syda crystallina* der kleinen, pflanzenreichen Gewässer (Sümpfe, Teiche) gelblich gefärbt, während dieselbe Art in Seen krystallhell und farblos ist, und ganz ebenso verhält es sich mit *Polyphemus*, mit *Daphnella brachyura* und wie ich hinzufüge mit *Simocephalus vetulus* und *serrulatus*. Mag nun diese Abänderung der Totalfärbung auf directem oder indirectem Einfluss der veränderten Lebensbedingungen beruhen, jedenfalls hat sie eine ganz andere Bedeutung, als die bunten Flecken und Färbungen einzelner Körperteile, denn diese bleiben gleich, mögen die Thiere im Sumpf oder im See leben, oder genauer sie bleiben bestehen, wenn sie auch in der Qualität der Färbung vielfach variiren können. Offenbar sind die meisten dieser Schmuckfärbungen — ich anticipire die Bezeichnung — sehr variabel, aber so, dass durchaus keine bestimmte Beziehung der Farbennüancen zu bestimmten äussern Bedingungen zu erkennen ist. Wenn die *Sida* des Bodensees im October rosenrothe Flecke am Bauch hat, die des Alpees aber durchweg nur blaue, so kann das gewiss nicht aus verschiedenen äussern Lebensbedingungen hergeleitet werden, da dieselben eben — so weit wir es beurtheilen können — gleich sind. Und wiederum besitzen die krystallhellen Siden des Alpees genau dieselben blauen Flecke, wie die gelblichen Siden, welche in den Teichen und Sümpfen am Bodensee leben. Der Schluss ist unvermeidlich, dass die Schmuckfarben relativ unabhängig sind von den äussern Bedingungen, dass sie nicht durch dieselben hervorgeru-

fen sein können. Absolut unabhängig brauchen sie deshalb nicht zu sein, wie ich denn z. B. in dem kleinen, dunkeln Moorwassersee des Schwarzwaldes, dem Titisee, die Siden Mitte October zwar alle einigermassen mit Blau geschmückt fand, aber durchaus nicht so leuchtend und brillant, wie anderwärts.

Wenn aber die zweite mögliche Ansicht geltend gemacht werden sollte, nach welcher die Schmuckfarben Ausfluss der allgemeinen Constitution der Thiere sein sollten, so würde unverstanden bleiben, warum dieselbe Art im Frühjahr schwach oder selbst gar nicht gefärbt ist, im Herbst aber so auffallend. Wollte man hier wieder auf äussere Einflüsse zurückgreifen und etwa die niedere Temperatur u. s. w. des Herbstes dafür verantwortlich machen, unter deren Einfluss allein die betreffende Constitution Farben hervorbringe, so muss an die Arten mit zwei Sexualperioden erinnert werden, vor Allem an Polyphemus, der in seiner ersten Sexualperiode (Ende Juni) gerade eben so brillant gefärbt ist, als in der zweiten im November.

Wenn überhaupt die Schmuckfarben nothwendiger Ausfluss der Constitution der betreffenden Arten wären, so liesse sich kaum begreifen, dass nahe verwandte Arten gerade im Punct der Farben so weit auseinander weichen können, wie z. B. die bunte *Sida crystallina* und die als Bewohnerin der Seen ganz farblose *Daphnella brachyura*. Dass bei so ähnlichen und so nahe verwandten Thieren die gesammte chemisch physikalische Constitution sehr ähnlich ist, muss wohl angenommen werden, warum verhalten sie sich nun gerade im Puncte der Farben so verschieden?

Wollte man aber zu der letzten Ausflucht greifen und die Schmuckfarben als Ausfluss der Fortpflanzungsfähigkeit betrachten, als correlative Reaction der Haut auf den Zustand der Reife bei Ovarien oder Hoden, so stünde dem entgegen, dass im Frühjahr und Sommer die meisten Weibchen schon trüchtig sind, ehe noch eine Spur von Schmuckfarbe an ihnen vorhanden ist. So bei *Sida* und bei *Bythotrephes*.

Damit bin ich zu dem positiven Theil meiner Beweisführung gelangt, denn offenbar spricht für meine Auffassung vor Allem der Umstand, dass bei den meisten der bunten Arten die Buntheit am prägnantesten und extremsten während der Sexualperioden auftritt. So bei den eben genannten beiden Arten. Freilich wäre es noch viel beweisender, wenn alle parthenogenesirenden Weibchen der bunten Farben entbehrten und nur die Sexualweibchen und die Männchen gefärbt wären. Dies kann aber schon aus dem Grund nicht erwartet werden, weil die Sexualweibchen

in sehr vielen Fällen dieselben Individuen sind, welche vorher parthenogenetisch sich fortpflanzten. Besonderes Gewicht darf man dann gewiss noch dem Umstand beilegen, dass wenigstens in einem Falle, bei Polyphemus nämlich, die höchste Potenz der Buntheit ganz constant nur an den Sexualweibchen auftritt, während die gleichzeitig und an denselben Orten lebenden parthenogenesirenden Thiere ohne Ausnahme weniger bunt gefärbt sind.

In allen übrigen Fällen freilich ist die Buntheit der Weibchen ganz dieselbe, mögen sie in Parthenogenese oder in sexueller Fortpflanzung begriffen sein — aber nur während der Sexualperiode oder der ihr unmittelbar vorausgehenden Zeit, nicht zur Zeit der rein parthenogenetischen Fortpflanzung. Während dieser letzteren treten die Schmuckfarben bei allen Arten mit Ausnahme von *Latona setifera* schwächer hervor, sie fehlen häufig ganz und erreichen nur ausnahmsweise in einzelnen Individuen dieselbe Stärke, wie zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Aber auch das Fehlen der bunten Farben in der Jugend, wie es bei den meisten Arten festgestellt wurde, spricht dafür, dass wir es hier mit einer Erwerbung des geschlechtsreifen Thieres zu thun haben, und es steht durchaus nicht in Widerspruch damit, dass die Schönheit mit dem Alter immer noch zunimmt, obgleich die Geschlechtsreife, die ja bei beiden Geschlechtern sehr früh eintritt, längst erreicht ist. Ganz dasselbe findet sich auch bei Vögeln, z. B. beim Pfau und einigen Paradiesvögeln¹⁾. Man kann auch nicht daran denken, das Fehlen der Farben in der Jugend durch die Annahme zu erklären, dass der jugendliche Körper unfähig sei, bunte Farben hervorzubringen, denn *Latona setifera* zeigt schon an den jüngsten Individuen die charakteristischen Pigmentflecke.

Bedenklich für meine Auffassung könnte der Umstand erscheinen, dass bei fast allen bunten Daphnoiden beide Geschlechter beinahe gleich gefärbt sind. Man ist so gewöhnt, vor Allem nur solche Fälle auf geschlechtliche Zuchtwahl zu beziehen, in denen das eine Geschlecht brillanter gefärbt ist als das andere, dass man leicht vergisst, wie häufig die Uebertragung der Buntheit von einem Geschlecht auf das andere stattfindet. Jene Arten zeigen das evident, welche zwar in beiden Geschlechtern gleich brillant sind, aber eine Reihe nächst verwandter Arten besitzen, bei denen nur das eine Geschlecht dieselbe Art brillanter Färbung besitzt. DARWIN hat eine ganze Anzahl solcher Fälle gesammelt.

1) Siehe: DARWIN, Abstammung des Menschen etc. 3. deutsche Aufl. 1875, Bd. II. p. 200.

Im Grunde verhält es sich nun bei den Daphnoiden ganz ähnlich. Vollständige Gleichheit der Geschlechter findet sich auch hier keineswegs bei allen Arten, geringe Verschiedenheiten kommen bei *Polyphemus* vor und bei *Eurycerus lamellatus* ist die Schmuckfärbung sogar auf das weibliche Geschlecht beschränkt. Allerdings sind meist die Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern kaum wahrnehmbar, und auch bei *Polyphemus* zu gering, als dass allein auf sie die Entstehung durch sexuelle Züchtung angenommen werden dürfte. Aber wenigstens als eine Instanz gegen diese Annahme kann die Uebereinstimmung der Geschlechter nicht verwerthet werden.

Ich bin auch mit meinen Gründen für dieselbe noch nicht zu Ende, glaube vielmehr als letzten, aber nicht schlechtesten Grund den Sitz der Schmuckfarben anführen zu dürfen.

Was mag es für eine Ursache haben, dass bei zwei so ähnlichen und nahe verwandten Thieren, wie *Sida crystallina* und *Latona setifera* die Färbung an so verschiedenen Körpertheilen sich befindet? Bei *Latona* ist vorwiegend die Oberseite des Körpers bunt, bei *Sida* vorwiegend die Unterseite, bei *Latona* ist die ganze Pracht der Farben auf der Schale und der Oberseite der Ruderarme angebracht, bei *Sida* hat die Schale nur einige braune Flecke und auch diese nur in der Nähe des untern Randes, bei *Latona* sind Bauch und Beine schmucklos, während bei *Sida* gerade hier alle Mittel angewandt erscheinen, um möglichste Buntheit zu erzielen. Wahrlich es wäre erstaunlich, wenn das blosser Zufall wäre und noch erstaunlicher, wenn es der blosse Ausfluss der physischen Constitution beider Arten sein sollte, denn diese ist eben in allem Andern so ähnlich, dass man nicht begriffe, warum nur gerade in diesem Punkte solch ein Gegensatz!

Sobald wir aber annehmen, die Buntheit sei ein Schmuck, erworben von einem Geschlecht zur Anlockung des andern, so erklärt sich dieser Gegensatz sehr leicht. Wenn ein Schmuck wirken soll, muss er sichtbar angebracht sein. Nun besitzt *Sida* bekanntlich ein Haftorgan im Nacken, mittelst dessen sie sich festsetzt; dem Beschauer wendet sie dann nur die Bauchseite zu. *Latona* aber entbehrt eines besondern Haftorgans, obgleich auch sie die Gewohnheit hat, sich zu setzen. Sie sitzt aber auf der breiten Bauchfläche und wendet somit dem Beschauer den Rücken zu! Gesetzt, es hätten die Weibchen dieser Arten mit Farben geschmückt werden sollen, um die sie umschwärmenden Männchen anzuziehen, so durften diese Farben bei *Latona* nur auf der oberen, bei *Sida* nur auf der unteren Körperseite angebracht werden, das Umgekehrte wäre nutzlos gewesen.

Noch erwähne ich die mehr oder weniger bunte Färbung der

weiblichen Geschlechtsöffnung bei Sida, obgleich ich darauf keinen beweisenden Werth lege.

Bei Thieren, die wie Polyphemus und Bythotrephes nur schwimmen und niemals festsitzen, kann man nicht erwarten, dass nur die eine Körperfläche die Schmuckfarben trüge, und wenn dies dennoch der Fall ist, wie wenigstens beim Bythotrephes unserer Seen nur die Unterseite blau angelaufen ist, so spricht das an und für sich weder für noch gegen meine Deutung. Erst wenn man den Begattungsact selbst genau beobachtet hätte und besonders die einleitende Bewerbung zu demselben, würde man entscheiden können, ob die Unterseite des einen Geschlechtes etwa stets dem Auge des andern Individuum zugekehrt ist, ob somit die Localisirung der Färbung eine fernere Stütze ihrer Auffassung als eines geschlechtlichen Reizmittels abgibt. Ich glaube, ein einziges Mal die Begattung des Bythotrephes gesehen zu haben (am 30. October 1874). Ein Weibchen mit zwei zum Ablegen fertigen Wintereiern im Brutsack schwamm mit einem Männchen umher, welches es mit den Fangbeinen so festhielt, dass — wenn ich nicht irre — der Rücken des Männchens dem Bauch des Weibchens zugekehrt war. Da ich neuerdings die Erfahrung gemacht habe, dass grosse Bythotrephes-Weibchen nicht selten in der Gefangenschaft kleinere ihrer Artgenossen fangen und dann ganz in der beschriebenen Lage das Opfer verzehren, so würde ich jetzt geneigt sein, jene Beobachtung auch in dieser Weise zu deuten, wenn nicht damals ein öfteres Loslassen des Weibchens stattgefunden hätte, worauf sich dann die beiden Thiere umkreisten, und wenn ich nicht mir besonders angemerkt hätte, dass nach Einfangen der Thiere und eingetretener Trennung derselben »der Penis des Männchens fadenförmig verlängert gewesen und aus demselben eine Samenzelle von geldbeutel förmiger Gestalt getreten gewesen sei.«

Ehe ich nun zur Untersuchung schreite, in welcher Weise man sich den Process der geschlechtlichen Züchtung in diesem Falle vorzustellen habe, muss ich noch einen oben schon halb zurückgewiesenen Einwurf besprechen, den man meiner Auffassung machen könnte. Er liegt in der Frage: Warum sind die parthenogenesirenden Weibchen ebenfalls mit Farben geschmückt? Man kann sich unmöglich mit der Antwort begnügen: »Weil es dieselben Individuen sind, welche sich später geschlechtlich fortpflanzen.« Einmal ist es nicht für alle bezüglichen Arten nachgewiesen, dass dieselben Individuen von einer Fortpflanzungsart zur andern übergehen und zweitens giebt es auch bei Sida, für welche ich dies allerdings feststellen konnte, doch immer zahlreiche Individuen, ja ganze Generationen,

welche sterben, ehe die Periode der sexuellen Fortpflanzung für die Art herangekommen ist. Warum sind nun auch diese mehr oder minder mit Farben geschmückt? Sollte man nicht erwarten, dass wie bei gewissen Fischen das Hochzeitskleid erst zur Hochzeit angelegt werde?

Man kann natürlich leicht darauf antworten, dass es sich hier um Uebertragung des von einer Generation erworbenen Characters auf die übrigen handle, allein warum hat diese Uebertragung stattgefunden? Legen doch jene Fische und so manche andere Thiere das Hochzeitskleid alljährlich an und wieder ab!

Ich glaube, die Antwort darauf lautet einfach: die Uebertragung des Hochzeitkleides auf die nicht hochzeitenenden Individuen hat stattgefunden, weil sie nicht verhindert wurde, weil weder äussere noch innere Gründe oder Ursachen vorhanden waren, welche der Uebertragung entgegenstanden¹⁾. Das ist freilich nur eine Vermuthung, aber eine sehr wahrscheinliche, sobald als feststehend angenommen werden darf, dass die Thatsache der Vererbung auf innern Ursachen beruht, auf Gesetzen, die in der Natur der Organismen selbst liegen. Daran kann man — wie mir scheint — nicht gezweifelt werden, ist dies aber richtig, so folgt daraus, dass die Tendenz zur Uebertragung der älterlichen Charactere überall und immer und in Bezug auf jeden Character vorhanden sein muss, dass somit in jedem einzelnen Falle, in welchem sie nicht zur Ausführung gelangt, innere oder äussere Ursachen die Uebertragung verhindert haben müssen. Es giebt keine Naturgesetze, welche die Ausnahmen schon in sich trügen, diese entstehen vielmehr nur durch das Entgegenwirken anderer Kräfte, und diese zu bestimmen, das wäre die Aufgabe einer Vererbungslehre.

Es verlangen somit nicht diejenigen Fälle eine weitere Erklärung, in welchen die Uebertragung erfolgte, sondern vielmehr diejenigen, in welchen sie nicht erfolgte!

Solche Hemmungsursachen der Vererbung müssen nun in letzter Instanz immer innere sein, und dass dieselben sehr feiner

1) Nur scheinbar widerspricht diese Auffassungsweise der Anschauung DARWIN'S, nach welcher das Vererbtwerden oder Nichtvererbtwerden eines Characters darauf beruht, dass in dem einen Falle ein anderes »Vererbungsgesetz« zur Anwendung kam, als in dem andern. Diese »Vererbungsgesetze« sind offenbar nur Hilfsausdrücke, die von DARWIN gebraucht werden, weil das eine grosse Grundgesetz, welches allen diesen verschiedenen »Vererbungsformen« zu Grunde liegen muss, noch nicht erkannt ist.

und für uns vorläufig unfassbarer Natur sind, beweist die scheinbar ganz willkürliche Art, in welcher verschiedene Charactere bei den Individuen derselben Art bald vererbt, bald nicht vererbt werden¹⁾. Gerade dieser Umstand aber giebt dem Eingreifen äusserer Verhältnisse Raum, indem nun also derselbe erworbene Character von verschiedenen Individuen in verschiedener Stärke vererbt wird. Die folgende Generation muss in Bezug auf den betreffenden Character variiren und eine Auswahl unter den Individuen derselben wird stattfinden können. Auf diese Weise und in diesem Sinne wird man demnach auch von äussern Hemmungsursachen der Vererbung reden können.

So wäre es ganz wohl denkbar, dass es Thiere gäbe, deren Geschlechtsindividuen ein Hochzeitskleid besässen, während die parthenogenesirenden Generationen dieses Farbenschmucks vollständig entbehrten, und zwar würde dies dann so kommen können, wenn die auffallende Färbung den Thieren zum Nachtheil gerieth. Naturzüchtung würde dieselbe nur da zur Entfaltung kommen lassen, wo sie aus andern Gründen vortheilhaft wäre, also bei der Wettbewerfung der Geschlechter umeinander und auch dann nur, insoweit dadurch nicht die Existenz der Art gefährdet würde. Es wäre wohl möglich, dass hierin die Ursache liegt, weshalb viele männliche Fische ihr Hochzeitskleid wieder ablegen und weshalb dasselbe nicht längst bei einigen derselben auf die jüngeren Stadien der Ontogenese hinabgerückt ist. Jedenfalls hat bei den Schmetterlingen sehr häufig die Uebertragung der männlichen Schmuckfarben auf die Weibchen nicht oder nur unvollkommen stattgefunden, wegen der grösseren Schutzbedürftigkeit der Letzteren²⁾.

In vorliegendem Falle wäre also zu entscheiden, ob irgend ein Grund auffindbar ist, der die Uebertragung des Hochzeitskleides auf

1) Oder auch die ausserordentliche Ungleichheit, mit welcher der gleiche Character bei verschiedenen nahe verwandten Arten von einem Geschlecht auf das andere vererbt wird, wie dies DARWIN so schön an einigen besonders schlagenden Beispielen dargelegt hat, z. B. an der Schwanzlänge der weiblichen Fasanenarten, welche bald der des Männchens gleichkommt, bald mehr oder weniger kürzer ist, ohne dass ein constantes Verhältniss zwischen der Schwanzlänge beider Geschlechter besteht, und ohne dass natürliche Zuchtwahl als Ursache angenommen werden könnte. »Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl«, deutsch von V. Carus, 3. Auflage 1875. II. p. 154.

2) Siehe DARWIN: Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl, 3. Auflage I. p. 405; vergleiche auch meine Beobachtungen über das Eierlegen der Bläulinge in meiner Schrift: »Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung«. Leipzig 1872, p. 857.

die übrigen Generationen verhindern könnte. Dass ein solcher nicht vorhanden sein muss; geht natürlich weit sicherer eben aus der Thatsache hervor, dass die Färbung sich übertragen hat, als daraus, dass wir nicht im Stand sind, solche Ursachen aufzufinden. Ohne die Kenntniss dieser Thatsache würden wir vielleicht geneigt gewesen sein, den Farbenschmuck von *Sida* und *Latona* für verrätherisch und also nachtheilig zu halten; dass er es nicht ist, liegt vielleicht daran, dass alle diese Farbenflecke bei auffallendem Lichte weniger leuchtend erscheinen, als bei durchfallendem; beide Arten sitzen aber sehr viel und werden dann wesentlich nur bei auffallendem Lichte gesehen, während des Schwimmens aber ist die Bewegung ihres Körpers allein schon so verrätherisch, dass die Farbenflecke wenig mehr schaden können. Wenn *Latona* auf dem Schlamm sitzt, der ihr gewöhnlicher Aufenthalt ist, kann sie das menschliche Auge wenigstens nur sehr schwer auffinden.

Wenn dies richtig ist, so lässt es sich auch verstehen, warum völlig durchsichtige Daphniden wie *Leptodora* ganz ohne Schmuckfarben geblieben sind. Denn diese besitzen einen so hohen Grad von Durchsichtigkeit, dass selbst die Schwimmbewegung sie nur selten sichtbar werden lässt, während dieser ihrem räuberischen Leben so nothwendige Vortheil durch irgend welche bunte Flecke sofort verloren gehen würde. Bei dem ebenfalls räuberischen *Bythotrephes* und noch mehr bei *Polyphemus* verhält es sich damit anders; sie wären beide auch ohne jede Färbung leicht beim Schwimmen zu sehen, weil sie massiger und schon deshalb weniger durchsichtig sind. Als Ersatz dafür besitzen sie aber eine leichtere und relativ wohl auch raschere Beweglichkeit.

Mir scheint gerade der Umstand für meine Auffassung zu sprechen, dass auch die parthenogenetischen Generationen bunte Farben tragen und zwar deshalb, weil sie ungleich stark und gegen den Anfang der ganzen jährlichen Generationsfolge hin in abnehmender Stärke gefärbt sind.

Vollkommen deutlich lässt sich erkennen, von welchem Punkte die Färbung ausgegangen ist und zwar in der doppelten Stufenleiter der individuellen Entwicklung und der Generationsfolge. Ich habe früher an der Zeichnung und Färbung der SpHINGIDEN-Raupen nachzuweisen versucht, dass die im letzten Stadium der Ontogenese erworbenen Charactere im Laufe der Generationen allmählig auf die jüngeren Stadien übertragen werden und konnte dies besonders auch dadurch stützen, dass ein und derselbe Gattungscharacter, z. B. die weisse Längslinie (Subdorsale) bei der einen Art

bis in das jüngste Stadium zurückgerückt war, bei der andern nur in das vorjüngste u. s. w. Ganz dieselbe Erscheinung wiederholt sich bei den Schmuckfarben der Daphnoiden. Bei den meisten treten sie erst mit der Fortpflanzungsfähigkeit auf, aber nicht gleich in voller Stärke, sondern mit dem Alter des Thieres zunehmend, so bei den Weibchen der Sexualperiode bei *Sida*, *Polyphemus*, *Bythotrephes*. Bei andern erscheinen sie noch später, nämlich nicht gleich bei Eintritt der Geschlechtsreife, sondern erst einige Zeit nach derselben, bei weiterem Heranwachsen des Individuums; so bei den Weibchen von *Sida* und von *Bythotrephes* zur Zeit der reinen Parthenogenese.

Nur bei der einzigen *Latona* sind die Schmuckfarben in der Ontogenese bis in das jüngste Stadium zurückgerückt, sie treten schon an eben geborenen Individuen auf, wie sie denn auch bei erwachsenen Thieren am wenigsten Schwankungen aufweisen; sie sind also zu einem völlig constanten Character der Art geworden und bei dieser Art allein scheinen auch alle Generationen gleich stark gefärbt zu sein, so dass also hier die Uebertragung auf alle Entwicklungsstufen und auf alle Generationen stattgefunden hat.

In voller Uebereinstimmung damit hat bei den übrigen Arten, bei welchen die jugendlichen Thiere durchweg noch ungefärbt sind auch die Uebertragung auf die parthenogenetischen Generationen nur unvollkommen, mehr oder weniger weithin stattgefunden, am weitesten bei *Polyphemus*, dessen Mai-Generationen schon beinahe ebenso bunt sind als die späteren, weniger weit bei *Bythotrephes* und *Sida*, deren Frühjahrgenerationen fast ganz der Schmuckfarben entbehren. Dass gelegentlich auch unter Letzteren einmal ein stärker gefärbtes Individuum unter ihnen vorkommt, kann nicht überraschen, da dergleichen Uebertragungen nothwendig immer in gewissen Schwankungen sich vollziehen müssen. Das lehrt schon die Entwicklungsgeschichte der Raupenzeichnung und -Färbung, wo auch neu erworbene Charactere, z. B. die dunkle Farbe früher grüner Raupen bei ihrem Zurückrücken auf die jüngeren Stadien der Ontogenese diese Stadien variabel machen. GIARD hat kürzlich mitgetheilt, gestützt auf ein grösseres Beobachtungsmaterial, dass dies bei gewissen Arten noch mehr der Fall sei, als ich es beobachtet hatte¹⁾. So kann es nicht Wunder nehmen, wenn wir

1) Ich hatte für *Chaerocampa Elpenon* angegeben, dass in der grossen Mehrzahl der Fälle das grüne Jugendkleid erst nach der vorletzten (nicht der letzten, wie GIARD irrtümlich citirt) Häutung mit dem braunen Kleid verwechselt werde und dass ich nur in einem Falle die braune Färbung schon im vorhergehenden (dem vierten) Stadium beobachtet hätte. GIARD theilt jetzt mit,

bei *Sida* und *Bythotrepes* die jüngeren Stadien der Ontogenese und ebenso die ersten Generationen des Jahrescyclus noch variabler finden, als die ältesten Stadien und die letzten Generationen. Denn dass auch diese letzteren ziemlich beträchtlichen Variationen unterliegen, geht aus den oben mitgetheilten Thatsachen an *Sida*, *Polyphemus* und *Bythotrepes* zur Genüge hervor. Wie könnte es auch anders sein, wenn diese Pigmentirungen wirklich durch geschlechtliche Zuchtwahl entstanden sind. Die völlige Ausgleichung der ursprünglich noch viel grösseren individuellen Differenzen kann erst allmähig im Laufe langer Zeiträume eintreten. Nur bei *Latona* ist sie thatsächlich bereits eingetreten; diese Art zeigt einen so hohen Grad von Constanz, als man ihn bei secundären Geschlechtscharacteren nur erwarten kann, und wenn wir bei den anderen Arten aus ihrer grossen Variabilität auf eine relativ neue Erwerbung der Schmuckfarben schliessen, so müssen wir bei *Latona* dieselben als ein älteres Besitzthum der Art auffassen.

Hier stellt sich aber ein Einwurf entgegen, der auf den ersten Blick sehr bedenklich scheint.

Wenn wirklich die fraglichen Färbungen als geschlechtliche Reizmittel, somit also bei der geschlechtlich sich fortpflanzenden Generation entstanden, von dort aber auf die andern Generationen vererbt worden sind, warum vererbten sie sich nicht zunächst und somit also auch am stärksten auf die folgende Generation? warum finden wir nicht die von den Geschlechtsthieren direct abstammende Frühjahrsgeneration am buntesten?

Thatsächlich verhält sich die Sache gerade umgekehrt, die Frühjahrsgenerationen sind gerade die am schwächsten gefärbten, aber bei näherer Betrachtung sieht man bald, dass es sich auch der Theorie nach so verhalten muss, denn wir haben es hier mit cyclischer Fortpflanzung zu thun und die einzelnen Generationen eines Cyclus verhalten sich in Bezug auf Vererbung wie die einzelnen Entwicklungsstadien in der Ontogenese des Individuums. Wie für diese letzteren das Gesetz der homochronen Vererbung gilt, so auch für die Stadien eines Cyclus, d. h. neuerworbene Charactere treten durch Vererbung zunächst nur in dem Stadium auf, in welchem sie erworben wurden; werden sie aber allmähig auch auf andere Stadien übertragen, so sind es immer die zunächst vor-

dass diese Raupen »prennent des teintes variées bien avant la dernière (!) mue et à des époques variables«. Siehe: *Revue scientifique* vom 22. Sept. 1877, p. 303, sowie meine »Studien zur Descendenztheorie« II, Leipzig 1876, p. 13.

hergehenden, auf welche sie zuerst gewissermassen zurückrücken. Man könnte dies das Gesetz der retrograden Vererbung nennen oder auch das Zurückrücken der Charactere bei der Vererbung¹⁾. So allein kann es erklärt werden, wenn wir sehen, dass die Jugendstadien von *Bythotrephes* und *Sida* noch ohne Farben sind oder dass das Braun der Raupe unseres Weinschwärmers nur in den letzten Stadien des Raupenlebens auftritt, und keineswegs etwa vom letzten Stadium, in welchem es doch erworben wurde, nun auf das erste (jüngste) der folgenden Generation sich überträgt. Wir können dieses empirische Gesetz uns auch ganz wohl einigermaßen plausibel machen. Wenn z. B. bei einer Raupe sich im letzten Stadium das bisherige Grün in Braun umgewandelt hat, so kann dies nur dadurch geschehen sein, dass gegen dieses Stadium hin sich eine Disposition zu veränderten chemischen Umsetzungen in der Pigmentschicht der Haut einstellt, die eben die Farbenveränderung mit sich führt. Diese Disposition muss durch allmähliche Umgestaltung des bisherigen Stoffwechsels der Haut hervorgerufen werden, denn eine plötzliche Umkehrung desselben ist nicht denkbar. Es muss also ein vorbereitendes Stadium dem sichtbaren Wechsel der Farbe vorhergehen, ohne welches der Wechsel nicht eintreten kann. Nun ist es zwar wohl denkbar, dass diese Vorbereitungszeit von Generation zu Generation sich etwas abkürzt, dass somit auch die neue Färbung etwas früher eintritt, nicht aber, dass sie ohne Weiteres auf das entfernteste Stadium, nämlich auf das der Eientwicklung übertragen werde. Gerade bei der Raupe ist es von selbst klar, dass in der That das jüngste Stadium am weitesten von der neuen Erwerbung abliegt, denn die erwachsene Raupe muss erst zum Schmetterling werden, ehe sie wieder zum Ei und Embryo werden und wieder Raupengestalt annehmen kann. Wenn sich also dies neuerwerbene Braun auf das folgende Stadium durch Vererbung ausbreiten könnte, so müsste es beim Schmetterling zu Tage treten. Hier liegt die Absurdität einer solchen Erwartung klar vor, aber auch bei den Daphnoiden folgt doch nur scheinbar das jüngste Lebensstadium auf das älteste der vorhergehenden Generation. In Wahrheit folgt vielmehr zuerst das des befruchteten Eies, dann die verschiedenen Embryonalstadien und erst nach diesen folgt das Stadium des freilebenden jungen Thieres. So wenig nun Jemand erwarten wird, dass das Ei die rothen Pigmentflecke des erwachsenen Thieres erben werde, weil solche Flecke einen fertigen

1) Vergl. meine »Studien zur Descendenztheorie« II. Leipzig 1876, p. 69 u. folgende.

Organismus voraussetzen, weil also gar keine Möglichkeit vorliegt, die etwa vererbte Tendenz zur Hervorbringung von Pigmentzellen hier activ werden zu sehen, ganz ebenso — nur nicht ganz so grass und augenfällig — steht es in allen folgenden Embryonalstadien. Aber auch die Jugendstadien des aus dem Ei geschlüpften Thieres können unmöglich die Erbschaft des letzten Stadiums übernehmen, denn wenn jetzt auch die Gewebe, in denen sich Farbstoffe ablagern könnten, vorhanden sind, so haben sie doch noch nicht die zur thatsächlichen Farbstoff-Ablagerung nöthige Vorbereitungszeit durchgemacht, vielmehr nur die Tendenz (Entwicklungsrichtung) auf eine solche Vorbereitungszeit nach dem Gesetz der homochronen Vererbung ererbt. Derselbe Vorbereitungsprocess der in der ersten Generation durchlaufen wurde und schliesslich zur Pigmentirung führte, muss auch das zweite Mal durchlaufen werden. Erwartet, dass das Pigment in der zweiten Generation schon beim Ausschlüpfen aus dem Ei auftreten werde, wäre etwa der Erwartung zu vergleichen, dass der Frosch, nachdem er glücklich das Anuren-Stadium zum ersten Male erreicht hatte, in der folgenden Generation nun gleich als Frosch aus dem Ei gekommen sei und die überflüssigen Stadien des Perennibranchiaten und Derotremen ohne Weiteres übersprungen habe. Wir können heute noch nicht im Einzelnen nachweisen, wie die Verkürzung der Ontogenese vorschreitet, in welcher Reihenfolge und durch welche Ursachen die einzelnen Stadien verkürzt, zusammengeschoben, schliesslich unter Umständen ganz eliminirt werden, dass dies aber nur ganz allmählig geschehen kann, so zwar, dass die Abkürzungen, die Sprünge so zu sagen immer nur so gross sind, dass das folgende Stadium durch das vorhergehende noch vermittelt werden kann, das darf auch nach dem jetzt vorliegenden Beobachtungsmaterial schon behauptet werden.

Diese Zusammenschiebung der Phylogenese in der Ontogenese ist nun aber dem Process, von dem hier die Rede ist, ganz genau parallel. Das Stadium des geschlechtsreifen Thieres, in dem zuerst Pigmentflecken auftraten, war in seiner ganzen Zusammensetzung bedingt durch die vorhergehenden Stadien. So wenig es reife Geschlechtsproducte hätte hervorbringen können ohne die vorhergehenden Stadien, so wenig auch Pigmentflecke, so können dann auch in der folgenden Generation die Flecken erst wieder auftreten nachdem die den Boden für ihre Entstehung bildenden jüngeren Stadien vorhergegangen sind. Aber auch hier können nun durch allmähliche Häufung kleiner Sprünge in der Entwicklung Abkürzungen eintreten, die Vorbereitungszeit für das Auftreten der Pigmentirung kann abgekürzt werden, wir wissen nicht aus welchen Ursachen, aber die That-

sache liegt vor, die Pigmentirung rückt in die jüngeren Stadien zurück.

Dieselbe Rolle, welche in der Ontogenese des Individuums die einzelnen Stadien spielen, spielen beim Ablaufen eines Generationen-Cyclus die einzelnen Generationen, d. h. sie bedingen sich gegenseitig und so wenig eine spätere auftreten könnte, wenn die unmittelbar vorhergehende plötzlich ganz ausfiel, so wenig kann ein von der letzten Generation erworbener Character plötzlich bei der ersten auftreten, denn es fehlte auch da der Boden, aus dem derselbe allein erwachsen könnte, weil er bisher nur aus ihm erwachsen ist: die voraufgehende Reihe von Generationen.

Auch hier aber ist eine Abkürzung dieser vorbereitenden Generationsreihe sehr wohl denkbar, der neue Character kann allmählig zurücksrücken von der letzten auf die vorletzte Generation und so fort bis er schliesslich bei der ersten angelangt ist. So finden wir es heute bei *Latona*, deren Schmuckfarben sich in der Ontogenese bis auf das jüngste Stadium zurückverbreitet haben und in dem Generationen-Cyclus bis auf die erste Generation.

Die kleine Reihe von Daphnoiden mit Schmuckfarben scheint mir gerade deshalb ungemein interessant, weil der Process der Uebertragung auf die eingeschlechtlichen Generationen und auf die Jugendstadien bei den verschiedenen Arten offenbar verschieden weit vorgeht und uns so einen Blick in den Vorgang gestattet, durch welchen secundäre Geschlechtscharacteres zu fixen Artcharacteren werden können. Die Schmetterlinge, in anderer Hinsicht ein so vortreffliches Object, lassen doch in dieser Hinsicht ganz im Stich, weil sie im Imago-Stadium überhaupt keine Entwicklung der Farben aufweisen, sondern gleich von vornherein im fertigen Kleid erscheinen und bei den Vögeln fehlt wenigstens die Controlle durch eingeschlechtliche Generationen.

Ich gestehe, dass ich bisher immer noch daran zweifelte, ob sich die feinste und verwickeltste Farbenentfaltung, welche wir im Thierreich kennen, eben die der Schmetterlingsflügel wirklich — wie Darwin es seit lange angenommen hat, zum grossen Theil auf geschlechtliche Züchtung zurückführen lassen werde; nachdem mir aber die Daphnoiden-Farben in ihrer Bedeutung klar geworden sind, sehe ich keinen Grund mehr zum Zweifel. Der Färbungsprocess ist bei den Schmetterlingen nur ungleich länger in Gang, wenigstens gewiss ungleich weiter vorgeschritten, als bei den Daphnoiden. Es giebt keine Schmetterlinge, die sich noch im Beginne der Erwerbung von Farben

befinden¹⁾, sowie Sida und Bythotrepes, sie sind alle mindestens schon auf dem Stadium von Latona angelangt, d. h. die ursprünglich von dem einen Geschlecht als Sexualcharacter erworbene Färbung ist zum Species-Character geworden. Höchst wahrscheinlich aber sind bei weitem die meisten, wenn nicht alle Schmetterlinge noch viel weiter vorangeschritten; der ersten Farbenerwerbung ist eine zweite, dritte, vierte u. s. w. gefolgt und Niemand kann sagen, zum wievielten Male die bunten Schmetterlinge der Tropen ihr leuchtendes Kleid gewechselt haben seitdem sie aus den Urschmetterlingen der Erde sich hervorentwickelt haben. Denn sobald man überhaupt einmal das Princip der geschlechtlichen Züchtung als Ursache — oder Hauptursache — der farbigen Schmetterlingsflügel zugiebt, folgt von selbst, dass diese Farbenzeichnungen in stetem, wenn auch langsamem Wechsel begriffen sein müssen. Denn die Wettbewerbung innerhalb des einen Geschlechts hört nie auf; sobald aber eine Farbencombination sich völlig fixirt hat und allen Individuen in fast gleicher Weise zukommt, so wird nur noch eine ganz neue Variation ihrem Träger Vortheile gewähren, es wird dann gewissermassen eine neue Mode aufkommen, die sich auch wieder allmählig erst durchkämpft und allgemeine Geltung verschafft und so wird das Farbenkleid der Schmetterlinge von einer »Mode« zur andern übergegangen sein und auch in Zukunft übergehen müssen. Nur durch diesen steten und häufigen Wechsel der Farben scheint es mir auch erklärlich, dass so ungemein feine und complicirte Farbenzeichnungen bei den Schmetterlingen entstehen konnten. Im Allgemeinen wird man deshalb Schmetterlinge mit sehr einfacher Zeichnung der Flügel als alte Formen, solche mit sehr complicirter als junge Formen ansehen dürfen.

Wenn nun die bunten Farben bei den Daphnoiden in der That Schmuckfarben sind, so drängt sich die Frage auf, von welchem Geschlechte sie ausgegangen sind, welches das züchtende und welches das gezüchtete war.

Bei andern Thiergruppen mit secundären und auf geschlechtlicher Zuchtwahl beruhenden Characteren ist meist das männliche Geschlecht.

1) Die »Glasflügler« unter den Schmetterlingen widerlegen diese Auffassung nicht, da das theilweise oder gänzliche Fehlen der Flügelschuppen offenbar eine secundäre Erwerbung ist, zum Theil auf Nachäffung, zum Theil auf noch unbekanntem Ursachen beruhend. In allen Familien, welche Glasflügler enthalten, kommen auch beschuppte Arten vor, so bei den Heliconiden, Pieriden, Sphingiden, und selbst bei der ganz auf Nachäffung von Hymenopteren und Dipteren basirenden Familie der Sesien. Kommen doch sogar in der einen Gattung *Macroglossa* Arten mit Glasflügeln neben solchen mit gewöhnlicher Beschuppung vor.

das gezüchtete, das weibliche das wählende. So besonders bei den Vögeln und den Insecten, Käfern, Schmetterlingen, Hymenopteren, und es muss so sein, weil die Männchen bei den meisten Arten die Weibchen an Zahl bedeutend übertreffen. Doch fehlt es nicht an Beispielen, wo das Umgekehrte der Fall ist. Ich erinnere an die von DARWIN gesammelten Fälle von Vogelarten, bei welchen das Weibchen der schönere Theil ist (a. a. O. p. 189 u. f.). Erst kürzlich hat FRITZ MÜLLER¹⁾ auf einen Schmetterling aus der Familie der Weisslinge aufmerksam gemacht (*Pereute Swainsonii*), dessen Weibchen brillantere Farben aufweist als das Männchen, und bei welchem in Uebereinstimmung damit die Männchen bedeutend seltner sind, und HERMANN MÜLLER²⁾ hat gezeigt, dass bei einer Sandwespe, *Andrena fulva*, auf ein Männchen etwa 31 Weibchen kommen, und dass bei dieser Art die Weibchen der brillanter gefärbte Theil sind.

Die Möglichkeit liegt also vor, dass bei den Daphnoiden die Weibchen zuerst Schmuckfarben entwickelt hätten und dass die Männchen wählend und also züchtend aufgetreten wären. Für einen solchen Verlauf des Processes liesse sich vor Allem der einzige Fall anführen, in welchem^o die Schmuckfärbung auf das eine, und zwar auf das weibliche Geschlecht beschränkt ist, der Fall von *Eurycercus lamellatus*. Indessen lehren uns gerade die oben angeführten Ausnahmefälle männlicher Zuchtwahl bei Schmetterlingen und Bienen, dass man von einer Art nicht auf alle schliessen darf.

Entscheidend ist in dieser Frage das Zahlenverhältniss der Geschlechter; wenn das eine Geschlecht in überwiegender Mehrzahl vorhanden ist, so muss unter seinen Mitgliedern die Auslese stattfinden. Aber auch in dieser Hinsicht scheinen die Thatsachen für eine von Seiten der Männchen ausgeübte Zuchtwahl zu sprechen, wenigstens ist von den verschiedensten Beobachtern und für die verschiedensten Arten die Seltenheit der Männchen gegenüber den Weibchen angegeben worden.

Obgleich nun diese Angaben nicht geradezu unrichtig, sondern nur unvollständig sind, ebensowohl wie die für einzelne Arten gemachten Angaben eines numerischen Gleichgewichts der Geschlechter, so verhält sich doch die Sache nicht so einfach, wie aus den folgenden Daten hervorgehen wird.

Ich schicke voraus, dass bei allen hier in Betracht kommenden Daphnoidenarten die alte Ansicht im Allgemeinen richtig ist, dass näm-

1) Kosmos Band I. Leipzig 1877.

2) Anwendung der DARWIN'schen Theorie auf Bienen. p. 72.

lich die Männchen zuerst in geringer Zahl auftreten und dann an Zahl zunehmen, es fragt sich nur, wie weit dieses Zunehmen geht.

Leptodora hyalina habe ich in dieser Hinsicht seit mehreren Jahren genau verfolgt und theile die Resultate hier mit, obgleich diese Art keine Schmuckfarben besitzt, also direct hier nicht mit in Frage kommt, weil sie zeigt, dass auch bei den Daphnoiden die Zahl der Männchen der der Weibchen nicht nur gleichkommen, sondern sie sogar bedeutend übertreffen kann.

Während von dieser Art bis Ende Juli nur Weibchen zu finden sind, treten Anfang August schon einzelne Männchen auf, deren Zahl sich aber nur langsam vermehrt, so dass Ende August immer erst 40% der ganzen Gesellschaft (8 Männchen auf 78 Weibchen) aus Männchen bestehen. Am 2. September fand ich dann 40,7%, am 5. Sept. 43%, am 7. 45%, am 8. einmal 40,8% Männchen (9 Männchen auf 22 Weibchen). Natürlich hängen diese Zahlen einigermassen vom Zufall ab, da die Geschlechter nicht immer in gleicher Mischung im See umherschwimmen werden, was besonders bei niedern Ziffern scheinbare Sprünge im Procentsatz erklärt. So fand ich am 15. Sept. nur 45% Männchen, am 1. October kein Männchen auf 59 Weibchen, am 2. aber 76% Männchen (174 auf 228), am 4. October 46%, am 6. October aber 85% (6 Männchen auf 7 Weibchen). Am 10. October 4874 überwog die Anzahl der Männchen (34 Männchen auf 7 Weibchen), und diese Umkehrung des bisherigen Verhältnisses bleibt von nun an bestehen und steigert sich bis zum völligen Verschwinden der Art. Am 24. October fand ich 6% Weibchen, am 25. 88% Weibchen, am 7. November 42% Weibchen (77 Männchen auf 40 Weibchen), am 15. November einmal 43% Weibchen, das andere Mal 75% Weibchen, am 19. November 49% Weibchen (44 auf 8). Im December endlich werden beide Geschlechter sehr spärlich, am 1. December fand ich 7 Männchen auf 4 Weibchen, am 20. December nur noch 3 Leptodoren überhaupt, 2 Männchen und 1 Weibchen.

Somit dürfte es wohl als festgestellt anzusehen sein, dass zur Zeit der intensivsten geschlechtlichen Fortpflanzung (October und November) die Männchen bei weitem zahlreicher sind als die Weibchen, selbst dann, wenn wir annehmen wollten, dass stets alle Weibchen in sexueller Fortpflanzung begriffen wären, was thatsächlich nicht zutrifft, da wenigstens während des ganzen Octobers immer auch noch Sommer-eier hervorgebracht werden.

Gegenüber diesen Thatsachen muss man wohl mit der Verallgemeinerung des auf *Eurycercus* sich stützenden Schlusses sehr vorsichtig sein und die Frage, von welchem Geschlecht die Schmuckfarben

erworben sein müssen, für jede Art besonders zu entscheiden suchen.

Leider sind meine Aufzeichnungen über das Zahlenverhältniss der Geschlechter weitaus nicht genügend, um als eine völlig sichere Basis für theoretische Schlüsse dienen zu können, doch werden sie immerhin ein vorläufiges Urtheil gestatten.

Ueber *Polypemus* besitze ich folgende Notizen: In der ersten Sexualperiode Anfang Juni betrug die Zahl der Männchen nur 44,8%, 4 Männchen auf 30 Weibchen, von denen 12 in Wintereibildung begriffen waren. Auch Mitte Juli müssen die Männchen noch sehr in der Minderzahl sein, denn unter 41 durchmusterten Thieren war keines, obgleich sich darunter 7 Weibchen mit Wintereiern befanden, Männchen also gewiss vorhanden waren. In der zweiten Sexualperiode im Spätherbst fand ich am 17. October 44,4% Männchen, nämlich 2 Männchen auf 16 Weibchen, von denen 8 in Wintereibildung begriffen waren.

Diese Angaben sind zu spärlich, als dass man daraus sichere Schlüsse ziehen könnte. Immerhin würde die aus ihnen abzuleitende bedeutende Minderheit der Männchen gut mit der Thatsache stimmen, dass die Weibchen hier stärker gefärbt sind.

Bei *Sida crystallina* aus dem Titisee fand ich ähnliche Verhältnisse. Am 23. October, also mitten in der Sexualperiode, kamen auf 55 Weibchen nur 18 Männchen, also 24,6%, trotzdem unter den 55 Weibchen nur 3 noch in Sommereibildung begriffen waren, alle anderen in Wintereibildung, also jedenfalls mit Ansprüchen auf Männer.

Ueber *Latona* besitze ich leider keine ziffermässigen Aufzeichnungen. Wie bei *Sida* zeigen sich die Männchen zuerst Ende September, und um diese Zeit wie auch Anfang October waren sie bedeutend in der Minderzahl.

Bei *Bythotrephes* fand ich Männchen zuerst am 12. September. Schon am 10. October machten dieselben 47% der Gesamtzahl aus, und zwar kamen auf 39 Männchen 43 Weibchen und unter diesen Letzteren waren nur 2 in Wintereibildung, also begattungsreif, 41 aber trugen Embryonen. Am 7. November, also mitten in der Sexualperiode fand ich 44,6% Männchen, am 18. November 33% Männchen, am 19. November 37%, am 1. December 47% Männchen; die höchste Zahl von Männchen fand ich im November; am 4. kamen auf 44 Weibchen genau 44 Männchen, also 50%, und am 5.—10. November kamen auf 60 Weibchen etwa 200 Männchen.

Auch über *Daphnia Pulex* kann ich einige Resultate mittheilen. Am 10. Juni fand ich 20,5% Männchen, am 14. December bei sehr warmem Wetter im Freien auf 110 ♀ nur 9 Männchen, also nur 7,4%.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass bei *Bosmina longirostris* des Bodensees die Männchen nur im Herbst zu finden waren und zwar so vereinzelt, dass ich einen bestimmten Procentsatz nicht angeben kann. Unter einer sehr grossen Anzahl von Thieren, die ich in verschiedenen Jahren durchmustert habe, begegneten mir nur zwei Männchen.

Aus diesen Daten ergibt sich soviel mit Sicherheit, dass wenigstens bei einzelnen Arten (*Leptodora*, *Bythotrephes*) die Männchen auf dem Höhepunct der Sexualperiode bei weitem zahlreicher sind als die Weibchen, dass aber bei anderen Arten die Männchen immer in der Minorität bleiben und zum Theil sogar sehr bedeutend.

Die Arten, welche Schmuckfarben besitzen, gehören — soweit die unvollständigen Beobachtungen zu schliessen erlauben — theils der ersten, theils der zweiten Gruppe an. Bei einer Art, bei *Bythotrephes*, lässt sich bestimmt sagen, dass wenn überhaupt auf dem Höhepunct der Sexualperiode eine sexuelle Züchtung stattgefunden hat, allein die Männchen einer solchen unterworfen gewesen sein können. Es leuchtet ein, dass selbst schon bei numerischer Gleichheit der Geschlechter die Männchen dennoch um mindestens das Doppelte überwiegen, da ein jedes von ihnen doch mindestens zwei Weibchen befruchten kann.

Gerade aus diesem Grunde wäre es auch sehr gewagt, bei den Arten, bei welchen die Weibchen überwiegen, deshalb allein schon auf eine Züchtung derselben zu schliessen. Ehe nicht umfassende, auf grosse Ziffern gestützte und zahlreiche Daten vorliegen, und ehe nicht festgestellt ist, wie viele Weibchen ein Mann befruchten kann in dem Zeitraum von einer Eiablage zur andern, lässt sich darauf kein Calcül gründen. Einstweilen wird man bei einer Art, welche wie z. B. *Sida* doch immerhin zu $\frac{1}{4}$ aus Männchen besteht, wohl richtiger gehen, wenn man auf ein Wählen von Seiten der Weibchen schliesst. Denn Wintereier sind grösser als Sommereier, werden also sicher nicht schneller reifen als diese. Nun braucht aber ein Satz von Sommereiern 4—5 Tage zur Reifung. Nehmen wir dasselbe für Wintereier an, so wird also dasselbe Weibchen alle 5 Tage einen Satz Wintereier hervorbringen, also auch nur alle 5 Tage der Begattung bedürfen. Nehmen wir auf der andern Seite für die Männchen die Fähigkeit zu einer Begattung per Tag an, so würden 25 % Männchen doch mehr Begattungen zu leisten im Stande sein, als die 75 % Weibchen bedürfen zur Befruchtung aller ihrer Eier, auf 75 weibliche »Begattungseinheiten«, wenn ich mich so ausdrücken darf, würden 125 männliche Begattungseinheiten kommen.

Sehr wahrscheinlich ist aber 25 % Männchen als Maximum für

Sida ein viel zu geringer Satz, wenn ich wenigstens nach dem allgemeinen, nicht auf Zahlen begründeten Eindruck urtheilen darf, den mir die häufige Beschäftigung mit dieser Art zur Zeit ihrer Sexualperiode gemacht hat.

So ist es für mich einstweilen noch wahrscheinlicher, dass wenn nicht bei allen, so doch bei den meisten Daphnoiden die sexuelle Zuchtwahl den gewöhnlichen Verlauf nimmt, d. h. dass die Weibchen wählen.

Es wird mir dies dadurch noch wahrscheinlicher, dass bei einer Thiergruppe, die für ganze Generationsreihen die zweigeschlechtliche Fortpflanzung aufgegeben hat und zur eingeschlechtlichen übergegangen ist, im Allgemeinen jedenfalls eine Abnahme des männlichen Geschlechts vorausgesetzt werden darf. Dass bei einzelnen Arten, wie z. B. bei *Bosmina longirostris* des Bodensees die Männchen in früheren Zeiten häufiger gewesen sein müssen, liegt auf der Hand. Es ist sogar möglich, dass sie heute noch in anderen als der Bodenseecolonie häufiger sind, wie denn HERMANN MÜLLER nachgewiesen hat, dass heute noch das Verhältniss der Geschlechter bei gewissen Bienenarten an verschiedenen Orten sehr verschieden sein kann, und andererseits aus dem Bau der Kiefern bei *Andrena*arten, bei welchen das männliche Geschlecht jetzt in der Minorität ist, erschlossen hat, dass dasselbe in früherer Zeit vorgeherrscht haben muss¹⁾.

So wird auch bei den Daphnoiden eine allmälige Aenderung des Geschlechterverhältnisses nicht unwahrscheinlich sein, und zwar nur in dem Sinne einer früher grösseren Häufigkeit der Männchen.

An und für sich möchte nun wohl nicht sehr viel darauf ankommen, ob die Daphnoiden-Männchen oder ihre Weibchen die Zuchtwahl ausgeübt haben, obwohl ja ein sicherer Nachweis auch für die allgemeine Auffassung der sexuellen Züchtung willkommen sein müsste. Ich bin aber auch weniger wegen eines zu hoffenden Entscheides darüber auf die ganze Frage hier näher eingetreten, als vielmehr deshalb, weil mir die blosser Erörterung derselben nicht unersprieslich schien. So möge denn auch noch eine letzte Frage hier aufgeworfen werden, die sich an das gewonnene, wenn auch nur vorläufige Resultat eng anschliesst.

Meines Wissens hat man noch niemals daran gedacht, dass die

1) Anwendung der DARWIN'schen Theorie auf Bienen. Verhandl. des naturhistor. Vereins d. preuss. Rheinlande und Westphalens. 29. Jahrgang. Bonn 1872, p. 72.

Zuchtwahl auch eine gegenseitige sein könne¹⁾, natürlich nicht zur selben Zeit, wohl aber alternierend.

Das constatirte Ueberwiegen der Männchen (oder wenigstens der männlichen Zeugungseinheiten) bezog sich nur auf den Höhepunct der Sexualperiode, an ihrem Beginne sind die Männchen bei vielen Arten längere Zeit hindurch bedeutend in der Minorität. Wäre es nicht möglich, dass während dieser Zeit eine Zuchtwahl von Seiten der Männchen ausgeübt würde? Dass also bei einer Art, z. B. bei *Bythotrephes* zuerst das Blau der Mundgegend durch Zuchtwahl der Weibchen beim männlichen Geschlecht entstanden wäre, sich dann durch Vererbung auf einzelne Weibchen übertragen hätte und diesen im Beginn der Sexualperiode eine grössere Anziehungskraft für die noch seltenen Männchen verliehen hätte? Ein theoretischer Widersinn scheint mir in dieser Idee nicht verborgen zu sein, es sprechen viele Thatsachen dafür, dass beide Geschlechter einer Art in ihrem Farbengeschmack sich gleichen. Wäre dem nicht so, so könnte es kaum blaue weibliche Bläulinge (*Lycaeniden*) geben, die Uebertragung des vom Manne erworbenen Blau auf die Weibchen müsste durch sexuelle Züchtung vereitelt worden sein, falls den Männern blau variirende Weibchen missfallen hätten.

Denkbar also wäre eine alternierende geschlechtliche Züchtung desselben Characters.

Ob sie aber wirklich hier stattfindet, darauf wage ich keine bestimmte Antwort zu geben, da das ganze Fundament, auf welchem sie basiren müsste, noch allzu unsicher ist. Allerdings habe ich zu bemerken geglaubt, dass bei *Bythotrephes* und bei *Sida* im Beginn der Sexualperiode die Männchen weniger lebhaft gefärbt sind und auch erst in späterem Alter Farben annehmen, als gegen das Ende der Sexualperiode, während die Weibchen umgekehrt im Beginn dieser Zeit sehr brillant gefärbt sind und schon in früher Jugend die Farben entfalten, gegen das Ende der Sexualperiode (November) aber an Brillanz abnehmen, allein Täuschungen sind bei der Beurtheilung von Farbenstärke leicht möglich, und ohne im speciellen Hinblick auf diese Frage noch einmal untersucht zu haben, möchte ich diese Beobachtungen nicht verwerthen²⁾. Wollte man aber lediglich auf die Ver-

1) Bei DARWIN findet sich eine Stelle, wo er die Möglichkeit gleichzeitiger doppelter Zuchtwahl erörtert, aber als unwahrscheinlich und voraussichtlich auch von geringer Wirkung verwirft. »Abstammung des Menschen und geschlechtliche Zuchtwahl,« 3. deutsche Auflage, 1875, Bd. II, p. 195.

2) Unter 44 *Bythotrephes*-Weibchen, welche Anfang November auf ihre Farbenstärke gemustert wurden, waren 29 mit schwacher, 15 mit starker Färbung, die

hältnisszahlen der Geschlechter sich stützen, so würde vor Allem zuerst darüber Klarheit zu erlangen sein, ob die Sommereier der Daphnoiden befruchtungsfähig sind oder nicht? ob also Weibchen, welche Sommereier produciren, als Concurrenten für die Begattung anzusehen sind, oder ob blos die Weibchen mit Wintereiern in Betracht kommen. Diese Frage ist noch immer schwebend, denn daraus, dass die Sommereier sich auch ohne Befruchtung entwickeln, darf keineswegs geschlossen werden, dass sie überhaupt nicht im Stande wären, die Copulation mit einer Samenzelle zu vollziehen. Auch ein Begattungshinderniss ist bei den Weibchen mit Sommereiern im Ovarium nicht vorhanden, wenn auch bis jetzt noch niemals eine wirklich stattgefundene Begattung eines solchen Weibchens nachgewiesen worden ist. Wohl hat man oft Männchen an ihnen festgeklammert gefunden, allein das beweist nicht die stattgefundene Begattung.

Falls diese Frage eines Tages bejahende Antwort finden sollte, würde ich auch eine von den Männchen ausgeübte Zuchtwahl im Beginn der Sexualperiode für wahrscheinlich halten, denn dann wäre allerdings die Ueberzahl der Weibchen eine so grosse, dass die wenigen Männchen zur Befruchtung aller nicht ausreichen könnten, dass also eine Auswahl von ihrer Seite stattfinden müsste.

In einer Beziehung müsste eine solche hypothetische, alternirende sexuelle Züchtung von Bedeutung sein; sie würde den bevorzugten Character sehr rasch und gleichmässig auf beide Geschlechter ausbreiten und eine geringe Ungleichheit würde nur zwischen den verschiedenen, sich folgenden Generationen obwalten, so dass also in den ersten Generationen die Weibchen, in den letzten die Männchen am brilliantesten gefärbt wären. Die brilliantesten Weibchen würden den brilliantesten Männchen nicht nachstehen. Da es sich nun bei den Daphnoiden mit Schmuckfarben beinahe genau so verhält, so würde diese Gleichheit der Geschlechter durch einen solchen Doppelprocess eine fernere Erklärung dafür liefern, warum eine so gleichmässige Uebertragung des Schmuckes hier eingetreten ist.

Indessen ist auch ohne Annahme einer alternirenden Züchtung eine so vollständige Uebertragung ganz wohl erklärbar, wie ich oben schon zu zeigen suchte. Es mag aber hier am Platze sein, durch einige Beispiele darzulegen, dass gerade auch in der Ordnung der Daphnoi-

schwache Färbung überwog also bedeutend und betrug etwa 66⁰/₀ der Gesamtzahl. Unter 25 gemusterten Männchen waren dagegen nur 6 schwächer gefärbt, und 19 mit ausnehmend brillanter Färbung; die brillanten machten also hier 76⁰/₀ der Gesamtzahl aus.

den die Uebertragung einseitig erworbener Charactere auf das andere Geschlecht thatsächlich und zuweilen in sehr vollständiger Weise stattgefunden hat.

Von anderen Thiergruppen kennen wir bereits solche Fälle, besonders genau bei den Bienen seit den vortrefflichen Untersuchungen HERMANN MÜLLER'S. So gehen die verschiedenen Formen der Sammelapparate, mittelst deren die Weibchen das Futter für ihre Brut eintragen, in den verschiedensten Graden auf die Männchen über, meist nicht vollständig, sondern mehr oder weniger abgeschwächt, zuweilen aber (*Bombus lucorum*) vollständig.

Bei den Daphnoiden sind als rein weibliche Errungenschaften die verschiedenen Vorrichtungen zu betrachten, welche den Brutraum nach aussen abschliessen, wie sich denn sehr schön eine Steigerung derselben zu immer höherer Leistungsfähigkeit durch die verschiedenen Gruppen nachweisen lässt¹⁾. Bei nicht wenigen Gattungen sind diese Verschlussapparate auf die Männchen übergegangen, ganz oder theilweise, modificirt zu irgend einem neuen Gebrauch oder einfach rudimentär. So besitzt die männliche *Daphnia Pulex* nur eine von den zwei zipfelförmigen Verschlussfalten des Weibchens, diese aber ist länger als beim Weibchen und ist mit der Spitze entgegengesetzt gerichtet, nämlich nach hinten. (Siehe z. B. die Abbildung in LEYDIG'S »Naturgeschichte der Daphniden« Taf. I.) Bei *Daphnia longispina* sind alle drei Verschlusszipfel des Weibchens vorhanden, aber nur als Rudimente; bei *Daphnia (Scapholeberis) mucronata* und Anderen fehlt selbst ein solches Rudiment. Dagegen sind bei *Sida crystallina* und bei *Latona setifera* nach SARS und P. E. MÜLLER die Verschlussleisten auf der Innenfläche der Schale auch beim Männchen vorhanden. Die Uebertragung dieser weiblichen Theile auf die Männchen ist offenbar nur von geringem Nutzen für diese letzteren, sonst könnte sie nicht so ungleich vor sich gegangen sein, dass wir selbst innerhalb einer Gattung bald vollständige, bald nur theilweise, bald gar keine Uebertragung wahrnehmen.

Anders — so sollte man denken — muss es mit solchen Organen stehen, die wie Sinnesorgane unter allen Umständen ihrem Träger von Nutzen sind, bei welchen auch eine Steigerung kaum jemals schädlich werden kann. In der That finden wir in den meisten Fällen die Riechorgane der Weibchen nur sehr wenig hinter denjenigen der Männchen zurückstehend, manchmal sogar ihnen vollkommen gleich,

1) Siehe diese »Beiträge« Abhandlung III »die Abhängigkeit der Embryonalentwicklung vom Fruchtwasser der Mutter«.

in einigen Fällen aber besteht freilich eine sehr erhebliche Differenz zwischen beiden und zwar zu Gunsten der Männchen. Wenn wir die Feinheit des Geruchsinnns nach der Anzahl der Riechfäden abschätzen — und ungefähr richtig wird dieser Massstab wohl sein — so ist z. B. bei *Leptodora* der Unterschied ein ganz enormer, da das Weibchen auf seiner stummelförmigen Antenne nur neun Riechfäden trägt, das Männchen auf seiner langen geißelförmigen deren etwa siebenzig. Bei der Mehrzahl der Daphnoiden ist er gering, indem die Männchen nur eine oder zwei Nervenstäbchen vor den Weibchen voraus haben¹⁾. So bei den Gattungen *Daphnia*, *Simocephalus*, *Ceriodaphnia* und vielen anderen aus der Gruppe der *Daphninae*. Es gehören hierher auch solche Formen, bei denen die Antennen selbst dem Geschlecht nach sehr verschieden sind, wie z. B. die Gattung *Moina* und *Ceriodaphnia*. Bei diesen ist die männliche Antenne zugleich Hilfsorgan der Begattung, ist mit starken Krallen ausgerüstet und dient zum Einfangen und Festhalten des Weibchens; Sinnesstäbchen aber trägt sie nur ein einziges mehr, als das Weibchen.

Bei einer dritten Gruppe stimmt das Geruchsorgan in beiden Geschlechtern völlig überein. Dahin gehört *Bythotrephes* und *Latona*. Bei Ersterem sind die Antennen sehr klein, stummelförmig und mit nur sechs Riechfäden besetzt, bei Letzterer dagegen äusserst lang, peitschenförmig und wie bei der männlichen *Leptodora* mit einer grossen Zahl kleiner Nervenstäbchen besetzt, abgesehen von dem an der Basis befindlichen Büschel von acht Riechfäden. Ausser *Leptodora* kenne ich bei den Daphnoiden keine Art, die ein so hoch entwickeltes Geruchsorgan besässe, die grosse Majorität der weiblichen Daphnoiden besitzt 5—10 Riechfäden, die der männlichen oft, aber keineswegs immer ein oder zwei Fäden mehr. Fasst man ins Auge, dass die nächsten Verwandten von *Latona*, nämlich *Sida* und *Daphnella* deren auch nicht mehr besitzen, ja sogar ihre Männchen nicht, so folgt, dass die hohe Entwicklung des Geruchsorgans bei *Latona* eine relativ neue Erwerbung ist, hervorgerufen höchst wahrscheinlich durch allmähliche Steigerung bei den die Weibchen aufsuchenden Männchen.

Hier in diesem Fall hat sich nun die hohe Entwicklung dieser Organe vollständig auf die Weibchen übertragen und es ist vielleicht kein Zufall wenn dies gerade bei der Art der Fall ist, bei welcher auch die vollkommene Fixirung der Schmuckfarben auf ein hohes Alter der

1) Dies sind gewöhnlich nicht geknöppte Borsten, sondern fein zugespitzte, sie werden also auch in ihrer Function den Riechstäbchen nicht gleichgesetzt werden dürfen.

Form hinweist. Ich wenigstens möchte glauben, dass einseitig erworbene Charactere, welche in irgend einem Grade zur Uebertragung auf das andere Geschlecht neigen, um so vollständiger übertragen werden müssen, je zahlreichere Generationen hindurch die Uebertragung sich wiederholt, d. h. also, je älter der betreffende Character ist. Vielleicht wird sich von diesem Gesichtspunct aus ein Theil der scheinbaren Launenhaftigkeit dieser Uebertragungsvorgänge erklären lassen.

Bei allen mir bekannten Sidinen-Gattungen mit Ausnahme von *Holopedium* ziehen sich die männlichen Antennen wie bei *Latona* in eine lange Geißel aus, die aber nur zum Fangen und Festhalten des Weibchens dient und keine Riechfäden trägt. Bei *Sida* ist sie mit Häkchen besetzt, bei *Daphnella*, *Limnosida*¹⁾ und *Latona* nur mit Haaren, die bei letzterer lang und steif sind. Nur bei *Latona* ist diese Geißel in voller Grösse auch auf das Weibchen übergegangen, bei *Daphnella* ist sie schon viel kleiner, bei *Limnosida* geradezu rudimentär und bei *Sida* bin ich zweifelhaft, ob die spitze Nervenborste neben dem Büschel Riechborsten als Homologon der männlichen Geißel betrachtet werden darf.

Es wäre gewiss nicht richtig wollte man die langgestreckten Antennen, wie sie bei diesen und einigen andern Daphnoiden-Gattungen vorkommen, für die primäre Antennenform dieser Ordnung halten. Dagegen spricht schon die Thatsache, dass mitten unter den Sidinen die Gattung *Holopedium* steht, bei welcher die Antennen in beiden Geschlechtern stummelförmig und geißellos sind. Freilich stammen die Cladoceren in letzter Instanz einmal von Crustaceen mit gliedmassenförmigen vorderen Antennen ab, aber diese nach dem regulären Crustaceen-Schema gebildeten Vorfahren scheinen sehr weit zurückzuliegen, so weit, dass die Reminiscenz an sie fast ganz verloren gegangen ist. Die Ontogenese aller dieser langhornigen Cladoceren-Männchen deutet darauf hin, dass die Verlängerung der Antennen eine moderne Errungenschaft ist, denn die jungen Thiere (z. B. *Leptodora*, *Sida*, *Latona*, *Daphnella*) haben alle relativ weit kürzere, oft sogar ganz kurze Antennen (*Leptodora*) und erst während des Heranwachsens verlängern sie sich auf das dem erwachsenen Thier zukommende Maass.

Ein schönes Beispiel für die Wirkung der Uebertragung secundärer Geschlechtscharactere bietet die Gattung *Bosmina*. Niemand wird

1) Nach G. O. Sars »Norges Ferskvandskrebssdyr, Cladocera ctenopoda. Christiania 1865. Tab. II, Fig. 5 und 13.

behaupten wollen, dass die sonderbaren, wie zwei grosse krumme Hörner oder Wallrosszähne dem Kopfe ansitzenden Antennen etwa von der hypothetischen Urdaphnide her auf diese Gattung vererbt worden seien. Sie sind zweifellos eine neuere Erwerbung, wie sie denn auch bei keiner andern Gattung wieder so vorkommen. Woher stammen sie aber?

Man hat geglaubt, die Thiere bedienten sich dieser starren Hörner, um sich an Pflanzen gewissermassen vor Anker zu legen. Sie thun dies indessen niemals, viele Arten leben auch in Seen, wo sie gar keine Gelegenheit dazu hätten. Fasst man die Männchen ins Auge, so löst sich das Räthsel, denn bei diesen sind diese Antennen nicht starr und bewegungslos wie bei dem Weibchen, sondern durch Gelenk mit dem Kopf verbunden und durch einen grossen Muskel leicht beweglich. Sie stellen mit andern Worten einen grossen, beweglichen Haken dar, der in Verbindung mit seinem Widerpart eine Gabel bildet von der man kühnlich — auch ohne diesen Act je beobachtet zu haben — behaupten darf, dass sie zum Einfangen und Festhalten des Weibchens dient. Man betrachte nur das Thier von vorn¹⁾ und man wird zugeben, dass das Weibchen mittelst dieser Antennengabel wie von einer Papierklammer festgehalten werden muss.

Wenn nun aber die sonderbare und diese Gattung auf den ersten Blick kennzeichnende Bildung der Antennen eine Errungenschaft der Männchen ist, wie kommen die Weibchen dazu, sie ebenfalls zu besitzen?

Die Antwort kann nur lauten durch Uebertragung von dem Männchen her. Und diese Uebertragung ist eine vollständige gewesen, was Grösse und Form betrifft, nur die bewegliche Einlenkung der Antenne ist verloren gegangen und auch der bewegende Muskel — erklärlicherweise, wenn die Organe nur von den Männchen wirklich gebraucht werden.

Man gelangt somit zu demselben Schlusse, zu welchem die Farbenflecke von *Latona* führten, dass nämlich ein wesentlicher Character einer Art, hier sogar einer ganzen Gattung auf der Uebertragung ursprünglicher secundärer Geschlechtscharacteren auf beide Geschlechter beruht.

Zum Schluss sei noch eine Beantwortung der Frage versucht, zu welcher Zeit der phyletischen Entwicklung die Schmuckfarben erwor-

4) Man vergleiche z. B. die Abbildung von *Bosmina diaphana*, Fig. 4 auf Taf. II von P. E. MÜLLER's Dänmarks Cladocera, welche das Thier in dieser Ansicht darstellt.

ben sein mögen. Selbstverständlich kann dabei nur von einer relativen Zeitbestimmung die Rede sein und die Frage wird zuerst so zu fassen sein: sind die Schmuckfarben *vor* oder *nach* der Einschaltung parthenogenesirender Generationen entstanden? Ich setze die früher schon von mir dargelegte Anschauung voraus, nach welcher die geschlechtliche Form der Fortpflanzung bei den Daphnoiden die ältere ist, wie denn überhaupt alle echte Parthenogenese aus der geschlechtlichen Fortpflanzung abzuleiten und keineswegs eine ungeschlechtliche, vielmehr nur eine eingeschlechtliche Fortpflanzung ist. Die parthenogenesirenden Weibchen sind keine Ammen, sondern echte Weibchen, wie dies von CLAUS für Aphiden und Daphniden schon vor geraumer Zeit klar gelegt wurde¹⁾.

Dies vorausgesetzt, kann die Entscheidung der obigen Frage nicht schwer fallen. Die Entstehung der Schmuckfarben könnte höchstens bei Latona vor Einschaltung eingeschlechtlicher Generationen entstanden sein, denn nur bei dieser Art sind alle eingeschlechtlichen Generationen ebenso stark gefärbt, als die zweigeschlechtlichen. Die Thatsache aber, dass bei allen andern die Färbung der eingeschlechtlichen Generationen schwächer ist, lässt wohl keinen andern Schluss zu, als den, dass die Schmuckfarben zu einer Zeit von der zweigeschlechtlichen Generation erworben wurden, als bereits eingeschlechtliche sich zwischen sie eingeschoben hatten. Hätte sich die Parthenogenese erst später ausgebildet, nachdem die allein vorhandenen zweigeschlechtlichen Thiere ihren Schmuck bereits angelegt hatten, so hätte dieser sich auch ganz vollständig bei allen Generationen in gleicher Stärke erhalten müssen; denn die Thatsache der gleichstarken Färbung bei Weibchen der Sexualperioden, einerlei ob sie noch parthenogenesiren, oder schon Wintereier produciren beweist, dass die Parthenogenese an und für sich eine Schwächung der Farben nicht mit sich führt.

Die Zeitfrage liesse sich auch noch in anderem Sinne stellen. Wenn man ins Auge fasst, dass bei Sida die Bodenseecolonie rosa Flecken zeigt, die des Alpsees aber blaue, und ebenso auch die Sida-Colonien der Sümpfe und kleinen Seen in der unmittelbaren Umgebung des Bodensees, so könnte man daraus den Schluss ziehen, dass die Schmuckfarben sich erst entwickelt haben könnten, nachdem jene Colonien gegründet worden waren, d. h. also nach der Eiszeit, als die grossen voralpinen Gletscher sich wieder zurückgezogen und der Einwanderung von Süsswasser-Crustaceen zahllose kleine Seen, Teiche und Sümpfe zurückgelassen hatten.

1) Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies. Diese Zeitschrift Bd. XIV. 1864.

Ein grösseres Beobachtungsmaterial wird darüber Sicherheit bringen.

Kurz zusammengefasst hätte demnach die Untersuchung etwa Folgendes ergeben:

1) Eine kleine Zahl von Daphnoiden besitzt bunte Färbungen, welche selten nur bei dem einen Geschlecht, meist bei beiden und zwar theils in verschiedener theils in gleicher Stärke entwickelt sind.

2) Diese Pigmentirungen müssen als Schmuckfärbungen angesehen werden, welche von dem einen Geschlecht allein (wahrscheinlich meist dem männlichen) zuerst erworben, in den meisten Fällen aber sodann auch auf das andere Geschlecht übertragen wurden. Es ist denkbar, dass diese Uebertragung dadurch wesentlich beschleunigt wurde, dass »alternirende Zuchtwahl« eintrat, so zwar, dass im Beginn jeder Sexualperiode die dann noch seltenen Männchen die schönsten Weibchen wählten, gegen das Ende der Sexualperiode aber die Weibchen die Auswahl unter den zahlreicheren Männchen hatten.

3) Die Erwerbung fand wahrscheinlich zu einer Zeit statt, wo bereits ein Theil der Jahresgenerationen sich nur noch auf parthenogenetischem Wege vermehrte. Aus der constant verschiedenen Färbung benachbarter Colonien kann mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass die Entwicklung der Schmuckfarben erst nach der Einwanderung an den Nordfuss der Alpen d. h. also nach der Eiszeit begann.

4) Die Uebertragung geschah in dreifachem Sinne nach dem Gesetz der homo \dot{c} hronen Vererbung (HÄCKEL), modificirt durch das allmälige »Zurückrücken der Character« einmal auf das andere Geschlecht, zweitens auf die noch nicht geschlechtsreifen, oder doch noch nicht ausgewachsenen Altersstufen und drittens auf die Reihe der parthenogenetischen Generationen. In allen drei Richtungen befinden sich die verschiedenen, mit Schmuckfärbung versehenen Arten auf verschiedenen Stufen, die höchste Stufe, d. h. die vollständige Uebertragung auf beide Geschlechter, alle Altersstufen und alle Generationen des Jahrescyclus ist nur von einer Art erreicht (Latona).

5) Die Daphnoiden liefern somit einen weiteren An-

haltspunct dafür, dass secundäre Sexualcharacterere zu allgemeinen Artcharacteren werden können und erläutern die DARWIN'sche Ansicht von dem Ursprung der Schmetterlingsfärbungen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. Vordertheil eines weiblichen Bythotrephes vom 10. October, um die blaue Färbung um den Mund herum zu zeigen. *Au* Auge, *at*¹, *at*² erste und zweite Antenne, *md* Mandibel, deren bräunliche Spitze man in der Mundöffnung wiederfindet. *lbr* Oberlippe, *osg* oberes Schlundganglion, *M* Magen, *p*¹ erstes Bein, *B* Brutraum, in welchem zwei Wintereier sich befinden. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{IV}$ (400).

Fig. 2. Weibchen von *Polyphemus Oculus* in vollem Hochzeitskleid, im Brutraum sechs Wintereier (*Wei*). Die meisten Buchstaben wie bei Fig. 1. *A* After, *Pad*d Postabdomen. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{2}{IV}$ (70).

Fig. 3. Weibchen von *Latona setifera* in Rückenansicht. Fünf Sommer-eier im Brutraum (*B*). *mat*² Muskel der Ruderantennen, *M* Magen, dessen vorderer Theil blau gefärbt ist, während gelber feinkörniger Chymus das Lumen anfüllt. Ueber ihm ziehen braune Stränge des Fettkörpers hin und über diesen wiederum liegt das Herz, dessen Contour eingezeichnet ist (*H*). *VS* Vorderlappen der Schale, *SS* Seitenklappen der Schale in starker Verkürzung gesehen, *Sb* Schwanzborsten, *Skr* Schwanzkrallen. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{II}$ (34).

Fig. 3A. Optischer Querschnitt der Schalenklappe, *ae Bl* äusseres Blatt derselben mit seiner Cuticula und der Hypodermis, *i Bl* inneres Blatt, dessen Hypodermiszellen bedeutend geschwellt und mit rothem Pigment erfüllt sind. Die Figur ist insofern etwas schematisirt, als die Stützfaseren eingezeichnet sind, welche auf dem optischen Querschnitt wegen starker, darüberliegender Schichten und deshalb schwachem Licht nicht zu erkennen waren. Am optischen Querschnitt *3B* waren sie deutlich zu erkennen und sind nach diesem auf *A* übertragen worden. Zur Anfertigung wirklicher Querschnitte fehlte leider das Material. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{VIII}$ (400).

Fig. 3B. Hinterrand der Schalenklappe im optischen Querschnitt. Zwischen den Hypodermis-schichten der beiden Schalenlamellen liegt eine amphidiscusförmige Pigmentzelle (*PZ*, mit zwei scheibenförmigen Endplatten und einem dicken Stiel zwischen ihnen, *K* Kern der Zelle. *C* Cuticula, *SR* Schalenrand. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{VIII}$ (400).

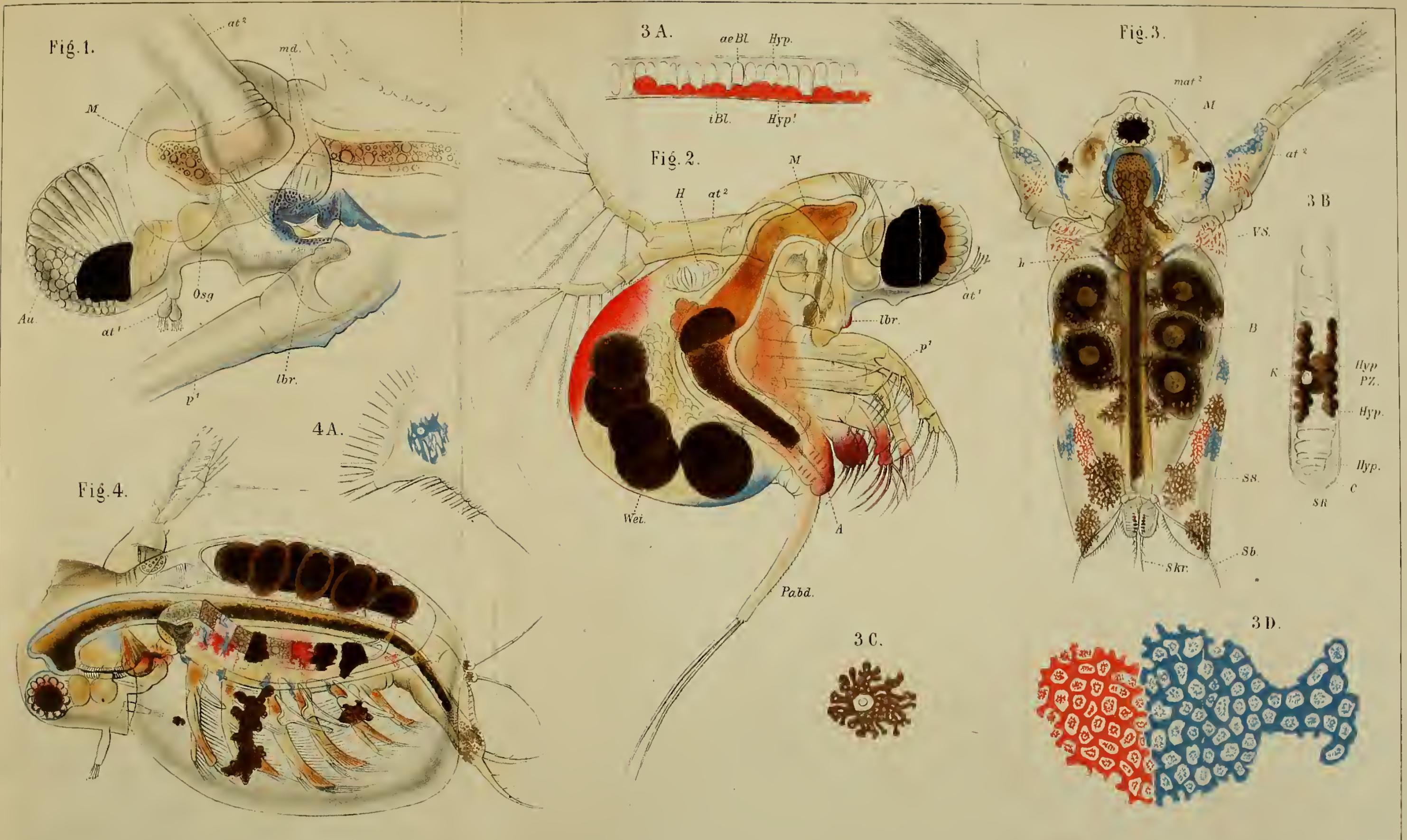
Fig. 3C. Braune Pigmentzelle des Mesoderms in natürlicher Lage von der Fläche gesehen, nur die der Aussenlamelle der Schale anliegende Endplatte ist dar-

gestellt. Die kleinen hellen Fleckchen in der Pigmentmasse bezeichnen die Durchtrittsstellen der Stützfasern der Schale. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{\text{VII}}$ (300).

Fig. 3D. Theile zweier Pigmentflecke der seitlichen Schalenklappen bei starker Vergrößerung. Zwischen der rothen und blauen Partie verläuft eine Zellgrenze, die indessen direct so wenig sichtbar war, als die übrigen Grenzen der ziemlich grossen, nahezu sechseckigen Hypodermiszellen. Innerhalb jeder Zelle liegen 40—16 der hellen Stellen mit farbigem Centalkreis, die im Innern hohlen Ansatzstellen der Stützfasern. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{\text{VIII}}$ (400).

Fig. 4. Weibchen von *Sida crystallina* aus dem Bodensee mit acht Winteriern im Brutraum. Seitenansicht. Vergrößerung etwa 35 mal.

Fig. 4a. Eine blaue Pigmentzelle von der Aussenfläche des äussern Astes des fünften Beines einer weiblichen *Sida* aus dem Alpsee. Die Verästelungen der Zelle beweisen, dass dieselbe nicht in der Hypodermis lag, sondern unter ihr. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{\text{VI}}$ (300).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [30 Supp](#)

Autor(en)/Author(s): Weismann August

Artikel/Article: [Ueber die Schmuckfarben der Daphnoiden 123-165](#)