

Zur Naturgeschichte der Daphniden.

Von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg im Breisgau.

I.

Ueber die Bildung von Winteriern bei *Leptodora hyalina*.

Mit Tafel V—VII.

In einer im Frühjahr 1874 veröffentlichten Abhandlung »über den Bau und die Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina*«¹⁾ konnte ich nur ungenügende Auskunft geben über den Vorgang der Winter-eibildung bei diesem Thier. Fertige Winterier hatte ich niemals gesehen, und auch solche, die sich noch im Eierstock entwickelten, glaubte ich nur in zwei Fällen beobachtet zu haben, die beide nicht vollständig ausgebeutet werden konnten, da die Thiere vorzeitig zu Grunde gingen. Ich hoffte damals, »später über diesen Punct Einiges nachtragen zu können«.

Nachdem ich in den zwei folgenden Jahren die Beobachtungen an *Leptodora* fortgesetzt habe, bin ich jetzt im Stande dies zu thun.

Ich knüpfe an die damals mitgetheilte Beobachtung an. Ich hatte in den »beiden Ovarien eines im November gefischten Weibchens neben zwei grossen ovalen Eikammern mit den bekannten vierzelligen Gruppen der Sommereier eine beinahe kreisrunde kleinere Kammer von ganz verschiedenem Bau gefunden (a. a. O. Fig. 25). Während erstere nämlich nur von der gewöhnlichen dünnen Haut des Eierstocks überzogen waren, zeigte diese, ausser einer feinen selbstständigen Cuticula, eine Wand von mächtigen sechseckigen Zellen, aus homogenem Protoplasma und einem kugligen Kern bestehend, dessen Membran deutlich und dessen Inhalt körnig getrübt war«. Innerhalb dieser zelligen Kapsel liess

1) Diese Zeitschrift Bd. XXIV, p. 350.

sich in dem einen Fall nur homogenes, durchsichtiges Protoplasma erkennen, in dem andern Falle aber auch eingestreute Körnchen von dem Aussehen, welches die Dotterkörnchen bei ihrem ersten Auftreten in der Eizelle der Sommereier zeigen. Obgleich ich keinen Kern im Innern dieser nahezu kugligen Protoplasmamasse erkennen konnte und das Präparat zu Grunde ging, ehe Reagentien angewandt worden waren, die darüber Sicherheit hätten geben können, so schien es mir doch nicht zweifelhaft, »dass die beobachtete Bildung eine Kammer für die Entwicklung eines Wintereies war«.

Was mich zu diesem Schlusse bestimmte — den ich übrigens mit allem Vorbehalt gab — war vor Allem die Bemerkung P. E. MÜLLER'S¹⁾, dass die Wintereier der *Leptodora* schon im Ovarium eine durchsichtige, gelatinöse Schale besitzen, welche von der verdickten Wand des Ovarium's ausgeschieden wird²⁾. Eine Verdickung der Eierstockswand war nun hier in auffallendster Weise vorhanden, als eine wohl ausgebildete, einschichtige Epithelkapsel. Dazu kam noch die ausdrückliche Angabe MÜLLER's, dass die Wintereier kleiner seien als die Sommereier. Allerdings lässt MÜLLER mehrere Wintereier gleichzeitig ausgebildet werden, während diese kugligen mit Epithelschicht ausgekleideten Kammern zu je einer in jedem Ovarium vorhanden waren, allein gerade in diesem Punkte glaubte ich am ersten noch eine Täuschung des sonst so genauen Beobachters annehmen zu dürfen, da bei gleichzeitiger Ausbildung von Sommer- und Wintereiern eine Verwechslung beider denkbar war. Ich wusste damals noch nicht, was spätere Beobachtungen mich gelehrt haben, dass es Daphniden giebt, welche mehr als zwei Wintereier gleichzeitig hervorbringen, und erblickte gerade in der Zweizahl der kugligen Kammern einen Grund mehr, sie oder vielmehr die Protoplasmakugel in ihrem Innern für Anlage eines Wintereies zu halten.

Man wird mir daraus wohl kaum einen Vorwurf machen. Die nächstliegende Deutung war jedenfalls diese, und ohne Kenntniss der weiteren Entwicklung möchte es schwer gewesen sein eine andere, geschweige eine bessere zu geben oder gar zu begründen.

1) Danmarks Cladocera und Bidrag til Cladocerners Fortplantingshistorie in Naturhistorisk Tidsskrift af SCHIÖDTE. Kjöbenhavn 1868 - 69. p. 346.

2) Ich sehe jetzt nachträglich, dass diese Ansicht in einer Stelle des dänisch geschriebenen Textes — falls ich ihn richtig übersetze — weniger bestimmt ausgesprochen ist, als in der lateinisch geschriebenen, mir allein vollkommen verständlichen »Repetitio brevis«, welche der zweiten Abhandlung beigegeben ist. P. 230 heisst es von der »wasserklaren Lage«, welche »die Wintereier im Ovarium umgiebt«, dass aus ihr »wahrscheinlich« sich die Schale bilde.

Ich habe nun seither das fragliche Gebilde wohl einige hundert Mal beobachtet und kann mit Bestimmtheit erklären, dass meine damalige Deutung unrichtig war; dasselbe entwickelt sich nicht zum Winter-ei.

Trotzdem aber hängt es mit der Bildung der Winter-eier aufs Genaueste zusammen und spielt bei deren Herstellung eine äusserst wichtige und merkwürdige Rolle. Wenn auch der ganze Vorgang, der an dieses Gebilde sich knüpft, bis jetzt nirgends sonst bei der thierischen Eibildung beobachtet worden ist, so kommen doch weit verbreitete Erscheinungen vor, welche zwar nicht der Form, wohl aber ihrer innern Bedeutung nach ihm gleichzustellen sind, und auf diese ist er im Stande ein neues und helles Licht zu werfen.

1. Die morphologischen Vorgänge der Nährkammerbildung.

Es ist ein Irrthum, wenn MÜLLER angiebt, die Winter-eier seien seltener bei *Leptodora* als die Sommer-eier¹⁾; in den Monaten October und November werden sogar fast nur noch Winter-eier gebildet. Wenn ich dieselben in zwei aufeinander folgenden Jahren trotz der grössten Aufmerksamkeit und der Durchmusterung vieler Hunderte, ja vielleicht Tausende von Individuen nicht aufzufinden im Stande war, so lag dies nur daran, dass ich sie nicht als solche erkannte, während sie mir doch fortwährend in grösster Anzahl unter den Augen lagen.

Auch MÜLLER hat sie nur theilweise als solche erkannt und daher eben den Eindruck empfangen, als bildeten sie die Minderzahl, nur dann nämlich, wenn sie sich in einem gewissen Entwicklungsstadium befanden, in welchem der farblose Dotter von einer dicken Schicht hellen, homogenen Protoplasmas umgeben ist, welche sich scharf von ihm absetzt und fast den Anschein hervorbringt, als sei der Dotter von einer dicken Gelatine eingeschlossen.

Leider und zu meinem grossen Schaden hat MÜLLER diesen Schein für Wirklichkeit genommen und die Winter-eier der *Leptodora* schon im Ovarium von einer »dicken gallertigen Schale« umschlossen sein lassen, welche — wie oben schon angeführt wurde — »von der verdickten Wand des Ovariums« ausgeschieden werden soll.

Keine von beiden Angaben ist richtig, die Winter-eier der *Leptodora* besitzen im Ovarium so wenig eine Schale, als die irgend einer Daphnide, und auch eine Verdickung der Wandung des Eierstocks ist keine mit der Winter-eibildung verknüpfte Erscheinung. Die Wan-

1) Danmarks Cladocera p. 230.

dung eines Ovariums, in welchem sich Wintereier entwickeln, unterscheidet sich in gar Nichts von derjenigen eines Sommereier enthaltenden Eierstocks. Wohl kann eine Verdickung der Ovarialscheide vorkommen, aber nur dann, wenn kurz zuvor mehrere reife Eier aus dem Eierstock in den Brutraum übergetreten sind und die nachrückenden jungen Eizellen die ausgeweitete Ovarialscheide noch nicht völlig ausfüllen. Dieselbe zieht sich dann zusammen, wird runzlich und dicker als gewöhnlich, und trägt nicht selten am blinden Ende einen förmlichen pfropfähnlichen Anhang, aus leerer und zusammengefallener Ovarialscheide gebildet.

Für mich waren diese Irrthümer MÜLLER's verhängnissvoll, denn allein die Angaben MÜLLER's von der Verdickung der Ovarialscheide und der Existenz einer gelatinösen Schale der Eier verhinderten mich so lange Zeit, die Wintereier als solche zu erkennen. Ich suchte nach Eierstöcken, die diese Kennzeichen darböten und fand sie nicht. Wohl beobachtete ich manches Mal die dicke, auffallend hervortretende Protoplasmarinde der Wintereier; dass aber ein so feiner Beobachter wie MÜLLER in den Irrthum verfallen sei, diese Rindenschicht für eine Schale zu nehmen, kam mir lange Zeit gar nicht in den Sinn, und so suchte ich weiter. MÜLLER hat offenbar mit allzu schwacher Vergrößerung gearbeitet; allein daraus lässt sich sein Versehen erklären. Bei Anwendung stärkerer Linsen (HARTNACK Nr. VII) hat es keinerlei Schwierigkeit, die Protoplasmarinde des Eies als solche zu erkennen. Ich werde weiter unten die Entwicklung des Wintereies im Eierstock, seinen Austritt in den Brutraum und die dort erfolgende Bildung einer Schale genauer beschreiben, für jetzt aber zu jenem räthselhaften Gebilde zurückkehren, welches ich früher für die Anlage eines Wintereies gehalten habe.

Eine kurze Orientirung über den Eierstock der *Leptodora* muss ich vorausschicken¹⁾.

Das Ovarium der *Leptodora* besteht aus zwei Haupttheilen: dem eigentlichen Keimstock oder Keimlager, d. h. einer massigen Anhäufung junger Eizellen, und aus den Eikammern, d. h. kammerartigen Abtheilungen der Ovarialscheide, innerhalb deren je ein Ei sich ausbildet (siehe z. B. Fig. 46), wie solche bei den Insecten ebenfalls gebildet werden und wie sie auch bei allen andern mir bekannten Daphniden mehr oder weniger scharf ausgeprägt vorkommen. Jede Kammer enthält vier Keimzellen, von denen nur eine, und zwar die dritte vom Keimstock aus gerechnet, sich zum Ei ausbildet, die drei

1) Eine Uebersicht über den ganzen Eierstock geben die Fig. 46 u. 47 auf Taf. VI.

andern aber der einen bevorzugten als Nahrung dienen und daher, wie HUBERT LUDWIG für ähnliche Bildungen bei Insecten vorgeschlagen hat, ganz wohl als Nährzellen bezeichnet werden können, im Gegensatz zur eigentlichen Eizelle. Schon im Keimstock sind die Zellen zu Gruppen von je viere angeordnet, und diese Keimzellen-Gruppen, oder kürzer Keimgruppen ordnen sich wiederum in zwei parallel laufende Reihen oder Säulen, die Keimsäulen. Selten finden sich drei Keimsäulen, noch seltener nur eine einzige, so dass in der Duplicität der Keimsäulen eine scharfe Grenze zwischen Keimstock und der stets einzeiligen Eikammersäule gegeben ist.

Der Keimstock besteht aber nicht blos aus den Keimsäulen, sondern an ihrem den Eikammern entgegengesetzten Ende befindet sich das Keimlager, jene früher schon von mir beschriebene »Blastscheibe«, die eigentliche Quelle für die Bildung von Keimzellen. Sie besteht aus freiem Protoplasma, in welchem eine ziemliche Anzahl von Kernen gewissermassen schwimmen, wie ich dies im letzten Abschnitt dieser Abhandlung noch genauer darlegen werde. Anstatt »Blastscheibe« will ich das Gebilde lieber als Keimscheibe bezeichnen.

Eine Haupteigenthümlichkeit des Eierstocks der Leptodora, die er übrigens mit dem vieler andern Daphniden theilt, liegt darin, dass der Ausführungsgang nicht an dem Ende angebracht ist, an welchem sich die Eikammern befinden, an welchem also auch die Eier reifen, sondern an dem entgegengesetzten, am blinden Ende. Unmittelbar neben der Keimscheibe entspringt der Oviduct, ja man kann geradezu sagen, dass dieselbe in der innern (d. h. dem Ovarium zugewandten) Wand des Oviductes eingebettet ist.

Das räthselhafte Gebilde, um welches es sich hier in erster Linie handelt, die vermeintliche Wintereikammer, liegt nun beinahe immer zwischen Keimstock und Eikammersäule. Die Beschreibung und Abbildung, welche ich früher nach dem einen, nicht völlig ausgenutzten Präparat gegeben habe, ist im Thatsächlichen der Form richtig, aber nicht vollständig, weil sie nur ein einziges Stadium aus einer ganzen Entwicklungsreihe repräsentirt.

Was zuerst die zellige Kapsel angeht, in welcher die kuglige centrale Protoplasmamasse, das vermeintliche Winterei, eingeschlossen liegt, so sind mir allerdings noch öfters genau solche Bilder vorgekommen, wie das war, welches meine frühere Zeichnung wiedergiebt, allein nur auf einem gewissen Entwicklungsstadium kann der Anschein einer kugligen, aus regelmässig sechseckigen Epithelzellen zusammengesetzten Kapsel zu Stande kommen (Fig. 6 A u. B), und auch in diesem Stadium herrscht keineswegs immer eine solche Gleichförmigkeit in der Form

und besonders der Grösse dieser Wandungszellen, wie sie sich mir damals zufällig darbot.

Die Deutung, welche ich diesen Zellen der Wandung gab, ist richtig, sie sind in der That Epithelzellen, allein die kugligen Körper in ihrem Innern, welche ich für ihre Kerne hielt, sind dies nicht, sondern sie sind Protoplasmaballen, welche von aussen in die Zellen eingewandert sind, Stücke jener centralen von der Kapsel eingeschlossenen Protoplasmakugel, von welcher sie sich selbstständig abgeschnürt haben.

Diese Angabe beruht nicht etwa auf Vermuthung, sondern auf directer Beobachtung, wie ich sie schon im Herbst 1874 mehrmals gemacht, in letztem Sommer aber noch oft wiederholt habe.

Ich lasse einstweilen die Frage nach der Natur und Herkunft sowohl der Wandungszellen, als der von ihnen eingeschlossenen Protoplasmakugel ganz bei Seite und wende mich zur Darstellung jener merkwürdigen Vorgänge, welche ich soeben angedeutet habe.

Um bestimmte Bezeichnungen zu haben, greife ich der Untersuchung hier vor und bezeichne das ganze Gebilde, dessen Entwicklung geschildert werden soll, als Nährkammer, die äusseren Zellen derselben als Wandungszellen, den Inhalt der Kammer aber als Nährballen.

Die Gestalt der Nährkammer ist immer sphäroid, manchmal ganz kuglig, manchmal an beiden Polen stark abgeplattet, so dass sie gegen den Keimstock, wie gegen die erste Eikammer hin von einer nahezu geraden Fläche begrenzt wird und nur an den Seiten mit Kugelflächen vorspringt. Ihre Grösse schwankt in ziemlich weiten Grenzen, gewöhnlich aber ist sie kleiner als eine der Eikammern; als mittleren Durchmesser kann man etwa 0,26 Mm. annehmen.

Die Wandungszellen liegen stets nur in einer Schicht. In dem Stadium, welches in Fig. 25 meiner früheren Abhandlung abgebildet wurde und von welchem ich hier ausgehe, umschliessen dieselben den Nährballen meist vollständig; sie bilden eine geschlossene Wand rings herum und kein Theil des Nährballens liegt von ihnen unbedeckt frei unter der dünnen Ovarialscheide.

Diese Zellen sind meist sehr ungleich in der Grösse und von Gestalt rundlich oder polygonal, von der Fläche gesehen nicht selten ziemlich regelmässig sechseckig. Sie erscheinen hell und machen den Eindruck von dünnwandigen Blasen, welche mit wässriger Flüssigkeit prall gefüllt sind. Auch zweifle ich nicht, dass sie eine Membran besitzen, wenigstens sieht man nach Einwirkung verdünnter Essigsäure einen sehr feinen doppelten Contour. Der Hauptinhalt der Zelle trübt sich

dabei nicht, höchstens schlagen sich einige feine Körnchen in der Umgebung des Kernes und auf der Innenfläche der Membran nieder. Auch Ueberosmiumsäure färbt den Inhalt nicht, der also weder Protoplasma noch Fett sein, oder Proteinsubstanzen in grosser Menge enthalten kann. Jede der Zellen besitzt einen kleinen wandständigen Kern von ovaler Gestalt (Fig. 40 *k*). Im lebenden Thier lässt er sich nicht erkennen, ganz wohl aber nach Anwendung von Reagentien.

Ausser diesen den Zellen selbst angehörenden Theilen sieht man nun noch jene früher als Kerne aufgefassten kugligen Gebilde im Innern der Zellen liegen, und zwar keineswegs immer nur eines in jeder Zelle, wie ich es damals beobachtet hatte, sondern oft zwei, drei und vier, ja in einzelnen Fällen sechs und sieben; sehr häufig kommen aber auch ganz leere Zellen zwischen den andern vor (Fig. 6 *A* u. *B*, Fig. 9). Dabei sind diese Kugeln von sehr verschiedener Grösse (19—39 Micro) und von nicht minder verschiedenem Aussehen. Einmal bemerkt man leicht, dass nicht alle die reine Kugelform besitzen, und dann erscheint die eine Kugel ziemlich dunkel, die andere sehr viel heller, und eine dritte zeigt sich so hell, dass sie nur noch an ihrem äusserst zarten und blassen Contour überhaupt zu erkennen ist.

Man erräth leicht, dass das verschiedene Aussehen der Kugeln nicht auf eine Verschiedenheit ihres Wesens zu beziehen ist, sondern dass es verschiedenen Stadien der Entwicklung dieser ursprünglich gleichartigen Gebilde entspricht.

Continuirliche Beobachtung ein und derselben Kugel am lebenden Thier verschafft die Ueberzeugung, dass man es hier mit einem seltsamen Auflösungsprocess zu thun hat.

Die Kugeln sind zuerst dunkel, dann verblassen sie immer mehr und schliesslich lösen sie sich auf und verschwinden vollständig.

Anfänglich, d. h. kurz nach ihrem Eintritt in die Epithelzellen, besitzen sie genau dasselbe Aussehen wie der centrale Nährballen; sie sind gelblich von Farbe, treten scharf hervor und bestehen aus einer hyalinen Grundmasse, in welcher dunklere Körnchen in auffallend gleichmässiger Vertheilung eingebettet sind (Fig. 6 *a*). Ihre Reactionen sind genau die nämlichen, wie die des centralen Ballens: Essigsäure und Salzsäure von 1^o/₀₀ machen sie bedeutend dunkler, Ueberosmiumsäure färbt sie braun, später schwarz. Sie zeigen nur einen einfachen Contour und besitzen auch sicherlich keine Membran oder erhärtete Rindenschicht. In ihrem Innern ist kein weiteres Formelement verborgen, sie sind kern- und hüllenlose Protoplasma-ballen, die ich hier gleich als »Secundärballen« oder Secundärzytoden bezeichnen will.

Die erste Veränderung, die an ihnen eintritt, besteht in einer ungleichen Vertheilung der Körnchen. Dieselben häufen sich gegen den Mittelpunct hin an und lassen eine Randzone ganz frei, die also jetzt völlig homogen erscheint. Zu gleicher Zeit bemerkt man Formveränderungen (Fig. 6 a, a', a'', a''', a''').

Die Kugel verzieht sich nach der einen und nach der andern Richtung hin, es bilden sich stumpfe Fortsätze, um später wieder eingezogen zu werden, kurz, es beginnen sehr langsame, amöbenartige Bewegungen der Cytode, welche mehrere Stunden hindurch anhalten. Auffallend ist dabei, dass während dieser Zeit die Körnchen von der Oberfläche zurücktreten; alle Fortsätze, welche sich bilden, sind vollkommen körnchenfrei, und eine an verschiedenen Stellen ungleich dicke, hyaline Zone umgiebt die ganze Cytode. Diese Thatsache stimmt gut zu der Auffassung, zu welcher AUERBACH durch die Beobachtung des Furchungsprocesses bei Nematodeneiern geführt wurde und nach welcher »das Protoplasma, wo es in lebhafter Bewegung begriffen ist, gern die Dotterkörnchen aus sich herausdrängt⁽¹⁾. Man darf wohl allgemeiner sagen, dass überall, wo das Protoplasma mit Körnchen gemengt ist, partielle Contractionen desselben den Erfolg haben, die Körnchen auszutreiben und in den ruhenden Theil des Protoplasma's hineinzudrängen. Sehen wir doch auch bei Infusorien und Gregarinen dieselbe Scheidung eingetreten und zu einem constanten Structurverhältniss geworden.

Das Streben, über die Bedeutung und das Wesen der Nährkammerbildung im Ganzen ins Klare zu kommen, hat mich verhindert, den Auflösungsprocess der Secundärcytoden so oft speciell zu verfolgen, als es wünschenswerth gewesen wäre, und ich kann deshalb z. B. nicht bestimmt sagen, ob Theilungen derselben häufig vorkommen, ob vielleicht in allen den Fällen, wo zwei bis sieben Ballen in einer Epithelzelle liegen, diese alle etwa aus nur einer eingewanderten Cytode durch Theilung entstanden sind. Nur ein Mal habe ich die Theilung einer Cytode in zwei Hälften direct beobachtet. Jede der beiden Hälften nahm gleich nach der Trennung Kugelgestalt an, und beide entfernten sich darauf langsam von einander so weit, als es der Binnenraum der Epithelzelle zuliess, in welcher sie lagen.

Ortsveränderungen der Secundärcytoden scheinen überhaupt fast immer mit den Gestaltveränderungen verbunden zu sein. Direct lassen sie sich allerdings nicht wahrnehmen, weil sie zu langsam vor sich gehen, aber sehr oft kann man eine Veränderung in der gegen-

1) Organologische Studien, Heft 2, p. 223. Breslau 1874.

seitigen Lage der Kugeln constatiren, oder beobachten, dass ein und dieselbe Cytode nacheinander in verschiedene optische Querschnitte zu liegen kommt.

Nachdem die amöboiden Bewegungen aufgehört haben, nehmen die Cytoden wieder die Kugelgestalt an, zeigen sich aber jetzt viel blässer und körnchenärmer als vorher. Die Körnchen sind jetzt wieder gleichmässig durch die ganze Kugel vertheilt, aber sie liegen weniger dicht, sind auch nicht mehr alle gleich gross und gleich dunkel. Die meisten erscheinen viel blässer, viele sind nur noch als Pünctchen zu erkennen, während zuweilen auch einzelne zu grösseren Körnern zusammengeslossen scheinen (Fig. 9 *a'*, *a''*). Auch die Bildung heller Vacuolen im Innern der Kugel wurde zuweilen beobachtet (*a'''*), und in einem Falle habe ich bestimmt gesehen, dass um eine Kugel sich eine weit abstehende Membran bildete! (Fig. 9 *b*). Alles Erscheinungen, wie wir sie vom Protoplasma einer Zelle oder auch einer kernlosen Cytode her ganz wohl kennen.

Doch möchte ich sowohl das Auftreten von Vacuolen, als das Abheben einer Membran nicht zum normalen Verlauf der Entwicklung rechnen, da ich sie nur einmal beobachtet habe und zwar bei einem sterbenden Thier.

In der Regel erblasst die Kugel immer mehr, so dass man sie nur bei scharfer Einstellung und Aufmerksamkeit erkennt. So verharret sie noch längere Zeit, zuletzt aber löst sie sich vollständig auf, und zwar scheint hier die Grundsubstanz voranzugehen, denn man sieht häufig rundliche Gruppen der blassen Körnchen beisammen liegen, während der Umriss der Kugel nicht mehr zu erkennen ist (Fig. 7 in Zelle *a u. a'*). Vor dem Verschwinden des Umrisses aber glaubte ich eine ziemlich starke Vergrösserung der Kugel, also wohl ein Aufquellen der Grundsubstanz wahrzunehmen, ohne dass ich indessen im Stande war, es mit dem Micrometer sicher zu stellen.

In dem Stadium der Nährkammer, von welchem ich ausging, findet man wenn nicht in allen, so doch in den meisten Wandungszellen eine oder mehrere Kugeln, früher und später aber verhält sich dies anders, man findet die meisten Zellen leer, früher, weil die Kugeln noch nicht in die Zellen eingedrungen sind, später, weil sie sich bereits wieder aufgelöst haben.

Dass nun diese Kugeln von aussen — oder eigentlich von innen, d. h. vom Centrum der Kammer her — in die Zellen einwandern und dass sie nichts Anderes sind, als Stücke des grossen, im Innern der Kapsel liegenden Protoplasmaballens, leidet keinen Zweifel und lässt sich nicht nur aus der ganzen Reihenfolge von Veränderungen, welche

die Nährkammer durchmacht, erschliessen, sondern auch direct beobachten.

Es gelang mir dies zum ersten Mal bei einer jüngeren Nährkammer (Fig. 5), welche sich in mancher Hinsicht anders verhielt, als eine Nährkammer auf dem bisher betrachteten Stadium.

Einmal hatte das Gebilde im Ganzen noch keine Kugelform, sondern glich mehr einer dicken Scheibe, etwa einem grossen Schweizerkäse, dann aber war der Nährballen noch nicht ganz vollständig von den Wandungszellen eingeschlossen, sondern lag an der einen Seite (bei x) noch direct unter der Ovarialscheide, nach vorn und hinten aber stiess er an den Keimstock und die erste Eikammer. Die Wandungszellen überzogen zwar die dem Beobachter zugekehrte Fläche des Nährballens vollständig (in Fig. 5 nicht eingezeichnet!), aber sie machten höchstens in der Flächenansicht den Eindruck einer Epithelschicht, bei tiefer Einstellung des Focus aber zeigten sie sehr unregelmässige Formen und nahmen sich vielmehr aus, wie gewisse blasige Zellen, welche in dem Ovarium aller Daphniden vorkommen und von LEYDIG früher als »Dotterstock« beschrieben worden sind. In keiner einzigen Zelle zeigten sich jene granulirten Protoplasmakugeln, sie waren alle nur prall gefüllt mit einer wasserklaren Flüssigkeit.

Auch die Centralmasse verhielt sich anders. Anstatt einen einzigen grossen, rundlichen Ballen darzustellen, zeigte sie hier einen ganz grossen und vier kleinere Ballen, von denen die Letzteren scheinbar Kugelform besaßen, in Wahrheit aber nur kolbige Auswüchse des grossen Ballens waren. Alle zeigten das oben schon geschilderte feingranulirte Aussehen und liessen keine weiteren Formenelemente in ihrem Innern erkennen.

Zwei Stunden später hatte sich die Gestalt der centralen Ballen bedeutend geändert, sie hatten sich gegeneinander verschoben (Fig. 5 B), und bei zweien konnte ich deutlich einen stumpfen, wurstförmigen, dicken Fortsatz (b) erkennen, den sie zwischen die blasigen Wandungszellen hineingeschoben hatten.

Einer dieser Fortsätze lag so oberflächlich, dass ich starke Vergrösserung (HARTNACK Syst. VII) anwenden konnte, und es liess sich so feststellen, dass der allmählig keulenförmig werdende Fortsatz mit seinem kugligen Ende die Wand einer der blasigen Zellen eindrückte und in das Innere der Zelle einstülpte (Fig. 5 C, a'); man erkannte deutlich dicht aufeinander den Contour der Kugel und den der Zellmembran.

Das Vorrücken der Kugel in die Zelle geht sehr langsam vor sich und ist von mir nicht continuirlich verfolgt worden, da das Thier mir

sonst während der Beobachtung zu Grunde gegangen wäre. Ich setzte dasselbe wieder in Wasser und liess es sich von dem unvermeidlichen Druck des Deckgläschens erholen. Als ich es nach $4\frac{1}{2}$ Stunden von Neuem betrachtete, war die Kugel vollständig in die Zelle eingetreten (Fig. 5. C, a''). Ebenso war ein zweiter im Beginn des Processes beobachteter Fortsatz (Fig. 5 B, b) als granulirte Kugel in das Innere einer andern Wandungszelle eingedrungen (Fig. 5 C, b', b'').

Wie sich dabei die Zellmembran verhält, ist mir nicht ganz klar geworden. Doch beobachtete ich bei der einen vollkommen schon im Innern der Zelle liegenden Kugel einen feinen, kreisförmigen Contour in einigem Abstand sie umgeben, und dieser Contour tangirte die Membran der Zelle. Da nun sicher die Kugel bei ihrem Eindringen die Zellmembran vor sich hertreibend und einstülpend beobachtet wurde, so darf aus diesem letzterwähnten Bilde vielleicht geschlossen werden, dass die Kugel kurz nach ihrem Eindringen in einem Einstülpungssack der Zellmembran liegt, dass dieser sich dann aber sehr rasch auflöst. Letzteres anzunehmen, wäre unvermeidlich, da die Kugeln später — wie oben erwähnt — vollkommen frei im Innern der blasigen Zellen schweben.

Auf diese Weise also füllen sich die Zellen der Wandung allmählig immer mehr mit Protoplasmakugeln an. Allorts erheben sich kurze, kolbige Fortsätze auf der Oberfläche des Nährballens, um in das Innere der Zellen einzudringen, und dieselben müssten ganz überfüllt sein, lösten sich nicht die zuerst eingedrungenen Kugeln bald auf und machten so Platz für später nachrückende.

Der ganze Process macht den Eindruck, als sollten die Epithelzellen mit Protoplasma genährt werden, und in gewissem Sinne geschieht dies auch wirklich, denn die Epithelzellen nehmen während der ganzen Zeit der Protoplasmaauflösung fortwährend an Grösse zu, während ihre Zahl sich nicht mehr vergrössert; sie erreichen nicht selten einen Durchmesser von $60\ \mu$ und mehr (Fig. 7 Ep), vergrössern sich aber nicht nach allen Richtungen gleich stark, sondern wachsen am stärksten gegen das Centrum der Kammer hin, bis sie schliesslich — wenn auch der letzte Rest der centralen Masse verschwunden ist — dort zusammenstossen. Dann ist also, genau gesprochen, keine Kammer mehr vorhanden, denn es fehlt jeglicher Binnenraum, das Gebilde ist zu einer soliden zelligen Kapsel umgewandelt. Auch in diesem Stadium sieht man zuerst immer noch granulirte Kugeln in einzelnen der Zellen liegen (Fig. 8), nicht selten auch noch in einer derselben zwei oder drei Kugeln, ein Bild, welches ohne Kenntniss der vorhergehenden Zustände rein unverständ-

lich ist. Unter meinen Zeichnungen befindet sich eine, bei welcher alle Zellen der Kapsel leer, d. h. ohne erkennbare Formelemente sind, nur in einer einzigen derselben liegen sieben Kugeln von sehr verschiedener Grösse (Fig. 9).

Auch diese lösen sich später auf und es bleibt dann von der Nahrungskammer nur eine Kapsel übrig, aus grossen blasigen Zellen bestehend, von unregelmässig rundlicher, von der Fläche gesehen polygonaler Gestalt, welche sich dicht ineinander fügen und eine compacte Masse darstellen. Nicht eine jede von ihnen reicht aber bis in den Mittelpunkt der Kapsel, nur die grössten stossen dort zusammen, auch kommt es jetzt nicht selten vor, dass die ursprünglich streng einschichtige Structur der Zellenlage dadurch verwischt wird, dass einzelne der kleineren Zellen durch den Druck ihrer Nachbarn in die Tiefe gedrängt und von der Oberfläche abgeschnitten werden.

Der Inhalt der Zellen ist farblos und wasserklar, es sei denn, dass die Resorption der letzteingetretenen Kugeln sich etwas verzögert hat. In diesem Fall findet sich ein feinkörniges, unbestimmt begrenztes Wesen in einzelnen oder mehreren Zellen, das aber später auch verschwindet. Sobald der Zellinhalt völlig homogen geworden ist, lässt er sich weder mit Essigsäure, noch mit Ueberosmiumsäure trüben oder färben. Ganz wie vor dem Eintritt der Kugeln bekommt derselbe durch Ueberosmiumsäure keine gelbe oder braune Färbung, wie z. B. das Protoplasma der anstossenden Eizellen, und Essigsäure bringt nur einen geringen körnigen Niederschlag in der Umgebung der durch sie kenntlich werdenden Zellkerne hervor. Der Inhalt derselben muss eine wässrige Flüssigkeit sein, d. h. Proteinsubstanzen in nicht grösserer Menge gelöst enthalten, als dieselben auch im Blute vorhanden sind.

Zu gleicher Zeit aber mit dem Verschwinden der letzten Kugeln, meistens sogar schon lange vorher (Fig. 8), beginnt ein langsames Schrumpfen der Zellen und zugleich der ganzen Nahrungskammer. Sehr bald besitzt dieselbe nicht entfernt mehr die Kugelform, sondern ist zu einem breiten und niedrigen, seltner zu einem schmalen und hohen Cylinder geworden, dessen rundliche oder unregelmässig vieleckige Zellen durchaus keine bestimmte, gesetzmässige Anordnung mehr erkennen lassen. Sie verhärten auch nicht in diesem Zustand, sondern nehmen immer mehr an Grösse und vielleicht auch an Zahl ab, bis sie nur noch eine schmale, helle Zone kleiner, wasserklarer Zellen zwischen Keimstock und erster Eikammer darstellen (Fig. 17 B, Nk).

Spätestens um diese Zeit, meistens aber schon früher, sind dann die Wintereier, welche sich in den Eikammern entwickelten, fertig und

reif, in den Brutraum auszutreten. Dies kann nun nur so geschehen, dass sie wieder rückwärts in den Keimstock treten und sich mitten durch denselben ihren Weg zum Oviduct bahnen (Fig. 48). Dabei müssen sie also nothwendig auch die Lage blasiger Epithelzellen durchbrechen, welche als Endergebniss der Nährkammer zwischen Eikammern und Keimstock ihnen den Weg versperrt (Fig. 47 B).

Es fragt sich nun, was bedeutet der ganze bisher geschilderte Vorgang?

Die Beantwortung dieser Frage hängt offenbar in erster Linie von der Beantwortung der zweiten Frage ab: woher kommt und was ist die centrale Protoplasma-masse der Nährkammer?

Die richtige Antwort auf diese zweite Frage lässt sich nur dadurch geben, dass man die Entstehung beobachtet, und dies wiederum ist nur dann mit Sicherheit möglich, wenn man diese Entstehung einer Nährkammer an ein und demselben lebenden Thiere verfolgt. Lange Zeit wollte dies durchaus nicht gelingen; alle Versuche scheiterten an der Zartheit und leichten Hinfälligkeit der Thiere. Sobald ich eines unter dem Deckgläschen beobachtet hatte — und ohne Anwendung eines solchen kann man nicht sicher genug beobachten — wurde es matt, erholte sich zwar wohl einigermaßen, starb aber doch nach 42, höchstens 24 Stunden. Und nicht nur solche gequetschte Leptodoren sterben rasch ab in Gefangenschaft, sondern auch die frischesten, kräftigsten Thiere lassen sich nur bei grosser Sorgfalt und Anwendung einer ganz bestimmten Behandlung längere Zeit am Leben erhalten. Ganz reines, von Stäubchen, Fädchen und dergleichen freies Wasser, das täglich gewechselt wird, täglich frisches Futter von lebenden kleinen Daphnien, Cyclopen u. s. w. und Aufbewahrung der Leptodorenzucht bei Tage in einem stark verdunkelten Raum, sind die Mittel, durch welche ich in einzelnen Fällen Individuen bis zu 44 Tagen vollkommen munter erhalten habe.

Um die Belastung mit dem Deckglas nach Möglichkeit zu vermeiden, beobachtete ich vorher eine sehr grosse Anzahl von Nährkammern in den verschiedensten Stadien, so dass ich sicher war, auch ohne Deckglas und bei schwächerer Linse (HARTNACK Syst. IV) das betreffende Bild richtig zu deuten.

Auf diese Weise konnte ich feststellen, dass der Inhalt der Nährkammern, der grosse centrale Protoplasma-ballen (primärer Nährballen) nichts Anderes ist, als der umgewandelte Inhalt einer gewöhnlichen Eikammer, dass es eine der bekannten Gruppen von vier Keimzellen ist, welche, in bestimmter Weise verändert, schliess-

lich als eine einzige kernlose Protoplasmamasse (Cytode) erscheint, welche sodann von den Wandungszellen resorbiert wird.

Ich greife jetzt zurück und schildere die ersten Vorgänge der Nährkammerbildung bis zu dem Stadium, von welchem ich oben ausgegangen war: der Bildung kolbiger Protoplasmafortsätze, welche in die Epithelzellen eindringen. Diese ersten Vorgänge sind folgende.

Fast bei allen kräftigen Thieren, welche Wintereier produciren, werden in jedem Ovarium mindestens zwei, meist aber drei bis sieben Eikammern gebildet durch gleichzeitiges Vorrücken eben so vieler Keimgruppen vom Keimstock her. Von diesen geht regelmässig die erste (vom Keimstock aus gerechnet) den geschilderten eigenthümlichen Resorptionsprocesse ein, d. h. sie wandelt sich in eine Nährkammer um.

Die erste bemerkbare Veränderung ist eine Formänderung: die Keimgruppe (und natürlich auch die sie einschliessende Kammer), welche vorher die gewöhnliche ovale Gestalt besass, wird jetzt zur Kugel, ja sogar zur stark abgeplatteten Kugel (Fig. 4 *Nk*). Es beruht dies sehr wahrscheinlich auf einer selbstständigen Contraction der Keimzellen, denn während in den andern Eikammern eine jede Keimzelle sich an den Seiten stark vorwölbt, so dass also an den Rändern der Kammer die einzelnen Eizellen durch Lücken von einander abstehen, liegen sie hier so dicht aufeinander, dass sie nur eine Masse zu bilden scheinen. Keine Einbuchtung des Umrisses verräth die Stelle, an welcher zwei Zellen aneinanderstossen, und am lebenden Thier hält es überhaupt schwer oder ist auch ganz unmöglich, die zarten Grenzlinien der Zellen zu erkennen (Fig. 4 *Nk*). Erst nach Zusatz von Essigsäure treten sie scharf und deutlich hervor, man erkennt, dass die vier Eizellen ihre frühere Lagerung gegeneinander noch beibehalten haben, dass sie etwa wie Geldstücke aufeinander liegen (Fig. 4 *A*).

Mit der Contraction der vier Keimzellen zu einer Kugel, geht aber noch eine andere für das Verständniss der ganzen Erscheinung bedeutsame Veränderung an ihnen Hand in Hand, nämlich eine Abnahme ihres Volumens. Durch Messungen kann ich dieselbe allerdings nicht belegen, aber schon das blosser Augenmaass lässt kaum einen Zweifel, dass z. B. in Fig. 4 die Nährkammer (*Nk*) erheblich kleiner ist an Masse, als die erste Eikammer (*Eik*). Diese beiden Keimgruppen waren aber kurz vorher noch gleich gross. Noch bestimmter spricht für eine rasch eingetretene Volumverminderung der Umstand, dass die

Ovarialscheide der Nährkammer nicht mehr straff anliegt, sondern schlaff an ihr herumhängt (*Os*).

In diesem Stadium zeigt das Protoplasma der zu einer Kugel zusammengezogenen Keimzellen noch keine Veränderung, es ist noch völlig homogen und trübt sich erst körnig beim Absterben des Thieres, oder bei Zusatz von Essigsäure (Fig. 1 *B*). Dagegen aber sind die Kerne bereits in voller Metamorphose und zwar in einer regressiven begriffen.

In gewöhnlichen Keimzellen erkennt man die blassen, grossen Kerne auch am lebenden Thier sehr leicht (Fig. 1 *Eik*); nicht so in diesen. Hier sieht man entweder gar kein Formelement im Innern der Zelle, oder doch nur einen kleinen, äusserst blassen rundlichen Körper, den ich für den Rest des zum grössten Theil bereits aufgelösten Nucleolus halte.

Nach Einwirkung verdünnter Essigsäure erkennt man, dass jeder dieser Nucleolusreste im Innern einer hellen Blase liegt, die nichts Anderes ist als die geschrumpfte Kernhülle (Fig. 1 *B*, *k* u. 1 *C*, *k'*, *k''*). Concentrirte Essigsäure macht den wasserhellen Inhalt dieser Kernblase gerinnen, so dass er als eine solide, dunkle Kugel erscheint (*k'''*), eine Reaction, die bei den Kernen unveränderter Keimzellen niemals eintritt. Die Deutung ergibt sich leicht: der Nucleolus, oder besser, die Kernsubstanz (*OSCAR HERTWIG*) löst sich im Kernsaft auf.

Später verschwindet die Kernmembran vollständig, ohne dass ich zu sagen wüsste wo sie hin geräth, und dann finden sich im Innern der Protoplasmakugel nur noch jene vier kleinen, stark lichtbrechenden, rundlichen Körper, nach meiner Auffassung die letzten Reste des Nucleolus, auf deren endliches Schicksal ich zurückkommen werde.

Um diese Zeit bemerkt man auch bereits die ersten Anläufe zur Bildung der zelligen Umhüllung der Nährkammer, der Follikelwandung, wenn man will.

Es treten nämlich am Keimstockrand der Kammer kleine blasige Zellen auf (Fig. 1 *Ep*), zuerst nur in ganz geringer Zahl. Gleichzeitig verdickt sich die Ovarialscheide, soweit sie die Nährkammer überkleidet, und zwar dadurch, dass die vorhandenen zelligen Elemente der Ovarialscheide anschwellen und zu eben solchen blasigen Zellen werden, wie sie zwischen Kammer und Keimstock eingekleibt sichtbar wurden.

Ich muss hier kurz einschalten, dass die Wand des Eierstocks bei *Leptodora* wie bei allen mir bekannten Daphniden äusserst dünn ist, indem sie eigentlich nur aus einer cuticularen, structurlosen Membran besteht, nicht aber — wie z. B. bei den Insecten — unter dieser Cuticula noch eine continuirliche Epithelschicht besitzt. Natürlich muss

eine continuirliche Zellenlage zu einer früheren Entwicklungsstufe vorhanden gewesen sein, da sonst eine Cuticula nicht hätte abgeschieden werden können, und in der That besteht das jugendliche Ovarium aus einem soliden Zellenstrang, allein im fortpflanzungsfähigen Thier finden sich nur noch Reste einer Epithellage. Am lebenden Thier lassen sie sich nicht zur Anschauung bringen, sehr gut dagegen nach Anwendung von Essigsäure und geringem Druck. Die Scheide hebt sich dann von den Eizellen ab und man erkennt, dass auf ihrer Innenfläche zerstreut kleine Zellen festsitzen, deren unregelmässige Gestalt genau der Form der Lücken entspricht, welche sowohl zwischen den Eizellengruppen zweier benachbarter Kammern, als auch zwischen je zwei benachbarten Eizellen ein und derselben Kammer am Rande frei bleiben. Morphologisch können diese Zellen nur als Eierstocksepithel aufgefasst werden, wenn sie auch functionell kein solches mehr darstellen. Ihre Function ist vielmehr hier die des Bindegewebes, es sind Lückenfüller. In meiner früheren Abhandlung über *Leptodora* hatte ich ihnen keine Aufmerksamkeit zugewandt, und nur in der »Erklärung der Abbildungen« kurz auf die »Kerne« auf der Innenfläche der Ovarialscheide hingewiesen. Diese Kerne aber gehören selbstständigen Zellen an, und diese Zellen können unter Umständen zu neuer Thätigkeit erwachen, ihre bisherige Passivität aufgeben und zu einer ziemlich bedeutenden Rolle sich aufschwingen, denn sie sind es, aus denen sich die Wandung der Nährkammer bildet.

Es geschieht dies durch Wachstum und Vermehrung derselben. Die kleinen blasigen Zellen mit wasserklarem Inhalt schwellen an und vermehren sich durch Theilung. Fast immer beginnt ihre Wucherung, wie in Fig. 4, vom Keimstock her, allein ich habe auch gesehen, dass sie umgekehrt von der ersten Eikammer her vorrückten, und fast immer liegen auch einzelne zerstreut an dazwischen gelegenen Punkten der Oberfläche. Sehr bald schon überzieht den grössten Theil der zusammengeballten Eizellen eine continuirliche Zellenlage. Die Zellen stehen offenbar unter einem erheblichen Druck, denn sie erscheinen ganz platt und quetschen sich gewissermassen zwischen Ovarialscheide und der Kugeloberfläche der Keimzellen durch. Sie rücken nicht in völlig geschlossener Linie und in gerader Richtung über die Oberfläche der Eizellenmasse hin, vielmehr springen meist einzelne Zellen ihres Randes stark vor, und sie wuchern nach allen Seiten. Dafür, dass sie nicht alle von einer Stelle herkommen, ist das Vorkommen vereinzelter solcher Zellen beweisend an Punkten, an welchen die vorrückende Hauptmenge derselben, gewissermassen die geschlossene Phalanx, noch nicht hingelangt ist.

Auf diese Weise also vervollständigen sich unter der cuticularen Ovarialscheide die zerstreuten kleinen Epithelzellen zu einer continuirlichen Lage, welche die vier in der Metamorphose begriffenen Keimzellen mehr oder weniger vollständig einschliesst (Fig. 2 A).

Oft beginnt nun der oben geschilderte Resorptionsprocess bereits, ehe die Einschliessung ganz vollendet ist. Vorher aber erleiden die Nährzellen noch weitere Veränderungen: sie verschieben sich gegeneinander, ihr Protoplasma wird granulirt und die Kernreste schwinden vollständig.

Die erstgenannte Veränderung kann nur auf activer Contraction der Zellsubstanz beruhen, wie wir eine solche schon für die oben geschilderte erste Gestaltveränderung der Nährzellengruppen annehmen mussten. Diese Zusammenziehungen dauern also fort und haben schliesslich eine gänzliche Verschiebung der Zellen in ihrer gegenseitigen Lagerung zur Folge. Während sie vorher wie Geldstücke aufeinander geschichtet lagen, drängen sie sich jetzt in verschiedener Weise dicht an- und ineinander, und sind bald schräg über- und nebeneinander gelagert, bald stehen drei von ihnen der Quere nach nebeneinander, die vierte aber darüber. Es mag sein, dass dabei nicht nur active, wenn auch sehr langsame Contractionen der Zellsubstanz, sondern auch in passiver Weise die Spannung mitwirkt, unter welchen diese Kammer augenscheinlich steht. Ohne Zweifel werden auch die wuchernden Epithelzellen diesen Druck vermehren helfen; jedenfalls besteht ein starker intracameraler Druck, wie man am deutlichsten an den sonderbar gestalteten Flächen der aufeinander gepressten Nährzellen erkennt, die den muschligen Bruchflächen eines Feuersteins nicht unähnlich sind (Fig. 2 B, 3 A u. B, Fig. 4).

Direct mit dem Auge verfolgen kann man die Verschiebung der Zellen nicht. Allein ich habe wiederholt beobachtet, wie die Eizellen einer Nährkammer heute noch regulär lagen, morgen aber bereits stark gegeneinander verschoben waren (Fig. 11 A u. B). Mit dem Beginn der Verschiebung tritt zugleich die zweite Veränderung der Nährzellen ein, die vorher völlig homogene, hyaline Zellsubstanz nimmt eine feinkörnige Beschaffenheit an.

Diese feine Granulirung ist sehr characteristisch. Blasse, kleine, rundliche Körnchen, stärker lichtbrechend als die hyaline Grundsubstanz und daher um ein Weniges dunkler, sind in sehr regelmässigen Abständen in diese letztere eingebettet (Fig. 2 A). Der Anblick hat durchaus keine Aehnlichkeit mit der körnigen Trübung, wie sie den Zerfall eines Gewebetheils einleitet und das Absterben desselben an-

zeigt. Von Absterben kann natürlich hier obnehin keine Rede sein, wo die Eizellen noch lange nach dem Körnigwerden so energische Lebensäusserungen wahrnehmen lassen.

Es gelingt aber auch nachzuweisen, dass diese Granulirung nicht auf einer Neubildung von Körnchen beruht, sondern nur auf dem Hervortreten schon vorher vorhandner Elemente. Das Protoplasma aller Keimzellen enthält solche Körnchen, nur dass diese im Lichtbrechungsvermögen mit der Grundsubstanz übereinstimmen und deshalb unsichtbar bleiben. Behandelt man eine nahezu reife Wintereizelle mit Ueberschwefelsäure, so bekommt die dicke protoplasmatische Rinde des Eies dieselbe feinkörnige Beschaffenheit; die beiden Substanzen, welche das Protoplasma zusammensetzen, reduciren die Säure verschieden stark, die Grundsubstanz wird weniger gefärbt als die darin eingebetteten Körnchen (Fig. 14). Auch Essigsäure macht das Protoplasma körnig, und ebenso tritt bei absterbenden, unter dem Deckglase erstickenden Thieren diese Granulirung ein.

Es bleibt nun nur noch eine Frage zu entscheiden, ob nämlich die vier Nährzellen schliesslich miteinander zu einer einzigen Masse verschmelzen? Die Frage ist von keiner grossen, principiellen Bedeutung. Ich werde weiter unten zeigen, dass beliebige Stücke des Protoplasmas einer Eizelle, wenn sie vom Ei losgerissen werden, selbstständig die Kugelform annehmen, obgleich sie keine Spur eines Kernes besitzen, ganz so, wie eine kernlose Amöbe (ein *Moner* HAECKEL'S) sich kuglig zusammenzieht. Ein »Attractionscentrum«, wofür man oft und zum Theil gewiss mit Recht den Zellkern genommen hat, scheint demnach nicht nöthig zu sein, damit eine gewisse Menge von Protoplasma eine in sich begründete Einheit darstellt und selbst bei äusserem Druck nicht ohne Weiteres mit einer benachbarten Kugel von gleicher Beschaffenheit zusammenfliesst.

Ein solches Zusammenfliessen der vier Eizellen findet indessen hier statt, aber zu ziemlich verschiedener Zeit, gewöhnlich nicht vor Beginn der Auswanderung des Protoplasmas in die Wandungszellen. In diesem Stadium lässt der centrale Protoplasmaballen in der Regel keine Grenzlinien der einzelnen Zellen mehr erkennen, und aus dem Verhalten der von den Kernen noch übrigen Reste darf man auf vollständige Verschmelzung der Zellkörper schliessen. Die vier oder fünf Nucleoli liegen nämlich dann dicht beisammen, und zwar ziemlich dicht unter der Oberfläche der Protoplasmamasse, so dass man an ein Ausstossen derselben denken könnte. Wirklich sah ich auch in einem Falle am lebenden Thier, dass diese Nucleolusgruppe im Verlauf einer Stunde um ein bedeutendes Stück vorwärts gerückt

war und zwar bis dicht unter die Oberfläche des Nährballens. Den wirklichen Austritt konnte ich aber nicht mehr beobachten, da ich anderer Fragen halber das Thier durch Anwendung von Reagentien tötete.

Sehr häufig erfolgt indessen die Verschmelzung der vier Eizellen auch erst später (Fig. 20), und man unterscheidet noch deutlich ein oder die andere ihrer Contoure als äusserst feine, schräg oder quer über die scheinbar ganz einheitliche Masse hinziehende Linie, während schon die meisten der Wandungszellen mit Kugeln gefüllt sind. In einzelnen, seltneren Fällen bilden die Keimzellen überhaupt noch gar keine einheitliche Masse, sondern liegen noch gesondert als kugliger oder unregelmässig gerundeter Ballen neben und übereinander. Soviel ist sicher, dass der Process der Auswanderung in die Epithelzellen ganz unabhängig davon ist, ob eine Verschmelzung der Nährcytoden stattgefunden hat oder nicht.

Es ist übrigens oft ohne Reagentien nicht möglich sich Sicherheit über den Eintritt der Verschmelzung zu verschaffen; am lebenden Thier ist man der doppelten Täuschung ausgesetzt, wirklich noch vorhandene Trennungsflächen zu übersehen oder die ersten kolbigen Fortsätze der Nährcytode für die noch nicht verschmolzenen primären Nährzellen zu nehmen (so z. B. in Fig. 5A). In späterer Zeit, wenn einmal schon bedeutende Mengen des Protoplasmas der Nährzellen resorbirt sind, tritt stets eine völlige Verschmelzung ein; allmählig verliert sich dann auch die Kugelform des Nährballens, und wenn der grösste Theil des Protoplasmas bereits ausgewandert ist, füllt der Rest desselben die centrale Höhlung der Kammer als eine blasse, dünne Schicht, in die die gewaltig angewachsenen und geschwellten Wandungszellen mit abgerundeten Spitzen hineinragen und sie dadurch auf dem optischen Querschnitt sternförmig erscheinen lassen (Fig. 10).

Wenn in dieser Periode noch eine oder zwei grosse granulirte Protoplastmakugeln in der Nährkammer eingeschlossen liegen, wie z. B. auf Fig. 10, so rühren diese nicht von den Keimzellen der Nährkammer her, sondern sind später eingedrungene Elemente, auch Nährzellen, nämlich die zwei proximalen Abortiv- oder Nährzellen der anstossenden ersten Eikammer. Sie sind nicht ein regelmässiger Zuwachs der Nährkammer, sondern kommen nur unter gewissen Umständen hinzu. Doch davon, sowie von andern Modificationen des ganzen Vorgangs soll erst in einem späteren Abschnitt näher die Rede sein, nachdem zuvor die Bedeutung des ganzen Vorganges klar gelegt worden ist.

2. Hängt die Bildung von Nährkammern mit dem Befruchtungsprocess zusammen?

Als ich zum ersten Mal die amöboiden Bewegungen sah, mittelst deren die Keimzellen einer Nährkammer in die umgebenden Epithelzellen portionenweise einwandern, kannte ich noch nicht die Natur derselben. Da ich wusste, dass diese Gebilde nur in der Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Thiere vorkommen, andererseits amöboide Bewegungen der Samenzellen durch LA VALETTE, LEYDIG und Andere bekannt sind, und bei der grossen Menge gleichzeitig vorhandener Männchen es auffallen musste, dass bei der durchsichtigen Lepidodora nicht sehr leicht und häufig die grossen kugligen Samenzellen im Oviduct oder Ovarium nachweisbar waren, kam ich zuerst auf die Vermuthung, das Gebilde stehe mit der Befruchtung in Beziehung. Die centrale Protoplasmamasse, deren Zusammensetzung aus vier grossen Zellen die damals mir vorliegenden Präparate nicht erkennen liessen, nahm ich für zusammengeflossene oder zusammengeballte Samenzellen, die umgebenden Epithelzellen aber hielt ich für eine Art von Receptaculum seminis, eine Kapsel, bestimmt, das Protoplasma der Samenzellen in sich aufzunehmen und bis zur Reife der Eier aufzubewahren. Da die Eier beim Austreten die Kapsel durchsetzen müssen, war die Gelegenheit zu Vermischung des Inhaltes der Kapselzellen mit dem vorbeiströmenden, flüssigen Ei gegeben.

Spätere Beobachtungen haben dann freilich diese — wenn man will — phantastischen Vermuthungen gänzlich zu Fall gebracht, und ich würde sie nicht erwähnen, wenn nicht der ganze Process, den wir in den Nährkammern ablaufen sehen, etwas so Ungewöhnliches an sich trüge, dass leicht auch Anderen der Gedanke kommen könnte, es handle sich dabei doch noch um etwas Anderes, als einen blossen Ernährungsprocess des Eies. Bin ich doch selbst bis in die letzte Zeit meiner über drei Jahre sich erstreckenden Untersuchungen immer wieder von Neuem in Zweifel verfallen, ob nicht doch die Befruchtung der Winter Eier mit diesen Nährkammern zusammenhänge, wenn auch auf andere Weise, als ich zuerst gedacht hatte.

Dem ist nun ganz bestimmt nicht so.

Ich werde in einem späteren Abschnitt durch Versuche nachweisen, dass die althergebrachte, aber niemals bewiesene Meinung, nach welcher die Winter Eier der Daphniden der Befruchtung bedürfen, um sich entwickeln zu können, vollkommen richtig ist. Die Winter Eier bilden sich zwar im Ovarium völlig aus, ganz unabhängig von männlichem Einfluss, aber sie werden, falls die Befruchtung nicht rechtzeitig eintritt, entweder überhaupt nicht in den Brutraum entleert, und zerfallen

im Eierstock selbst, oder sie gelangen zwar in den Brutraum (das Ephippium), bilden aber dort keine Dotterhaut, sondern zerfallen sehr rasch und vollständig.

Bei der grossen Gleichförmigkeit in den Fortpflanzungserscheinungen der Daphniden, bei welchen allen — wie ich später zeigen werde — Sommer- und Wintereier sich in wesentlich derselben Weise entwickeln, bei welchen allen die Bildung der Wintereier mit massenhaftem Auftreten der Männchen zusammenfällt, darf und muss wohl angenommen werden, dass die bei einigen Gattungen nachgewiesene Befruchtungsbedürftigkeit der Wintereier auf alle Gattungen auszudehnen ist, welche überhaupt Wintereier hervorbringen.

Darauf fussend, habe ich nun den Versuch gemacht, Leptodora-weibchen, welche Nährkammern in ihren Ovarien trugen, so lange in Gefangenschaft am Leben zu erhalten, bis sie ihre Eier in den Brutraum übertreten liessen. Ich wählte Weibchen mit nahezu reifen Ovarialeiern, um sicher zu sein, dass die Eier normal genährt waren. Bei zwei Thieren glückte der Versuch, der Dotter trat in den Brutraum über und zog sich kuglig zusammen, allein anstatt sodann eine Eischale auszuschleiden, löste sich sein Zusammenhalt, er wurde zuerst an der Oberfläche, dann in der ganzen Dicke des Eies locker, verbreitete sich diffus im Brutraum und füllte denselben schliesslich fast aus. Bei den Bewegungen des Thieres auf dem Objectträger floss er schliesslich aus dem Brutraum aus.

In beiden Fällen waren demnach die Eier unbefruchtet, da sie sich genau so verhielten, wie unbefruchtete Wintereier anderer Daphniden, und es darf somit wohl als erwiesen angesehen werden, dass die Bildung von Nährkammern zu der Befruchtung der Eier in keiner Beziehung steht.

3. Bedeutung der Nährkammern für die Eibildung.

Hält man alle Thatfachen zusammen, so kann es nicht zweifelhaft bleiben, dass der in Vorigem beschriebene Vorgang nichts Anderes ist als ein eigenthümlicher Ernährungsprocess, ein Process, der den sich entwickelnden Eiern Material zuführen soll, und zwar nicht Dotter (*Deutoplasma* VAN BENEDEEN), sondern vielmehr fertiges Protoplasma.

Dem Beweise dieses Satzes, zu dem ich nun übergehe, schicke ich die eine fundamentale Thatfache voraus, dass bei allen Leptodora-weibchen, welche Wintereier im Ovarium enthalten, auch die Nährkammer nicht fehlt, dass sie dagegen bei Ovarien mit Sommereiern niemals vorkommt.

Schon im ganzen Verlauf des October werden von vielen Weibchen Wintereier gebildet, aber daneben von andern auch noch Sommereier, und zwar in grosser Zahl. Ich würde dies aus dem blossen Befund der Eierstöcke nicht abzuleiten wagen, weil Sommer- und Wintereier bei *Leptodora* weit schwieriger zu unterscheiden sind als bei andern Daphniden, ja weil sie — ehe nicht die Dotterbildung begonnen hat — an sich selbst überhaupt gar kein Unterscheidungszeichen tragen. Dass aber im October noch viele Sommereier erzeugt werden, geht daraus hervor, dass besonders in der ersten Hälfte des October noch massenhaft ganz junge Leptodoren ins Netz gerathen, wie man denn auch bis Ende des Monats immer noch einzelne Weibchen erhält, welche Embryonen im Brutraum enthalten. Im November sind solche Weibchen nur ganz vereinzelt zu finden, beinahe alle bringen Wintereier hervor, und in dieser Zeit beobachtet man beinahe kein Weibchen mehr, welches nicht eine Nährkammer in jedem Ovarium aufwiese. Umgekehrt lässt sich im August, wo die Männchen noch fehlen, oder erst ganz vereinzelt aufzutreten beginnen und wo noch kein Weibchen Wintereier hervorbringt, auch kein solches mit einer Nährkammer auf irgend welcher Stufe der Entwicklung auffinden.

Sobald die Dotterbildung in der Eizelle einigermaßen fortgeschritten ist, kann man Winter- und Sommereier unschwer unterscheiden, nicht daran, dass die Wintereier kleiner seien, wie P. E. MÜLLER irrtümlich angiebt, sondern vielmehr an der Beschaffenheit des Dotters und dem Verhältniss desselben zum Protoplasma des Eies. Wie oben schon bemerkt wurde, bildet sich beim Winterei eine dicke Schicht (bis $10\ \mu$) von hellem, farblosem und vollkommen homogenem Protoplasma rund um den Dotter herum, und dieser grenzt sich scharf gegen diese Rindenschicht ab, so dass es in der That den Eindruck macht, als sei der Dotter von einer gelatinösen, dicken Schale umgeben. Dotter (Deutoplasma) und Protoplasma sind beim Winterei scharf voneinander geschieden (Fig. 10 *P* u. *D*). Natürlich entsteht das Deutoplasma im Innern des Protoplasma, allein sobald die Dotterbildung beendet ist, findet sich kein Protoplasma mehr zwischen den Dotterkugeln, die letzteren sind eng aneinander gepresst, deshalb auch meist polygonal abgeplattet, und wenn man das Ei nach Behandlung mit Osmiumsäure zerreisst, erkennt man auf der Innenfläche der Protoplasmarinde rundliche Nischen, in welche die Vorsprünge der äussersten Dotterkugeln hineinpassen (Fig. 14), man sieht aber keine Fortsätze des Protoplasma zwischen die Dotterkugeln hineinragen.

Dadurch nun bekommt das Winterei schon im Ovarium ein wesentlich anderes Aussehen als ein Sommerei, bei welchem einmal die Pro-

toplasmarine nur dünn und nicht so scharf vom Dotter abgesetzt ist, dann aber auch der Dotter selbst sich wesentlich verschieden zeigt. Nicht dass er anders gefärbt wäre, wie dies sonst bei Daphniden häufig der Fall ist, er ist vielmehr hier bei beiden Eiarten farblos; allein das Lichtbrechungsvermögen ist beim Winterdotter weit stärker, ein Sommerei erscheint deshalb weit blasser, die Dotterkugeln, auch hier polygonal abgeplattet, sind von äusserst zarten, bei schwacher Vergrößerung kaum erkennbar feinen Contouren eingefasst, und im Centrum des durchsichtigen reifen Eies liegt eine Gruppe feiner, blasser Körnchen, die bei dem Winterei fehlt.

An solchen Eierstöcken nun, welche unzweifelhafte Wintereier enthalten, habe ich niemals die Nährkammer vermisst, und zwar stets war eine solche in beiden Ovarien vorhanden, wenn auch häufig verschieden weit in der Entwicklung vorgeschritten.

Daraus und aus den vorher angeführten Gründen darf wohl der obige Satz als gesichert angesehen werden, dass die Wintereibildung stets von der Bildung einer Nährkammer begleitet wird, oder besser, dass in einem Ovarium, welches Winter-eier ausbildet, mindestens eine und zwar gewöhnlich die erste Keimzellengruppe sich unter Bildung einer Nährkammer wieder auflöst.

Offenbar schliesst die Regelmässigkeit dieses Vorgangs die Deutung eines zufälligen und bedeutungslosen Missrathens eines Eies von vornherein aus. Was sollte nun aber diese Auflösung der bereits mächtig herangewachsenen, protoplasmareichen Keimzellen für eine Bedeutung haben, wenn nicht die, dieses Protoplasma den andern Eizellen zu ihrer definitiven Ausbildung zuzuführen?

Wir würden allerdings a priori durchaus nicht im Stande sein nachzuweisen, dass diese Eizellen nicht auch für sich allein sorgen und die nöthige Menge von Protoplasma aus dem Blute erzeugen könnten, allein die Erfahrung belehrt uns, dass schon die Sommereier mit der Beschaffung des nöthigen Protoplasma's nicht allein fertig werden, sondern dass eine jede Eizelle die Unterstützung dreier ihrer Schwestern nöthig hat, die sich für sie auflösen müssen und von ihr ohne Zweifel resorbirt werden. Es ist wahr, dass diese vorausgesetzte Resorption nicht direct wahrnehmbar ist, und ich habe selbst früher daran gedacht, ob nicht die ganze Erscheinung blos auf einer historischen Reminiscenz beruhe, etwa der letzte Rest eines unbekanntes Vorganges sei, durch welchen die phyletischen Vorfahren der *Leptodora* ihre Eier gebildet hätten. Die drei Abortivzellen würden dann etwa rudimentären Organen zu vergleichen sein.

Ich werde in einem späteren Abschnitt dieser Untersuchungen zeigen, dass die Gruppierung der Keimzellen des Ovariums zu vierzelligen Keimgruppen allen Daphniden ohne Ausnahme zukommt, sowie, dass bei allen stets nur eine dieser Zellen zum Ei wird, die andern aber sich auflösen. Für viele Arten hat MÜLLER bereits diesen Nachweis geliefert, sie gilt aber auch für diejenigen Gruppen, bei welchen er eine andere Entstehungsweise für möglich hielt.

Aus dieser Allgemeinheit des Vorkommens folgt fast schon mit Gewissheit, dass die drei Abortivzellen der Daphniden nicht bedeutungslos für die Ausbildung des Eies sind. Wären sie blosser Ueberbleibsel eines früheren phyletischen Stadiums, so könnten sie nicht bei einer so grossen Anzahl von weit abweichenden Arten und Gattungen genau in derselben Weise sich wiederholen; sie würden dann, wie rudimentäre Organe dies zu thun pflegen, bei der einen Art mehr, bei der andern weniger vollkommen entwickelt sein. Sie sind aber im Gegentheil bei allen Gruppen der Daphniden in genau derselben Weise entwickelt und gehen genau zu derselben Zeit der Eientwicklung in langsamem Tempo zu Grunde.

Bedeutend verstärkt wird dieses Argument dadurch, dass bei allen der Beginn ihrer Rückbildung zusammenfällt mit dem Beginn der Dotterbildung in der Eizelle.

Ich glaube deshalb, dass man mit voller Sicherheit annehmen darf, dass die Function dieser drei Zellen keine andere ist als die, die vierte und eigentliche Eizelle zu ernähren. Es sind thatsächlich Ei-Nährzellen.

Wenn nun dieses feststeht, und die zum Sommeri sich ausbildende Eizelle der Leptodora schon ausser Stande ist, allein für sich die nöthige Menge von Protoplasma hervorzubringen, wenn andererseits feststeht, dass das grössere Winteri dieser Art ausserdem auch noch eine relativ und absolut weit grössere Menge von Protoplasma enthält als das kleinere Sommeri ¹⁾, liegt da die Vermuthung nicht nahe, es möchten beim Winteri auch die drei Nährzellen mit der Eizelle zusammen keine genügende Menge Protoplasma hervorzubringen im Stande sein?

Allerdings kommt bei der Winteribildung anderer Daphniden die Bildung einer Nährkammer nicht vor, wie ich später zeigen werde, allein dieselben besitzen auch eine ungleich dünnere protoplasmatische Rinde.

Und wenn wir nun bei Leptodora in allen Eierstöcken, welche

1) Beide Eiarten sind kuglig; das Sommeri hat im Durchmesser 0,48 Mm., das Winteri 0,52 Mm.

Wintereier ausbilden, beobachten, dass die erste Keimgruppe, nachdem sie schon eine bedeutende Grösse erlangt hat, sich vollständig auflöst, sollten wir da nicht berechtigt sein zu der Annahme, dass sie sich zu Gunsten der übrigen Eizellen auflöst, um ihnen das protoplasmatische Material zu liefern, welches sie selbst mit ihren drei Nährzellen in genügender Menge zu liefern ausser Stande sind?

Man erinnere sich nur des Herganges dieser Auflösung. Zuerst verlieren die vier Eizellen ihre Zellnatur durch Auflösung ihres Kernes, sodann senden sie kolbige Fortsätze in die Epithelzellen hinein, die sich abschnüren, kuglig zusammenziehen und dann langsam auflösen. In dem Maasse, als das Protoplasma einwandert und sich auflöst, wachsen die Epithelzellen, und wenn alles Protoplasma der vier Zellen verschwunden ist, sind die Epithelzellen so stark angeschwollen, dass sie mit ihren Spitzen im Mittelpunct der Kammer zusammenstossen.

Hätte der Vorgang damit sein Ende erreicht, so könnte man glauben, es handle sich hier um eine Ernährung der Epithelzellen. Allein nun schwellen diese ihrerseits eben so allmählig wieder ab, als sie vorher angeschwollen waren, und schrumpfen schliesslich bis auf unbedeutende Reste zusammen.

Wohin könnte nun das aufgelöste Protoplasma gekommen sein, wenn nicht in die gleichzeitig heranwachsenden Eizellen der unmittelbar an die Nährkammer anstossenden Keimgruppen?

Ich habe mich bemüht, durch Messungen festzustellen, ob etwa genau während der Auflösung des Protoplasmas in den Epithelzellen und dem späteren Schwund dieser eine namhafte Anschwellung der Eizellen in den Kammern stattfindet, allein hier, wie in andern Puncten, wo es auf genaue Messungen auf verschiedenen Entwicklungsstufen ankam, vereitelte die Zartheit des Thieres meine Bemühungen. Entweder fiel die Messung nicht hinreichend genau aus, um von Werth zu sein, weil das Thier sich bewegte, oder ich hatte dasselbe fixirt durch einen geringen Druck des Deckgläschens, die Messung gelang, allein der Process verlief weiterhin unregelmässig und das gequetschte Thier starb, ehe derselbe beendet war.

Ich richtete nun meine Aufmerksamkeit darauf, ob etwa stets die Bildung einer Nährkammer mit einem bestimmten Stadium der Eientwicklung zusammenfällt, so dass man hieraus einen Schluss auf die Beziehung beider Vorgänge machen könnte. Unter 98 Eierstöcken mit Nährkammer, von welchen ich die meisten in Zeichnungen vor mir hatte (42 davon blos in genauer Beschreibung), befanden sich die Eikammern bei 56 Ovarien noch ohne jede Spur von Dotterablagerung in der Eizelle, ich bezeichne sie als das erste Stadium der Eient-

wicklung; bei 15 Ovarien zeigten die Eizellen der Kammern bereits mehr oder weniger vorgeschrittene Dotterbildung, vom ersten Beginn derselben bis zu dem Stadium, in welchem die Eizelle anfängt die drei Nährzellen an Grösse zu überflügeln; ich bezeichne dieses Stadium als das zweite der Eientwicklung. Schliesslich befanden sich darunter 27 Ovarien mit nahezu oder ganz fertigen und zum Austritt bereit Eiern: das dritte Stadium der Eientwicklung.

Wenn ich nun auch drei Stadien in der Entwicklung der Nährkammer annehme, und zwar als erstes Stadium die Periode vom Schwinden der Eizellkerne bis zum Beginn der Protoplasmäeinwanderung in die Epithelzellen, als zweites Stadium die Zeit vom Beginn dieser Einwanderung bis zur Beendigung derselben, als drittes Stadium endlich die Zeit des Zusammenschrumpfens der leeren Epithelkapsel zum »blasigen Zellenring«, so erhalte ich folgende Zusammenstellung. Im ersten Stadium der Eientwicklung befanden sich die Ovarien von 56 Thieren, im zweiten die von 15, im dritten die von 27. Bei diesen drei Gruppen vertheilten sich die drei Stadien der Nährkammer wie folgt:

Eizelle

auf Stadium I.	auf Stadium II.	auf Stadium III.
Unter 56 Fällen befand sich die Nährkammer auf:	Unter 15 Fällen befand sich die Nährkammer auf:	Unter 27 Fällen befand sich die Nährkammer auf:
a) Stad. 1 bei 25 = 44,7%	a) Stad. 1 bei 1 = 6,6%	a) Stad. 1 bei 0 Individuen.
b) Stad. 2 bei 21 = 37,5%	b) Stad. 2 bei 12 = 80%	b) Stad. 2 bei 5 Individuen = 18,8%
c) Stad. 3 bei 10 = 17,8%	c) Stad. 3 bei 2 = 13,4%	c) Stad. 3 bei 22 Individuen = 81,4%

Ordnet man diese Daten umgekehrt so, dass die Eistadien den Stadien der Nährkammer untergeordnet werden, so ergibt sich die folgende Tabelle:

Nährkammer

auf Stadium 1.	auf Stadium 2.	auf Stadium 3.
in 26 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:	in 38 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:	in 34 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:
a) Stadium I in 25 Fällen = 96%	a) Stadium I in 24 Fällen = 55,2%	a) Stadium I in 10 Fällen = 29,4%
b) Stadium II in 1 Fall = 4%	b) Stadium II in 12 Fällen = 31,5%	b) Stadium II in 2 Fällen = 5,8%
c) Stadium III in keinem Fall = 0%	c) Stadium III in 5 Fällen = 13,4%	c) Stadium III in 22 Fällen = 64,7%

Aus diesen beiden Tabellen geht unzweifelhaft hervor, dass in der That eine innere Beziehung zwischen beiden Vorgängen, der Eibildung und der Nährkammerbildung besteht. Zwei Zahlen sprechen besonders schlagend. Einmal, dass das erste Stadium der Nährkammer, also der Beginn des vorausgesetzten Ernährungsvorgangs in der überwiegenden Mehrheit aller Fälle (96 %) mit dem ersten Stadium der Eibildung zusammenfällt, und dann, dass nicht ein einziges Mal der Beginn dieses Vorgangs in das dritte Eistadium fiel. In vollkommener Uebereinstimmung hiermit steht es, wenn 84,3 % der Fälle vom Eistadium III auch die Nährkammer in Stadium 3 aufwiesen, nur 18,7 % im Stadium 2. Ebenso stimmt es damit, dass von den Ovarien mit beginnender Dotterbildung 80 % eine Nährkammer auf Stadium 2 besaßen, nur 6,6 eine solche auf Stadium 4.

Diese Thatsachen heissen in Worten statt in Zahlen ausgedrückt: Die Bildung der Nährkammer beginnt in der Regel, bevor noch die Dotterablagerung innerhalb der Eizellen ihren Anfang genommen hat, selten erst nach Beginn der Dotterbildung, niemals, wenn dieselbe schon nahezu vollendet ist.

Weiter aber geht aus den Zahlen hervor, dass der Ernährungsprocess einer Nährkammer nicht immer die ganze Zeit der Eientwicklung in den Kammern andauert, denn wir finden, dass 17,8 % der Ovarien vor der Dotterbildung bereits Nährkammern im 3. Stadium besaßen, d. h. solche, die sich in voller Rückbildung befanden, der gesammte Process der Nährkammerentwicklung verlief also hier während der ersten Eibildungsperiode. Daraus darf vor Allem dies geschlossen werden, dass dieser Process mit der Dotterbildung direct Nichts zu thun hat, wenn auch 80 % der Ovarien mit beginnender Dotterbildung denselben auf seinem Höhepunct zeigen. Indirect freilich hängen die beiden Vorgänge zusammen, da der Dotter nicht von aussen in das Ei eindringt, sondern ein Product des Protoplasmas ist, seine Menge also von der des Protoplasmas abhängt.

In mancher Beziehung scheinen aber die erhaltenen Ziffern auf den ersten Blick unverständlich. Allerdings sind sie im Ganzen zu gering, um absolute Sicherheit zu gewähren, besonders das zweite Eistadium mit 15 Fällen erscheint allzu schwach vertreten. Aber wenn auch gewiss auf einzelne Procente kein Gewicht gelegt werden darf, so sollten doch keine grösseren Differenzen vorkommen. Wenn wir aber finden, dass nur bei 45 % der Ovarien im ersten Eistadium auch die Bildung der Nährkammer ihren Anfang nimmt, so werden wir — da jedes

Ovarium eine Nährkammer bildet — erwarten, dass die übrigen 55% Nährkammern im zweiten Eibildungsstadium entstehen. Dies ist aber keineswegs der Fall, vielmehr finden wir nur 6% der Ovarien des zweiten Eistadiums im Beginn der Nährkammerbildung! oder mit andern Worten: wir finden, dass nur selten Eizellgruppen, in denen bereits die Dotterablagerung begonnen hat, sich noch zu Nährkammern umwandeln.

Der Fehler liegt in dem Schlusse, nicht in den Zahlen. Offenbar verhält sich die Sache so, dass beinahe alle Nährkammern ihren Anfang schon im ersten Stadium der Eibildung nehmen; da nun aber ein Bruchtheil davon schon im ersten Eistadium seine Entwicklung vollendet, so müssten wir dieses erste Eistadium wieder in drei Unterstadien eintheilen, wollten wir die richtige Ziffer dafür erhalten, dass beinahe alle Nährkammern in dieser Zeit beginnen. Dies ist aber unmöglich, da die Eizellen während dieses Stadiums nur Grössenunterschiede aufweisen, welche sich zur Aufstellung von Entwicklungsabschnitten durchaus nicht verwerthen lassen.

Wenn wir aber sehen, dass nur 55% aller Nährkammern auf der Höhe ihrer Entwicklung (Stadium 2) in das erste Eistadium fallen, 31% aber in das zweite, 13% in das dritte Eistadium, so werden wir daraus entweder schliessen müssen, dass der Aufsaugungsprocess in den Nährkammern in sehr verschiedenem Tempo vor sich geht (da sie doch fast alle im ersten Eistadium ihren Anfang nehmen), oder wir werden zu der Hypothese unsere Zuflucht nehmen, dass bei ein und demselben Ovarium mehrere Nährkammern successive gebildet werden können.

Diese letztere Annahme lässt sich nun direct als die richtige erweisen. Ich habe nicht nur öfters Eierstöcke gesehen, bei welchen eine bereits zusammengeschrumpfte Nährkammer neben einer neugebildeten lag, sondern ich konnte auch durch länger fortgesetzte Beobachtung ein und desselben Thieres feststellen, dass zwei Eikammern nacheinander sich in Nährkammern umwandelten.

So zeigte ein grosses, sehr wohlgenährtes Weibchen am 30. October fünf Eikammern im rechten Eierstock, eine jede mit vier Eizellen, an denen sich noch kein Unterschied wahrnehmen liess. Die Eikammern selbst nahmen von der Spitze des Ovariums gegen den Keimstock hin ein wenig an Grösse ab. Am 4. November hatte sich die erste Eikammer (vom Keimstock her gerechnet) mit einer geschlossenen Epithellage umgeben, die Kerne der Eizellen waren geschwunden und das Protoplasma körnig geworden, doch hatte das Einwandern des Letzteren in

die Epithelzellen noch nicht begonnen (Fig. 46). Da die erste Eikammer sich zur Nährkammer umgewandelt hatte, waren also jetzt nur noch vier statt fünf Eikammern vorhanden. Am folgenden Tag (2. Nov.) war die Resorption in vollem Gange, die Epithelzellen voll von ausgewanderten Protoplasma-Kugeln und am 3. November bereits hatte der Process sein Ende erreicht, die Nährkammer war bedeutend zusammengeschrumpft, enthielt keine Kugeln mehr in den Zellen und nur noch einen kleinen Rest von Protoplasma im Centrum. Gleichzeitig aber zeigte die anstossende Eikammer die ersten Symptome der Umwandlung in eine Nährkammer, die Kerne der Eizellen waren geschwunden, die Zellen ineinander geschoben zu einer nahezu kugligen Masse. Am folgenden Tag (4. Nov.) trat bereits die Granulirung des Protoplasma's ein und man sah, wie die Wucherung der Epithelzellen begonnen hatte und einige, ganz plattgedrückte Zellen von der anstossenden ersten Nährkammer aus in diese zweite hineingedrungen waren. Der Tod des Thieres verhinderte die weitere Verfolgung der Entwicklung.

Hier waren demnach von fünf Keimgruppen zwei in Nährkammern umgewandelt worden und gleichzeitig waren auch im andern (dem linken) Eierstock von vier Keimgruppen zwei der Resorption verfallen.

Auch bei frisch eingefangenen, völlig lebenskräftigen Individuen habe ich mehrfach zwei Nährkammern gleichzeitig in jedem Ovarium gefunden, immer aber befand sich die eine schon am Ende, die andre noch im Beginn ihrer Entwicklung. Nur in einem einzigen Falle beobachtete ich gleichzeitig zwei Nährkammern in demselben Ovarium, welche sich auf genau derselben Entwicklungsstufe befanden, hier folgten sie aber nicht — wie sonst immer — unmittelbar aufeinander, sondern es trennte sie eine Eikammer (Fig. 47 *A* u. *B*). In der Regel folgen die beiden Nährkammern rasch aufeinander, häufig so, dass die zweite beginnt, ehe die erste bereits vollständig rückgebildet ist.

Es sei gestattet, auch dafür einen speciellen Fall anzuführen!

Ein frisch eingefangenes Weibchen zeigte in jedem Ovarium zwei Eikammern mit kürzlich erst begonnener Dotterbildung (Fig. 20); in jedem Ovarium folgten dann je zwei Nährkammern (*Nk'* u. *Nk''*), von welchen die erste, dem Keimstock anliegende im linken Ovarium bereits zu einer Scheibe blasiger Epithelzellen zusammengeschrumpft war, während die zweite noch einen ansehnlichen Protoplasma-Ballen im Centrum enthielt und ihre Epithelzellen dermassen mit eingewanderten Protoplasma-Kugeln gefüllt waren, dass sie sich zum Theil drängten und gegenseitig polygonal abplatteten. Im rechten Ovarium dagegen (Fig. 20) fand sich die erste Nährkammer scheinbar noch nicht so weit

rückgebildet, zwei ihrer noch bedeutend grossen Epithelzellen enthielten noch je eine noch dunkle Protoplasma-Kugel, während andre Zellen der Epithelwand schon erblasste, aufgequollene, kurz in Auflösung begriffene Secundärballen enthielten. Bei genauem Zusehen stellte sich freilich heraus, dass diese Ballen nicht mehr Ueberreste des Inhaltes der Nährkammer waren, in welcher sie lagen, sondern dass sie von der zweiten in die Zellen der ersten eingedrungen waren, wovon später noch die Rede sein soll. Für den hier in Frage kommenden Punct ist dies gleichgültig, jedenfalls hatte sich auch in diesem Ovarium die zweite Nährkammer gebildet, ehe die erste völlig geschrumpft war. Doch war die zweite noch nicht so weit vorgeschritten, als im linken Eierstock; die vier Zellen waren noch nicht von einer Epithelkapsel umschlossen (*Nk''*), liessen noch deutlich ihre Contouren erkennen, zeigten sich aber schon ineinander geschoben, hatten die Kerne verloren und waren granulirt geworden.

In beiden Eierstöcken erfolgte die Bildung einer zweiten Nährkammer, sobald die erste in das Stadium der Schrumpfung eingetreten war und man darf dies als die Regel ansehen bei allen Ovarien, welche mehr als zwei Keimgruppen (Eikammern) anfänglich enthalten.

Alle bisher mitgetheilten Beobachtungen stimmen mit der oben ausgesprochenen Ansicht, nach welcher die Auflösung der Keimzellen in den Nährkammern einen Ernährungsprocess vorstellt, darin bestehend, dass den übrigbleibenden Eizellen fertig gebildetes Protoplasma zugeführt und dadurch ihre Entwicklung zu befruchtungs- und entwicklungs-fähigen Eiern ermöglicht wird. Gewiss steht es damit nicht in Widerspruch, dass dieser Ernährungsprocess sich sehr häufig bis in das zweite, oft bis in das dritte Stadium der Eibildung hinzieht, denn die Anhäufung von Protoplasma in der Eizelle findet mit dem Beginn der Dotterbildung keineswegs ihren Abschluss, sondern sie dauert fort, das Protoplasma vermehrt sich fortwährend bis gegen das Ende der Dotterablagerung hin. Dies darf allein schon daraus entnommen werden, dass gerade während der Dotterbildung die drei Nährzellen, welche eine jede Eikammer enthält, der allmäligen Resorption unterliegen.

Die einzige Thatsache, die mir eine Zeit lang mit dieser Deutung unvereinbar schien, ist die, dass man nicht so gar selten Eierstöcke findet, welche gar keine Eikammern, wohl aber eine Nährkammer besitzen! Der Eierstock besteht dann nur aus dem Keimstock, an dessen Spitze eine oft sehr schön ausgebildete eiförmige Nährkammer sitzt.

Wozu nun eine Nährkammer, wenn gar kein Ei in der Bildung begriffen ist, welches ernährt werden könnte?

Aber bei besserer Ueberlegung sah ich bald ein, dass gerade dieses Vorkommniß deutlicher, als irgend ein anderes, beweist, dass ohne den Beistand von Nährkammern Wintereier sich nicht ausbilden können, dass also die oben gegebene Deutung des Resorptionsprocesses die richtige ist. Wenn solche Ovarien, welche nur eine Eikammer enthalten, diese stets in eine Nährkammer verwandeln, so beweist dies, dass sie eben nicht im Stande sind, ein fertiges Ei auszubilden, dass ohne Zufuhr von Protoplasma, von einer Nährkammer her, die Ausbildung eines Wintereies nicht möglich ist.

Allerdings setzt dies voraus, dass niemals ein nahezu fertiges, oder überhaupt schon dotterhaltiges Winterei als einziges in einem Ovarium gefunden wird, ohne dass daneben auch noch eine Nährkammer vorhanden ist. Diese Voraussetzung wird aber — wie im Anfang schon kurz erwähnt wurde — durch die Untersuchung als richtig bestätigt; man findet nicht selten Ovarien mit nur einem einzigen Winterei, allein stets nur in Begleitung einer Nährkammer, mag dieselbe auch bereits vollständig rückgebildet und nur noch als Scheibe blasiger Zellen erkennbar sein.

Hält man nun diese Thatsache zusammen mit der weiteren, dass man niemals zwei Nährkammern in einem Ovarium findet, welches daneben nur noch eine einzige Eikammer enthält, in welchem also nur ein Ei zur Entwicklung gelangt, so wird man zu der ganz bestimmten Anschauung geleitet, dass zu jedem Ei eine Nährkammer gehört. Bei *Leptodora hyalina* wird ein Eierstock, der Wintereier entwickeln soll, von vornherein zum mindesten zwei Eikammern enthalten müssen, deren eine sich zur Nährkammer umwandelt, während in der andern sich das Ei entwickelt. Die Eizelle der *Leptodora* kann nur dadurch zum Winterei werden, dass sieben andere Eizellen ihr sich aufopfern, dass dieselben das eigne Protoplasma ihr zuführen, nämlich die drei Nährzellen, welche die Eizelle unmittelbar einschliessen, und die vier Zellen, welche sich zur Nährkammer constituiren.

Ganz in Uebereinstimmung hiermit deutet Alles darauf hin, dass bei der Ausbildung von zwei Eiern auch jedesmal successive zwei Nährkammern auftreten. Dafür besitze ich viele positive Beobachtungen, gegen welche die scheinbar widersprechenden

Befunde von zwei Eiern mit nur einer Nährkammer nicht in Betracht kommen können, wie sogleich gezeigt werden soll.

Daraus würde nun weiter hervorgehen, dass die Zahl der Nährkammern, welche in einem Ovarium und während dem Heranwachsen eines einzigen Satzes von Eiern gebildet werden, zwei übersteigen muss, sobald mehr als zwei Eier ausgebildet werden sollen. Direct beobachten liess sich indessen das successive Auftreten von drei Nährkammern nicht, aus dem schon oft angeführten Grunde der schlechten Ausdauer des Thieres in der Gefangenschaft. Auch habe ich niemals nebeneinander drei Nährkammern gesehen. Dies ist jedoch sicherlich so wenig ein Beweis gegen das Vorkommen von drei Nährkammern, als es ein Beweis gegen das successive Auftreten zweier Nährkammern ist, wenn in Ovarien mit zwei Eiern nur eine Nährkammer gefunden wird. Wie oben schon kurz angedeutet wurde, verschmelzen nicht nur häufig, sondern wohl immer zwei aneinander stossende und zeitlich nacheinander auftretende Nährkammern miteinander und lassen sich deshalb nur im Beginn der Bildung der zweiten Nährkammer, später aber nicht mehr als zwei Kammern erkennen. Dies hat vor Allem darin seinen Grund, dass von den blasigen Epithelzellen, die als Rest der ersten Nährkammer zurückbleiben, die Bildung der epithelialen Wand der zweiten Nährkammer zum grossen Theil ausgeht. Dadurch verschieben sich die Epithelzellen der ersten Nährkammer dergestalt, dass es bald nicht mehr möglich ist, sie von denen der zweiten zu unterscheiden. Es erklärt sich daraus nicht nur, dass man niemals drei Nährkammern nebeneinander findet, sondern auch, dass man auch verhältnissmässig selten das Vorhandensein von zwei Nährkammern mit Sicherheit feststellen kann.

Während so der fehlenden Beobachtung von drei gleichzeitig vorhandenen Nährkammern gewiss jede Beweiskraft abzusprechen ist, giebt es andererseits Thatsachen, welche sehr entschieden die Ansicht befürworten, dass in allen Ovarien, welche drei Eier entwickeln, auch drei Nährkammern nacheinander auftreten.

Ich rechne dahin vor Allem den Umstand, dass sehr häufig grosse, kräftige Weibchen im October und November sechs, ja sieben Eikammern in je einem Ovarium zeigen, so lange die Eizellen noch im Beginn der Entwicklung stehen, dass mir aber niemals ein Weibchen begegnet ist, welches mehr als fünf reife Wintererier in einem Eierstock enthielt, gewöhnlich aber sind es nicht über drei. Es müssen also drei, zuweilen selbst vier Eizellgruppen während der Ausbildung der Eier wieder verschwinden, d. h. zu Nährkammern umgewandelt und resorbirt werden.

Die Angabe P. E. MÜLLER's, der eine *Leptodora* mit sieben reifen

Wintereiern abbildet (a. a. O. Taf. VI, Fig. 48), kann dagegen nicht ins Gewicht fallen, da dieselbe ganz schematisch, offenbar nicht nach der Natur, sondern aus dem Gedächtniss gezeichnet ist. Auch wechselte MÜLLER öfters Sommer- und Wintereier miteinander, indem er nur solche Eier als Wintereier erkannte, welche bereits die dicke Protoplasmahinde (seine gelatinöse Eischale) besaßen. Auf Taf. XIII, Fig. 3 ist z. B. ein Ovarium abgebildet, welches nach der Erklärung in Sommereibildung begriffen sein soll. Vor den Eikammern sieht man aber hier ein Gebilde liegen, welches nichts Anderes sein kann, als eine Nährkammer, wie denn auch die beigefügte Erklärung es als ein zerfallenes Ei bezeichnet. Da aber Nährkammern nur bei der Bildung von Wintereiern vorkommen, so war also das abgebildete Ovarium in Wintereibildung begriffen.

Aber noch auf andere Weise lässt sich die Annahme einer dreimaligen Nährkammerbildung stützen. In der Jahreszeit, in welcher die Leptodoren keine Sommereier mehr hervorbringen, findet man nur junge Weibchen (an der halbwüchsigen Schale erkennbar), solche, die zum ersten Mal Eier ausbilden, ohne Nährkammer in ihren Ovarien. Dies bedeutet aber nichts Anderes, als dass bei allen grösseren Thieren, deren Keimstock auch schon grössere und besser genährte Eizellen enthält, die Bildung einer Nährkammer sehr früh schon eintritt, sehr bald schon, nachdem die Eizellgruppen aus dem Keimstock in die Kammern übergetreten sind. Da nun aber weiter die Bildung einer zweiten Nährkammer beginnt, sobald die erste vollständig rückgebildet ist, so werden nicht selten zwei Nährkammern bereits resorbiert sein, ehe noch die Eizellen in ihr zweites Stadium, das der Dotterbildung, eingetreten sind. Nun finden wir aber bei 80 % aller Fälle des zweiten Eistadiums die Nährkammern noch in voller Thätigkeit, ja sogar noch bei 48,8 % des dritten Stadiums, so dass daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit zu entnehmen ist, dass unter Umständen den zwei ersten noch eine dritte Nährkammer nachfolgt.

Auf denselben Schluss weist ferner die nur in geringen Grenzen schwankende Grösse der fertigen Wintereier hin. Der Durchmesser des kugligen Eies beträgt nie viel mehr oder weniger als 0,52 Mm. Da nun alle Beobachtungen übereinstimmend ergaben, dass zur Herstellung eines Eies auch nur eine Nährkammer erfordert wird, zur Herstellung von zweien aber zwei, so darf daraus geschlossen werden, dass die Quantität Protoplasma, welche von je einer Keimzelle — verhalte sie sich später als echte Eizelle oder nur als Nährzelle — hervorgebracht werden kann, immer die

gleiche ist. Wir müssen annehmen, dass bei normaler Ernährung des Thieres jede der acht Eizellen, welche das Protoplasma des Winter-eies erzeugen, das Maximum von Protoplasma in sich bilden, dass sie mehr nicht bilden können. Könnten sie dies, so würden die Eier ungleich gross ausfallen müssen, können sie es aber nicht, so folgt aus der gleichen Grösse der Eier, dass ein jedes Ei acht primäre Keimzellen voraussetzt, und dass somit 24 primäre Keimzellen in den Kammern eines Eierstockes gelegen haben müssen, wenn drei Wintereier sich entwickelt haben, oder was dasselbe ist: sechs Keimgruppen, von welchen drei successive zu Nährkammern wurden, drei aber Eikammern blieben.

Die Ausbildung von vier Wintereiern in einem Ovarium habe ich nur drei Mal notirt, die von fünfen nur ein einziges Mal; Letzteres kommt jedenfalls nur selten vor und zwar wahrscheinlich nur im rechten nach rückwärts gerichteten Ovarium, da das linke nach vorn gerichtete weniger Raum zu seiner Ausdehnung hat, als zur Reifung von fünf Eiern gehören würde. Man beobachtet überhaupt öfters, dass der vordere Eierstock eine Eikammer weniger zählt als der hintere. Dass zur Reifung von vier Eiern vier Nährkammern gehören, zu der von fünf Eiern fünf Nährkammern, würde aus dem Vorhergehenden folgen. In solchen Fällen müssten demnach ursprünglich acht, beziehungsweise zehn Eikammern gleichzeitig aus dem Keimstock vorgerückt sein.

Ich zweifle auch nicht, dass dies — wenn auch selten — vorkommt, kann es aber nicht als thatsächlich beobachtet verbürgen. In meinen Notizen und Zeichnungen finde ich Eisäulen von sieben Kammern angegeben, nicht aber solche von einer noch grösseren Kammeranzahl. Es ist sehr möglich, dass sie mir dennoch vorgekommen sind, aber zu einer Zeit, zu welcher mir die Bedeutung der Nährkammern noch unklar war und ich auf die Zahl der Eikammern kein Gewicht legte. Die bestimmte Ansicht, dass ein jedes Wintereie eine Nährkammer voraussetzt, hat sich mir überhaupt erst gebildet, nachdem die Beobachtungen schon abgeschlossen waren und ich das gesammte Beobachtungsmaterial durcharbeiten und vergleichen konnte.

Jetzt, wo diese Ansicht fertig vorliegt, würde es nicht schwer halten, die Frage, ob mehr als siebenkammerige Eisäulen vorkommen, durch neue Beobachtungen zu entscheiden, wie auch noch manches Andere, was ich nicht bestimmt angeben konnte, sich ohne grosse Mühe feststellen liesse. Es würde vielleicht sogar gelingen, die Succession von mehr als zwei Nährkammern an ein und demselben Ovarium direct

zu beobachten, wenn man die Aufmerksamkeit speciell auf diesen Punct richten wollte.

Wenn nun die bisher vertretene Anschauung von der Bedeutung des Vorgangs die richtige ist, so ergeben sich daraus mehrere Folgerungen, deren Richtigkeit ihrerseits wieder durch die Beobachtung geprüft werden kann, so dass man also gewissermassen die Probe auf die Richtigkeit der vorhergehenden Deductionen dadurch anstellen kann.

Vorher muss indessen noch eine bisher unerwähnte Thatsache beigebracht werden, dass nämlich die Eier, welche sich in ein und demselben Ovarium bilden, stets auf gleicher Entwicklungsstufe gefunden werden, woraus dann folgt, dass eine sich auflösende Nährkammer nicht blos der zunächst gelegenen Eikammer Material zuführt, sondern allen Eikammern gleichzeitig und gleichmässig.

Wenn wir nun finden, dass zur Herstellung von zwei Eiern zwei Nährkammern, zur Herstellung von drei Eiern aber drei, von vieren vier Nährkammern erforderlich sind, dass aber die Nährkammern nur ausnahmsweise (ein einziger Fall!) gleichzeitig auftreten, in der Regel aber successive, so werden wir daraus schliessen müssen, dass die Reifung mehrerer Eier bedeutend mehr Zeit in Anspruch nimmt als die eines einzigen Eies. Oder anders ausgedrückt: wenn für jedes Ei die Zufuhr des fertigen Protoplasmas von je einer Nährkammer erforderlich ist, damit dasselbe mit der Ablagerung von Dotter beginnen und dieselbe durch weitere Zufuhr von den drei Nährzellen derselben Eikammer vollenden könne, so werden wir ein Zusammenfallen der Stadien der Nähr- mit denjenigen der Eizelle nur dann beobachten dürfen, wenn nur ein einziges Ei sich im Ovarium entwickelt. Sobald mehrere Eier zur Entwicklung gelangen sollen, wird die Auflösung der ersten Nährkammer die Eizellen noch nicht so reichlich mit Protoplasma versehen, als es zum Beginn der Dotterbildung nöthig ist; die Nährkammer wird in ihr zweites und drittes Stadium (das der Rückbildung) treten, während die Eizellen immer noch auf dem ersten Stadium verharren. Nehmen wir den häufig vorkommenden Fall von zwei Eikammern an, so wird hier die Resorption der ersten Nährkammer jeder der beiden Eizellen nur halb so viel Protoplasma zuführen, als sie zum Beginn der Dotterabscheidung bedarf; diese wird vielmehr erst eintreten können, wenn eine zweite Nährkammer resorbirt wird. Sollen drei Eier in einem Ovarium zur Ausbildung gelangen, so wird auch die Resorption einer zweiten Nähr-

kammer jeder der drei Eizellen nicht hinreichend protoplasmatisches Material liefern, sondern nur zwei Drittel der für die Dotterbildung nöthigen Menge, und die Dotterabscheidung wird erst bei der Resorption der dritten Nährkammer ihren Anfang nehmen können.

Diese letztangenenommenen Fälle lassen sich nun nicht leicht feststellen aus den oben angeführten Gründen, wohl aber lässt sich feststellen, ob eine Nichtcoincidenz der Stadien der Nährkammer und des Eies lediglich dann vorkommt, wenn mehrere Eier ausgebildet werden, ob dagegen überall da, wo nur ein Ei sich entwickelt, beide Bildungen gleichen Schritt in der Entwicklung halten.

Alle diese Postulate der Theorie werden nun vollständig durch die Beobachtung als zutreffend nachgewiesen.

Was den ersten Punct betrifft, den der häufigen Nichtcoincidenz in der Entwicklung von Nährkammer und Eizelle bei Ovarien mit mehreren Eiern, so könnte ich ihn mit zahlreichen Beispielen belegen. Sehr häufig findet man Ovarien mit vier, fünf oder sechs Eikammern, die sich alle noch auf dem ersten Stadium der Entwicklung befinden, während die einzige gleichzeitig vorhandene Nährkammer auf dem zweiten oder dritten Stadium steht (z. B. Fig. 16). Aber auch solche Fälle liegen mir in Zeichnung vor, wo nach der ersten bereits eine zweite Nährkammer entstanden ist und dennoch die vier Eikammern noch auf dem ersten Stadium verharren.

Nach der Theorie müsste aber weiter auch in Ovarien mit mehrfacher Eibildung Nährkammer und Eizellen auf gleichem Stadium getroffen werden, wenn die Zahl der Nährkammern mit der der Eizellen stimmt; also bei dreifacher Eibildung müsste die dritte Nährkammer, bei zweifacher die zweite den Eiern sich parallel entwickeln, und auch dieses habe ich in einzelnen Fällen (doch nur bei zweifacher Eibildung) constatiren können. Der einzige Fall, der damit nicht stimmte, erwies sich schliesslich nur als eine scheinbare Ausnahme und diente somit nur zur besseren Bestätigung der Regel. In einem Ovarium eines frisch gefangenen Weibchens fanden sich zwei Nähr- und zwei Eikammern. Die Eizellen der letzteren zeigten die ersten Anfänge von Dotterabscheidung. Demgemäss hätte man erwarten müssen, die eine Nährkammer bereits leer, die andere im Beginn der Resorption zu finden. Die erste enthielt aber thatsächlich noch Protoplasmakugeln in ihren Epithelzellen, die zweite schien noch auf dem ersten Stadium zu stehen und mit der Resorption noch nicht begonnen zu haben. Bei genauerem Zusehen aber ergab sich, dass von der zweiten aus Protoplasmafortsätze in die erste hinein-

gewachsen waren und die angrenzenden, bereits leeren Epithelzellen derselben aufs Neue mit Kugeln gefüllt hatten, die nun theilweise schon wieder in Resorption sich befanden. In Wahrheit verhielt sich also der Thatbestand ganz so, wie die Theorie es verlangte: der Protoplasmgehalt der ersten Nährkammer war bereits resorbirt, der der zweiten hatte mit der Resorption begonnen, und demgemäss konnte auch die Dotterabscheidung in den Eizellen ihren Anfang nehmen.

Das dritte Postulat der Theorie ist das der Coincidenz von Ei- und Nährkammerentwicklung in Ovarien mit nur einem Ei.

In 34 Fällen, welche ich theils in Zeichnung, theils in genauer Notiz vor mir habe, trifft dies vollständig zu. Ueberall, wo die Eizelle sich auf dem ersten Stadium befindet, ist dies auch bei der Nährkammer der Fall, oder dieselbe ist wenigstens eben erst in das zweite Stadium eingetreten, es liegen schon Protoplasmakugeln in den Epithelzellen, aber dieselben sind noch nicht in Resorption begriffen. In allen Fällen aber, in welchen die Dotterabscheidung der Eizelle begonnen hat, findet sich auch die Nährkammer auf Stadium 2, d. h. in voller Resorption, und je weiter diese letztere vorgeschritten ist, um so bedeutender ist auch bereits die Dotterablagerung in der Eizelle. In einem Falle nur war die Dotterbildung noch ziemlich im Anfang, während die Nährkammer schon im Stadium der Rückbildung sich befand; allein ein ausnahmsloses, ganz strictes Zusammengehen von Nährkammer und Eizelle kann schon deshalb nicht erwartet werden, weil die Protoplasmamenge, welche der Eizelle zufließt, nicht blos von der Resorption der Nährkammer, sondern auch von der der Nährzellen der Eikammer selbst abhängt. In der Regel nun beginnt diese letztere gleichzeitig mit der Dotterabscheidung, zuweilen aber verzögert sie sich etwas, und dies verhielt sich gerade in dem angeführten Falle so. Daraus muss dann eine solche Nichtcoincidenz zwischen Nährkammer und Eizelle entstehen, die Entwicklung der Eizelle muss etwas zurückbleiben.

In allen andern Fällen befand sich das Ei immer schon auf dem dritten Stadium, d. h. nahe seiner vollen Ausbildung, wenn die Nährkammer völlig entleert war.

Bei solchen Ovarien mit nur einem Ei gelang es auch öfters, die ganze Entwicklung an einem Thier ablaufen zu sehen und ich theile hier, am Schlusse dieses Abschnitts, einen solchen Fall mit, weil er ein sehr klares Bild des ganzen Vorganges gewährt.

Ein am Abend des 2. October gefangenes Thier zeigte noch am 4. October je eine Eikammer in jedem Ovarium auf Stadium 1 (Eizelle

dotterlos), sowie je eine Nährkammer, welche sich in der Mitte des ersten Stadiums befand, d. h. die Auswanderung des Protoplasmas in die Epithelzellen hatte noch nicht begonnen, die vier Eizellen aber waren bereits zu einer Masse conglomerirt und überzogen von dünner Epithellage. Am 5. October erfolgte die Resorption und gleichzeitig begann die Dotterabscheidung in der Eizelle (Stadium 2 des Eies und der Nährkammer). Am 6. October war die Dotterabscheidung bereits weit vorgeschritten, die Nährkammer ganz leer (Stadium 3), und die Nährzellen der Eikammer auch schon ganz klein im Verhältniss zu der kuglig geschwellten Eizelle. Diese zeigte bereits eine scharfe Trennung der dicken protoplasmatischen Rinde vom Dotter.

Am 7. October war das Ei in jedem Ovarium fertig zum Uebertritt in den Brutraum, die Nährzellen gänzlich resorbirt und das Keimbläschen verschwunden, die leere Nährkammer aber, wenn auch noch mehr geschrumpft, noch sehr gut erkennbar. Am 8. October traten beide Eier in den Brutraum über.

Ich bemerke ausdrücklich, dass während dieser ganzen Zeit das Thier vollkommen munter und ausnahmsweise gut ernährt blieb, so dass man auch die Zeitdauer der hier beobachteten Entwicklung als normal ansehen darf.

Danach dauert die Entwicklung eines einzelnen Eies im Ovarium, von der Mitte des ersten Nährkammerstadiums an gerechnet bis zum Austritt des Eies vier volle Tage, vom Beginn der Nährkammerbildung an gerechnet wahrscheinlich fünf Tage. Davon kommen zwei auf das erste Stadium, einer auf das zweite und zwei auf das dritte Stadium, und die drei Stadien der Eientwicklung fallen genau zusammen mit denen der Nährkammer.

Fasse ich schliesslich die in diesem Abschnitt gewonnenen Ergebnisse zusammen, so hat sich gezeigt, dass die Umwandlung einzelner Keimgruppen in Nährkammern ein Vorgang ist, der mit der Ausbildung von Wintereiern auf das Genaueste zusammenhängt, bei der von Sommereiern aber nicht vorkommt. Ein Winterei ist nicht nur grösser als ein Sommerei, sondern es enthält auch eine weit grössere Menge von Protoplasma. Wie schon bei Bildung der Sommereier je vier Keimzellen zur Bildung eines einzigen Eies zusammenwirken müssen, so bedarf es hier der doppelten Anzahl, damit ein Ei zu Stande komme. Ein jedes Winterei bildet sich aus acht Keimzellen, nicht etwa durch Verschmelzung derselben — die morphologische Einheit der Eizelle bleibt völlig intact — sondern durch endosmotische Aufnahme des aufgelösten Protoplasmas der Nährzellen.

Für jedes Winterei muss eine Keimgruppe sich zur Nährkammer

constituiren und auflösen, so dass also die Zahl der Eier eine entsprechende Zahl successiv auftretender Nährkammern bedingt. So weit die Beobachtungen reichen, kommen nie mehr als fünf Wintereier gleichzeitig in einem Eierstock zur Ausbildung, welche demnach zehn primäre Keimgruppen voraussetzen. Bei solchen Ovarien, bei welchen nur eine Keimgruppe aus dem Keimstock vorrückt und zur Eikammer wird, vermag diese nicht sich zum Ei zu entwickeln, sondern bildet sich zur Nährkammer um und wird wahrscheinlich zur Ernährung der noch im Keimstock liegenden Keimgruppen verwendet.

4. Andere Resorptionsvorgänge im Ovarium der Leptodora.

Oefters beobachtete ich Weibchen, bei welchen ein Ei nicht vollständig in den Brutraum ausgetreten, vielmehr gerissen und zum grössten Theil im Ovarium zurückgeblieben war. Es scheint dies besonders dann vorzukommen, wenn das Thier während der Geburt der Eier heunruhigt (z. B. im Netz gefangen) oder gar gequetscht wird. An solchen Fällen lassen sich mehrfach interessante Erscheinungen beobachten, welche geeignet sind, Licht auf die oben besprochenen Ernährungs-Vorgänge zu werfen.

Zuerst zeigt es sich, dass abgerissene Stücke des Ei-Protoplasma sofort Kugelgestalt annehmen, ganz ebenso wie die freiwillig sich absehnürenden Wanderstücke der Nährkammerzellen. Es kommen auf diese Weise oft Bilder zu Stande, die auf den ersten Blick ganz unerklärlich scheinen.

So fand ich bei einem grossen, frisch eingefangenen Weibchen (Fig. 49) das linke Ovarium ohne Eikammern, nur aus Keimstock bestehend, wie dies gewöhnlich unmittelbar nach dem Austritt reifer Eier der Fall ist. Im Keimstock aber klafften die beiden, sehr ungleich starken Keimsäulen weit auseinander und in der geräumigen Höhle zwischen ihnen lagen siebzehn matte, feingranulirte Kugeln (*P, P, P*) von sehr verschiedener Grösse, von 0,12 Mm. an bis herab zu 0,006 Mm. Sie glichen vollkommen der centralen Protoplasma-Masse in den Nährkammern, die kleineren den Protoplasma-Kugeln in den Epithelzellen der Nährkammer und sie waren in der That auch nichts Anderes als Protoplasma der Eizelle, freilich nicht der Nährzellen, sondern Stücke der Rindenschicht eines reifen Wintereies, welches auf seinem Weg nach dem Brutraum verunglückt und theilweise im Ovarium zurückgeblieben war. Deutoplasma (Dotter) war nicht mehr zu sehen, wohl aber eine bräunlichgelbe, ziemlich dunkle feinkörnige Masse, theils zu mehreren rundlichen Klumpen geballt und mit Protoplasmaaballen gemengt (*DP*)

im Eingang des Oviducts, theils als feinkörnige Schleimschicht im Oviduct selbst (*D*). Spätere Befunde klärten mich über deren Natur auf; sie ist nichts Anderes als umgewandelter Dotter.

In diesem Falle war die Resorption des zurückgebliebenen Dotters der der Protoplasma-Stücke vorausgegangen, in einem andern aber fand ich den Eileiter noch vollgepfropft mit Dotterkugeln bis in den Eingang des Ovariums hinein (Fig. 22). Dort aber fanden sich neben gelbbraunen Klumpen körniger Zerfallmasse acht bis zehn der oben beschriebenen feingranulirten Protoplasmakugeln; tief im Innern des Keimstockes aber füllte wieder zerfallener Dotter eine grosse Lücke zwischen den Keimzellen aus (*a''*).

Auch hier bestand das Ovarium nur aus Keimstock; Eikammern fehlten, ein Hinweis darauf, dass reife Eier kurz vorher ausgetreten waren.

Dass solche Reste verunglückter Eier resorbirt werden, kann nicht überraschen, interessant ist nur, dass sie — zum Theil wenigstens — auf ganz ähnliche Weise resorbirt werden, wie die Eizellen der Nährkammern. Von den Protoplasma-Stücken habe ich dies zwar nicht beobachtet, weil die betreffenden Thiere alle zu früh starben, wohl aber von den Dotterresten.

Ich sah wiederholt an der Spitze solcher Ovarien, welche kurz zuvor Eier entleert hatten, eine ziemlich regelmässig gebildete Epithelkapsel, welche, einer Nährkammer sehr ähnlich, einen Ballen gelbbrauner körniger Zerfallmasse einschloss. In einem Fall konnte die Natur derselben, als zurückgebliebener Dottersubstanz, direct festgestellt werden, freilich auch zugleich, dass die Epithelkapsel nicht Neubildung war, sondern vielmehr der Rest einer vorher schon dagewesenen Nährkammer, welche vorher geschrumpft sich jetzt wieder aufs Neue zu einer Kammer umgebildet hatte.

Ob auch hier die zu resorbirende Masse in die Epithelzellen einwandert, habe ich nicht gesehen, halte es aber für wahrscheinlich, sobald dieselbe nicht blos aus Dotterkugeln, sondern auch aus Protoplasma besteht. Thatsache ist jedenfalls, dass eine ganz ähnliche gelbbraune körnige Substanz, zum Theil schon halb aufgelöst, in den Zellen enthalten war.

Haben wir es hier mit der physiologischen Correction eines pathologischen Vorgangs zu thun, so gehört ein zweiter Resorptionsprocess, dessen ich Erwähnung thun möchte, vollends ganz auf pathologisches Gebiet.

Bei hungernden, gefangen gehaltenen Thieren beobachtet man nicht selten, dass gar kein Ei mehr zu voller Entwicklung gelangt, sondern

dass eine Eizellengruppe nach der andern der Resorption verfällt. Dabei beginnt aber die Rückbildung stets in der dem Keimstock zunächst liegenden Eikammer; diese wandelt sich zu einer Nährkammer um und ihr protoplasmatischer Inhalt wird vollständig resorbirt.

Soweit ist der Vorgang nicht von dem physiologischen Vorgang der Nährkammerbildung zu unterscheiden, nun aber zeigt es sich, dass trotz dieser Nahrungszufuhr die zweite Kammer nicht im Stande ist, ein Ei auszubilden, auch sie beginnt sich aufzulösen und wieder unter genau denselben Erscheinungen, wie sie bei jeder Nährkammerbildung zu beobachten sind.

Fig. 44, A u. B veranschaulichen diesen Vorgang, die Veränderungen, welche dort die zweite Kammer (Nk'') eingeht, können aber zugleich den normalen Verlauf der ersten Stadien einer Nährkammer darstellen. Mit andern Worten: die durch schlechte Gesamternährung des Thieres veranlasste Atrophie eines Eifollikels (einer Eikammer) verläuft genau unter denselben Erscheinungen, wie die bei der Wintereibildung normaler Weise eintretende Resorption einer Keimzellengruppe.

In andrer Weise gestaltet sich der Rückbildungsprocess, wenn ungenügende Ernährung des ganzen Organismus sich erst dann geltend macht, wenn das Ei bereits nahezu ausgebildet ist. Die protoplasmatische Rinde des Eies zerfällt dann und wird gelöst zugleich mit den Dotterelementen, ohne dass es zur Bildung einer umschliessenden Epithelwand kommt. In diesem Fall lässt sich indessen auch der Auflösungsprocess nicht weit verfolgen, da er bald durch den Tod des Thieres unterbrochen wird und der ganze Vorgang hat nur insofern Interesse, als er zeigt, dass die Eizelle nicht auf dem einmal erreichten Stadium stehen bleiben kann, sondern entweder zu voller Ausbildung gelangen oder zerfallen muss.

Hier mag auch schliesslich noch eine Beobachtung ihre Stelle finden, welche sich auf das endliche Schicksal der drei Nährzellen der Eikammer bezieht.

Wenn nämlich die Resorption dieser Zellen schon weit vorgeschritten ist, dieselben also an Volumen ganz bedeutend abgenommen haben und als beinahe verschwindend kleine Körper am Pol der Eizelle in nischenartigen Gruben versteckt liegen, zeigen sie dieselben Veränderungen, welche die Keimzellen der Nährkammer gleich im Anfang aufweisen, sie werden granulirt und ihr Kern erscheint als eine grosse, helle Blase ohne festen Inhalt. Wahrschein-

lich hat sich der Nucleolus (die Kernsubstanz) im Kernsaft aufgelöst (Fig. 8 A).

5. Physiologische Erklärung der Nährkammer-Resorption.

Wenn in Folgendem versucht werden soll, die beobachteten Vorgänge physiologisch zu erklären, so möge dies auch nur als ein Versuch gelten, unternommen mehr, um die sich ergebenden Fragen zu stellen, als sie wirklich schon genügend zu beantworten. Der ganze Vorgang der regelmässigen Resorption einer Anzahl von Keimzellen im Innern von Epithelzellen enthält so viel Ungewöhnliches, dass der Versuch wenigstens gewagt werden muss, die Erscheinungen in Verbindung mit bekannten Vorgängen zu bringen und die Ursachen wenigstens anzudeuten, welche der Erscheinung zu Grunde liegen.

Die erste Frage, welche sich aufdrängt, ist offenbar die: Was giebt den Anstoss zur Umwandlung einer Eikammer in eine Nährkammer? was veranlasst die Keimgruppe der einen Eikammer im Wachstum plötzlich still zu stehen und einen Auflösungsprocess einzugehen, während die Keimgruppe der benachbarten Eikammer fortfährt zu wachsen und ein Ei in sich auszubilden? Warum können nicht beide in gleicher Weise auf Kosten des beide umspülenden Blutes sich vergrössern?

Ich glaube, die richtige Antwort darauf liegt in der Thatsache, dass in solchen Ovarien, welche nur eine einzige Eikammer enthalten, kein Ei gebildet wird, sondern diese einzige Kammer der Resorption verfällt und zur Nährkammer wird, obgleich doch keine Eikammer ausser ihr da ist, deren Eizelle sie zu ernähren bestimmt sein könnte. Der Grund ihrer Umwandlung kann somit nicht in einem idealen »Zweck«, sondern nur in ihr selbst liegen und da eine einzelne Eikammer sich in Nichts von andern zu einer Eikammersäule gruppirtten Kammern unterscheidet, so müssen wir aus dieser Thatsache den Schluss ziehen, der weiter oben schon gezogen wurde: dass eine einzelne Keimgruppe für sich allein nicht im Stande ist, ein Winterei auszubilden, dass sie vielmehr der Resorption verfällt, sobald sie eine gewisse Höhe des Wachstums erreicht hat. Die Antwort auf die oben gestellte Frage: weshalb bei Vorhandensein von zwei Eikammern nicht beide ein Ei entwickeln können, lautet demnach: Sie können es nicht beide, weil keine von ihnen allein für sich und ohne äussere Nachhülfe dazu im Stande ist.

Gewiss wäre es falsch, wollte man sich das Wachstum einer bestimmten, specifischen Zelle als unbegrenzt denken, man wird sich im

Gegentheil vorstellen müssen, dass es für jede Zellenart eine Maximalgrösse giebt, über die hinaus sie nicht wachsen kann. Das Verhältniss der Oberfläche zum Volum wird hier von hervorragender Bedeutung sein und in der physischen Constitution der Zelle selbst muss es liegen, wenn dieses Verhältniss bei verschiedenen Zellenarten ein und derselben Species, wie bei denselben Zellenarten verschiedener Species in sehr verschiedenen Grenzen schwanken kann.

Bei der grossen Mehrzahl aller Thierarten sind die Eizellen ihrem Volum nach die grössten des Körpers und es bedarf keines besondern Hinweises, warum sich dies meistens so verhält. Es scheint aber, dass sie diese bedeutende Grösse nicht immer auf dem gewöhnlichen Wege der Ernährung aus den Blutbestandtheilen erreichen können, sondern dass besondere Wege ihnen bereits fertiges protoplasmatisches Material zuführen müssen, sollen sie anders die nöthige Stoffmasse in sich ansammeln.

In diesem Sinne, scheint mir, muss das Auftreten von Nährzellen, mögen sie nun eine besondere Kammer bilden oder mit der Eizelle in derselben Kammer eingeschlossen sein, aufgefasst werden: sie sind bestimmt, der Eizelle das Wachstum über das Maximum ihres »Eigenwachstums« hinaus möglich zu machen. Die erwähnte Thatsache, dass die einzig vorhandene Eikammer bei *Lepidodora* niemals ein Winterei ausbildet, sondern nach der Erreichung einer gewissen Grösse den Auflösungsprocess eingeht, lässt keine andere Auslegung zu, als dass diese Keimzellen durch blosser Ernährung vom Blute aus nur bis zu einer gewissen Grösse wachsen können, dann aber stillstehen und — falls nicht von anderswoher Protoplasma-Zufuhr eintritt — der Rückbildung und Auflösung verfallen.

Umgekehrt zwingt das zeitliche Zusammenfallen des Schwindens der Nährzellen und der Dotterabscheidung in der Eizelle zu dem Schlusse, dass das weitere Wachstum der Eizelle durch Aufnahme des gelösten Protoplasmas der Nährzellen stattfindet.

Es lässt sich kaum Etwas gegen diese Folgerung einwenden. Man könnte vielleicht meinen, dass die Wachstumsgrenze eine absolute sein müsse, die auf keine Weise überschritten werden könne, man wird dies aber schwerlich erweisen können und im Gegensatz dazu zeigt ja die Beobachtung, dass solche Eikammern, denen Nährkammern zur Seite stehen, über die Grösse hinaus zu wachsen fortfahren, welche isolirte Keimgruppen als Maximum erreichen können, dass also die Maximalgrösse des Wachstums bei einfacher Bluternährung thatsächlich hier

überschritten wird. Auch hat es theoretisch nichts Unwahrscheinliches, dass der Organismus einer Zelle sich vom Blute aus, also gewissermassen aus eigener Kraft nur bis zu einem gewissen Maximum vergrössern kann, dieses Maximum aber überschreitet, wenn ihm von andern Zellen bereitete, fertige Zellsubstanz zugeleitet wird. Die complicirten chemischen Vorgänge, durch welche die Zelle Protoplasma erzeugt, sind doch wohl jedenfalls andere, als die einfach physikalischen Vorgänge der Aufsaugung einer bereits vorhandenen Protoplasma-Lösung, selbst wenn die Löslichmachung des Protoplasmas mit chemischen Umwandlungen verbunden sein sollte.

Wenn aber die oben gemachte Annahme richtig ist, so erklären sich aus ihr in sehr einfacher Weise nicht nur die Erscheinungen der Wintereibildung bei *Leptodora*, sondern zugleich alle jene Eibildungen, welche mit der Auflösung von Nährzellen verknüpft sind, so die der meisten Insecten, die mindestens einiger Branchiopoden und die aller Daphniden. In allen diesen Fällen würde dann die Erscheinung der Nährzellen anzeigen, dass die Eizelle ein Volumen erreichen muss, welches sie allein für sich durch Assimilation aus dem Blute nicht erreichen könnte. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass diese Art des Eiwachsthums noch viel weiter verbreitet ist, als man bis jetzt mit Sicherheit weiss. Sehr möglich z. B., dass die Bilder, auf welche GÖTTE seine Darstellung von der Eibildung der Unke gründete¹⁾, dereinst in dieser Weise gedeutet werden müssen.

Ich sehe für jetzt von einer weiteren Verfolgung dieser Idee ab und wende mich wieder zu der Erklärung des hier zunächst behandelten Gegenstandes der Bildung besonderer Nährkammern.

Nach der gewonnenen Anschauung wird eine Eikammer sich stets dann zur Nährkammer umwandeln, d. h. ihre Keimzellen werden sich in Cytoden verwandeln und endlich auflösen, wenn sie das Maximum ihres Eigen-Wachsthums erreicht haben, ohne dass die Zufuhr fertigen Protoplasmas eintrat und ihnen ein weiteres Wachstum ermöglichte. Wenn nur eine Eikammer vorhanden ist, muss diese sich also stets auflösen, wie es auch thatsächlich der Fall ist, sind aber deren zwei vorhanden, so muss die eine von Beiden sich auflösen und die Bildung des Eies in der andern vermitteln.

Ein Punct bleibt dabei aber unklar. Was giebt die Entscheidung, welche von beiden sich aufopfern muss? und warum ist es immer die erste Keimgruppe (vom Keimstock aus gerechnet), welche zur Nährkammer wird? Ich glaube, dass kleine

1) Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), Leipzig 1875.

Ernährungsdifferenzen hier den Ausschlag geben. Die eine Eikammer mag vor der andern einen kleinen Vorthiel in dem Bezug der ernährenden Stoffe aus dem Blute voraus haben und es muss dieser Vorthiel in ihrer Lage begründet sein. Man kann auch noch weiter gehen und sagen, dass nicht die etwas zurückgebliebene, sondern gerade die begünstigte und im Wachsthum vorseilende Keimgruppe es sein muss, welche zur Nährkammer wird. Wenn wenigstens die oben aufgestellte Theorie richtig ist, so muss sich diejenige Keimgruppe auflösen, welche zuerst das Maximum des Eigenwachsthums erreicht hat, die andre aber, die im Wachsthum zurückgebliebene, hat dann keinen Grund mehr zur Rückentwicklung, da ihr neues, fertiges Protoplasma durch die Auflösung der ersten Keimgruppe zugeführt wird.

Ausserlich lässt sich indessen an den Eikammern ein verschiedenes rasches Wachsthum nicht erkennen und wo eine Grössendifferenz sichtbar ist, da ist gewöhnlich die dem Keimstock nächste Eikammer die kleinste. Dies widerspricht scheinbar der Theorie, denn gerade diese wird zur Nährkammer, sollte also am weitesten voran sein. Der Widerspruch ist aber nur scheinbar, weil die geringere Grösse auf dem Beginn des Resorptionsprocesses beruht; solche Eikammern fangen schon an zu schwinden, ehe sie noch von einer Epithelwand umkleidet sind, wie im ersten Abschnitt dargelegt wurde.

Soviel scheint mir gewiss, dass man die Regelmässigkeit, mit welcher stets die je erste Eikammer der Resorption verfällt, nicht etwa als eine vererbte Eigenthümlichkeit bestimmter Keimgruppen ansehen darf. Ob eine oder zwei, oder ob sechs oder acht Keimgruppen gleichzeitig aus dem Keimstock vorgeschoben werden, ist in gewissem Sinn Sache des Zufalls, d. h. es ist Folge von Ursachen, welche erst im Laufe des Wachsens des Keimstocks eintreten, nicht aber von vornherein fest und unabänderlich bestimmt sind. Auch folgen sich ja mehrere Eikammern in der Umwandlung und Resorption, sobald die Kammern der Eissäule zahlreich sind und mehrere Eier ausgebildet werden sollen, und in diesem Falle ist es auch stets die je erste Eikammer, welche sich umwandelt. Nur in einem einzigen Falle sah ich eine Nährkammer an anderer Stelle (Fig. 47). Endlich wird diese Auffassung noch befestigt durch das Verhalten der Eikammern bei schlechter Gesamternährung des Thieres, wo auch die erste Kammer der zweiten in der Atrophie vorausgeht. Die zweite nimmt so lange zu, als ihr Nahrung von der ersten aus zugeführt wird. Erst wenn diese ganz aufgezehrt ist, beginnt sie die Folgen der ungenügenden Ernährung vom Blute aus ebenfalls zu empfinden und schwindet nun ihrerseits auch.

Viel eher könnte man an eine (durch Vererbung bedingte) Prädestination bei der ganz parallelen Erscheinung der Nährzellen innerhalb der Eikammer denken. Hier wird eine der vier Keimzellen zum Ei, und zwar stets die dritte, vom Keimstock aus gerechnet, und zwar nicht nur bei *Leptodora*, sondern bei allen *Daphniden*! Da die Keimgruppen stets dieselbe Zahl von Zellen enthalten und sich im Keimstock gerade vorwärts schieben, d. h. derart, dass sie sich nicht wohl vollständig umdrehen können, dass also die erste Zelle nicht wohl zur vierten werden kann, so hätte man die Bevorzugung der dritten Zelle als eine historische Berechtigung auffassen können, gegründet auf irgend welche Verdienste oder doch Bevorzugungen der Vorfahren dieser Zelle drei und ich gestehe, dass ich nach Spuren dieser Verdienste längere Zeit, aber vergeblich gesucht habe. Jetzt halte ich diese Erklärungsweise auch hier nicht mehr für die einzig mögliche, nicht etwa, weil der Nachweis, dass diese dritte Zelle in phyletischer Vorzeit schon eine besondere Rolle spielte, einstweilen misslungen ist, sondern vielmehr, weil die so genau entsprechenden Vorgänge der Nährkammer-Bildung diese Berufung auf die Vergangenheit entschieden ausschliessen und eine Erklärung aus den jetzt vorhandenen Verhältnissen fordern.

Es kommen übrigens auch hier Ausnahmen vor. So habe ich bei *Leptodora* zwei Mal gesehen, dass die zweite anstatt der dritten Zelle einer Keimgruppe zum Ei wurde und dasselbe habe ich in einem Falle bei *Sida crystallina* beobachtet. Daraus allein dürfte schon hervorgehen, dass die vier Zellen an und für sich gleich fähig sind, zum Ei zu werden, sowie dass kleine Ernährungsdifferenzen den Ausschlag geben und bestimmen, welche von ihnen thatsächlich die Rolle der Eizelle zu übernehmen hat. Vergeblich aber wäre es, diesen Differenzen nachspüren zu wollen, es kann nicht einmal daran gedacht werden, durch Messungen die Frage zu entscheiden, ob die spätere Eizelle im Anfang um ein Geringes hinter den andern im Wachsthum zurückbleibt. Die ungleiche Form der vier Zellen lässt keine directe Vergleichung ihres Volumen zu.

Nach Analogie der Vorgänge bei den Nährkammern werden wir auch hier annehmen müssen, dass die vier Zellen so lange wachsen, bis sie das Maximum erreicht haben, welches sie vermöge ihrer physischen Constitution bei Ernährung vom Blute aus erreichen können, dass aber diejenigen unter ihnen, welche dieses Maximum zuerst erreicht haben, sofort den Rückbildungsprocess eingehen und durch ihre Auflösung die vierte Zelle zu weiterem Wachsthum befähigen. Wenn ich übrigens auch geneigt bin, in den jetzt obwaltenden Ernährungsverhältnissen

einen Theil der Ursachen zu sehen, welche die dritte Zelle zur Eizelle stempeln, so will ich doch keineswegs bestreiten, dass nicht ausserdem noch historische Ursachen dieser Erscheinung zu Grunde liegen. Eine Einrichtung, die sich mit solcher Präcision bei einer so formenreichen Gruppe, wie die Daphniden es sind, wiederholt, muss seit einer sehr langen Reihe von Generationen vererbt und dadurch befestigt worden sein, die Tendenz, zum Ei zu werden, muss bei der dritten Zelle von vornherein grösser sein, als bei den drei andern. Ich werde in einem späteren Abschnitt auf diese Frage zurückkommen.

Die Grundlage aller dieser secundären Ernährungsvorgänge, wenn ich sie unter diesem Namen der primären Ernährung durch das Plasma des Blutes entgegenstellen darf, beruht auf der Eigenthümlichkeit der Keimzellen, auf dem Maximum des Eigenwachstums nicht stehen bleiben zu können. Ich versuche nicht, diese Erscheinung physiologisch zu erklären, ich beschränke mich auf die Feststellung der Thatsache, die wir zwar weder aus dem Verhalten der Nährzellen der Eikammer, noch aus denjenigen der Nährkammer mit Sicherheit herleiten könnten, wohl aber aus der ohne Ausnahme eintretenden Umwandlung einer einzeln vorhandenen Eikammer zur Nährkammer. Dass auch hier die Resorption aller vier in der Kammer eingeschlossenen Zellen eintritt, beweist, dass ein Stillstand auf dem einmal erreichten Maximum des Eigenwachstums nicht möglich ist. Entweder tritt Zufuhr fertigen Protoplasmas ein, die Eizelle fährt fort zu wachsen und wird zum Ei, oder die Zufuhr bleibt aus und dann bilden sich sämmtliche vier Keimzellen bis zu völliger Resorption zurück.

Ich betrachte dies als die fundamentale Thatsache, von deren Erkenntniss das Verständniss aller folgenden Erscheinungen der Nährkammerbildung abhängt. Aus ihr folgt vor Allem, dass die beginnende Auflösung der Keimzellen ihre Ursache nicht in äusseren, etwa auflösenden Agentien hat, sondern lediglich in innern Verhältnissen. Es muss in der chemisch-physikalischen Constitution dieser Zellen liegen, dass ihr Protoplasma von dem Moment des erreichten Maximum an beginnt sich in der umgebenden Parenchymflüssigkeit zu lösen.

Dass dies geschieht, kann man sowohl an den Nährzellen der Eikammer, als an denen der Nährkammer feststellen, die unmittelbare Wirkung dieser Auflösung ist aber bei beiden nicht dieselbe.

Die Nährzellen der Eikammer, welche — bis zur Erreichung des Maximums — der Eizelle vollkommen gleich waren, nehmen dann allmählig an Volumen ab, während die Eizelle in demselben Maasse zunimmt (vergl. z. B. Fig. 16 u. Fig. 17A). Am reinsten erkennt man dies bei andern Daphniden, bei welchen nicht, wie bei der Wintereibildung von *Leptodora*, das Hinzutreten einer Nährkammer den Vorgang verwickelter macht. Dort ist es unzweifelhaft, dass das gelöste Protoplasma der drei Nährzellen nur der Eizelle zu Gute kommt, denn diese allein fährt fort zu wachsen — keine andern Elemente der Eikammer.

Anders bei der Bildung einer Nährkammer. Auch dieser Vorgang wird eingeleitet durch eine partielle Lösung der Keimzellen. Ehe noch das Epithel begonnen hat, die umhüllende Kapsel zu bilden, nehmen die Keimzellen an Volumen ab! Das gelöste Protoplasma aber fliesst hier nicht unmittelbar der Eizelle zu, da diese nicht direct an die Nährkammer angrenzt, sondern dasselbe wird — wie man schon a priori schliessen darf — den zunächst anstossenden histologischen Elementen, d. h. den beiden angrenzenden Nährzellen der Eikammer und den winzigen Epithelzellen zu Gute kommen, welche vereinzelt der Wandung der Nährkammer ansitzen. Damit aber ist der Anstoss zur Wucherung dieser Zellen gegeben, die sodann zur Bildung einer geschlossenen Epithelkapsel führt.

Bis dahin zeigen die vier Keimzellen keine Bewegungserscheinungen, als die einer allgemeinen Zusammenziehung zu einer einzigen kugelförmigen Masse, sie nehmen die Gleichgewichtsform an, welche auch beliebig abgerissene Stücke einer Eizelle annehmen; ihre Kerne sind geschwunden oder im Schwinden begriffen, und die Zellen sind somit auf dem Wege Cytoden zu werden.

Sobald nun die wuchernden Epithelzellen sich über diesen Cytodenballen ausbreiten, beginnen die amöboiden Bewegungen derselben. Die rasch wachsenden und sich vermehrenden Epithelzellen müssen es sein, welche als Reiz auf das lebendige Protoplasma der Cytoden einwirken und sie zu diesen Bewegungen veranlassen. Alle Erscheinungen sprechen dafür, dass dieselben nicht etwa von innen heraus erfolgen, dass sie nicht das Resultat einer weiteren, inneren Entwicklung der Cytoden sind, sondern dass sie von aussen angeregt werden und zu jeder Zeit stattfinden könnten, sobald diese Anregung einträte.

Der Ruhe- oder Gleichgewichtszustand ist die Kugelgestalt, und zwar keineswegs bloß für eine mit dem lebendigen Centrum des Kerns versehene Zelle, sondern ganz ebenso auch für eine Cytode, d. h. für

ein Protoplaststückchen irgend welcher Herkunft. Den Beweis dafür liefern die im vorigen Abschnitt besprochenen, mechanisch von einem aus dem Ovarium austretenden reifen Ei losgerissenen Protoplaststücke. Sie alle nehmen, ob gross oder klein, die Kugelgestalt an, und so lange sie frei in der Flüssigkeit des Eierstocks schweben, zeigen sie keinerlei Bewegungserscheinungen; der Reiz fehlt, der die Bewegung auslöst!

Umgekehrt fallen die Bewegungen der Cytoden einer Nährkammer stets mit der Wucherung des Epithels zusammen. Noch deutlicher aber zeigt sich die Abhängigkeit der amöboiden Bewegungen von einem äussern Reiz bei den folgenden Beobachtungen.

Im dritten Abschnitt wurde angeführt, dass bei der Bildung einer zweiten Nährkammer diese stets im Anschluss an die erste entsteht, so zwar, dass die Wucherung der Epithelzellen hauptsächlich von der schon halb zusammengeschrumpften Zellkapsel der ersten Nährkammer ausgeht. Dabei kann man nun Zweierlei beobachten: Einmal beginnt die Amöbenbewegung der Nährcytoden nicht gleichzeitig auf ihrer ganzen Oberfläche, sondern immer da zuerst, wo bereits Epithelzellen liegen, während sie sonst unverändert bleibt, und dann werden nicht selten schon Amöbenfortsätze ausgestreckt, ehe noch die Wucherung irgendwie vorgeschritten ist, aber nur auf der Fläche der Cytoden, welche an die Epithelkapsel der ersten Nährkammer anstösst, also nur da, wo eine unmittelbare Berührung zwischen dem Protoplasma der Cytoden und den Epithelzellen stattfindet. Ich habe gesehen, dass in diese alten Epithelzellen Fortsätze hineinwachsen und sich zu Kugeln abschnürten, während sonst noch nirgends der Process der Auswanderung begonnen hatte (siehe Fig. 20 *Nk'*).

Beweisend für diese Auffassung ist ferner das gelegentliche Verhalten der Nährzellen der Eikammer. In der Regel lösen diese sich langsam und unmerklich auf an dem Orte, wo sie von Anfang an lagen, d. h. innerhalb der Eikammer. In manchen Fällen aber wandern sie aus, und zwar dann, wenn an die Eikammer direct eine Nährkammer anstösst, deren Zellen noch nicht vollständig rückgebildet und geschrumpft sind. Es geschieht dies zu einer Zeit, in welcher der Dotter grossentheils schon gebildet, die Nährzellen demgemäss in voller Rückbildung befindlich sind. Zu dieser Zeit verlieren auch diese Nährzellen der Eikammer ihren Kern und werden Cytoden, und ich habe sie dann mehrmals eingedrungen gesehen mitten in die anstossenden blasigen Epithelzellen der geschrumpften Nährkammer (Fig. 40 *Nz*). Während sie sonst Eiform besitzen, waren sie jetzt unregelmässig,

höckerig, mit stumpfen Fortsätzen nach allen Richtungen hin versehen mit einziger Ausnahme derjenigen Richtung, in welcher keine Epithelzellen lagen, d. h. gegen die Eizelle hin. Die Fortsätze veränderten sich allmählig, und wenn ich auch hier nicht kontinuierlich beobachten und deshalb das Eintreten der Fortsätze in die Epithelzellen nicht direct feststellen konnte, so steht dasselbe doch ausser Zweifel, da dicht neben diesen Fortsätzen zwei grössere Protoplastmakugeln in den Epithelzellen lagen. Während $4\frac{1}{2}$ Stunden veränderte die Nährzelle in einem Falle fortwährend langsam ihre Gestalt und zog sich schliesslich beim Absterben des Thieres auf die Kugelform zusammen.

Der eben beschriebene Fall war kein normaler, da in Folge schlechter Ernährung des ganzen Thieres das fertige Ei der Eikammer in Zerfall gerathen war, für den Punct aber, der hier belegt werden sollte, ist dies irrelevant, auch habe ich in andern völlig normalen Fällen ebenfalls gesehen, wie die zwei Nährzellen sich zwischen die Epithelzellen der Nährkammer eindrängten (Fig. 10).

Nach alledem würden die amöboiden Bewegungen des Cytodenprotoplasmas von dem Reiz ausgelöst, welchen das Eindringen immer mehr anschwellender und sich vermehrender Epithelzellen zwischen Ovarialscheide und Cytodenoberfläche auf diese letztere ausübt. Dieser Reiz dauert an, so lange noch ein Rest der Cytoden vorhanden ist, weil die Epithelzellen durch die überreiche Nahrungszufuhr so lange auch fortfahren zu wachsen und einen Druck auf die Cytode auszuüben.

Es wäre nun die Frage aufzuwerfen, aus welcher Ursache die Amöbenfortsätze der Nährcytoden gerade in die Epithelzellen hineindringen und nicht etwa zwischen sie. Da indessen diese Zellen sehr bald eine geschlossene Lage bilden, so möchte wohl der Locus minoris resistentiae nicht an den Verkittungsflächen derselben zu suchen sein. Wenn aber weiter gefragt wird, aus welcher Ursache die Fortsätze sich schliesslich vom übrigen Cytodenkörper abschnüren und zu selbstständigen Kugeln zusammenziehen, so können wir zwar überzeugt sein, dass auch dieser Erscheinung einfache mechanische Momente zu Grunde liegen, möchten aber wohl nicht im Stande sein, dieselben anders als mit allgemeinen Ausdrücken, Cohäsion, Gleichgewichtslage u. s. w. anzudeuten, jedenfalls würde die Lösung dieser Frage nur durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen möglich sein.

Einige Zeit nach dem Abschnüren bleiben die Protoplastmakugeln, die ich oben schon als secundäre Nährballen oder Nährcytoden be-

zeichnete, unverändert, dann treten leise Form- und Mischungsveränderungen ein, welche mit völliger Auflösung der Kugeln enden. Ist dies nun eine Art von Verdauungsprocess, eingeleitet von der Epithelzelle, in deren Innerem er sich abspielt, oder ist die Epithelzelle nur der zufällige Ort; an welchem die aus innern Gründen erfolgende Auflösung der secundären Cytoden vor sich geht?

Ich glaube das Letztere. Es scheint mir keine Thatsache dafür zu sprechen, dass eine Verflüssigung und Resorption festen Protoplasmas nur in den Epithelzellen des Ovariums vor sich gehen könne, wohl aber scheinen mir zwei Umstände die Annahme zu rechtfertigen, dass das Protoplasma auf einer gewissen Entwicklungsstufe sich an jeder Stelle des Ovariums aufzulösen geneigt ist. Diese sind: das Verhalten der Nährzellen in der Eikammer und die Volumabnahme der Keimzellen im Beginn der Nährkammerbildung, ehe noch eine Epithelkapsel vorhanden ist. In beiden Fällen löst sich das Protoplasma, ohne dass irgend äussere Agentien besonderer chemischer Natur auf dasselbe einwirkten. Man darf geradezu behaupten, dass solche Agentien nicht vorhanden sind, denn wären sie es, so müsste auch die Eizelle selbst, welche ja mitten zwischen den Nährzellen liegt, angegriffen und aufgelöst werden. Nährzellen und Eizelle sind von derselben minimalen Menge einer vorauszusetzenden Parenchymflüssigkeit umgeben. Mit dem Mikroskop ist dieselbe zwar nicht als besondere Schicht zu erkennen, wohl aber muss sie als eine osmotische Strömung zwischen Blut einerseits und Zelloberfläche andererseits angenommen werden.

Ich betrachte deshalb die Epithelzellen der Nährkammer nicht als besondere Resorptions- oder Verdauungsorgane in dem vorhin angegebenen Sinn, sondern lediglich als zufällig sich darbietende günstige Orte für den Auflösungsprocess. Der Process wird nicht von ihnen eingeleitet, denn er hatte schon begonnen, ehe secundäre Cytoden in die Epithelzellen eingewandert waren, und zwar an den primären Cytoden; wohl aber darf man vermuthen, dass die Resorption durch Bildung secundärer Cytoden bedeutend beschleunigt wird. Muss doch die Auflösungsgeschwindigkeit wesentlich vom Verhältniss der Oberfläche zum Volum des aufzulösenden Protoplasmaaballens abhängen. Durch die Bildung secundärer Cytoden aber wird eine einzige grosse Protoplasmaugel in zahlreiche kleine zerlegt. Darin mag der Vortheil des ganzen, zuerst so seltsam erscheinenden Vorganges liegen.

Untersuchungen, welche sich speciell auf diese physiologischen

Vorgänge bei der Ernährung des Eies richteten, würden gewiss noch weit bessere Anhaltspunkte für die vorgebrachte Ansicht ergeben. Ich selbst war noch zu sehr mit dem Groben und der Feststellung des rein Morphologischen in Anspruch genommen, als dass ich meine Aufmerksamkeit auf die feineren Einzelheiten des physiologischen Vorganges hätte richten können. Soviel aber konnte ich wenigstens feststellen, dass die secundären Cytoden einige Zeit nach ihrem Eindringen in die Epithelzellen sich gegen Reagentien anders verhalten als die grossen primären Cytoden; während diese Letzteren von Salzsäure von 4 per Mill dunkler werden, lösen sich die Ersteren sehr bald völlig auf.

Complicirte moleculare Vorgänge müssen die Auflösung des Protoplasmas und später wieder seine Rückverwandlung in den festweichen Zustand begleiten; wir wissen nichts über sie.

Fasse ich die Ergebnisse dieses Abschnitts zusammen, so müsste nach ihnen die Erscheinung der Nährzellen im Allgemeinen und der Nährzellen in einer eigenen Kammer im Besondern darauf zurückgeführt werden, dass die Eizelle hier eine Grösse erreichen und ein Material von Protoplasma in sich anhäufen soll, wie sie es durch Assimilation aus dem Blute zu thun nicht im Stande ist. Sie wird aber dazu befähigt, wenn ihr fertiges Protoplasma in gelöstem Zustande zugeführt wird, und dies geschieht durch Auflösung der Nährzellen.

Die Ursache dieser Auflösung wurde darin gefunden, dass alle Keimzellen (auch die spätere Eizelle) nicht auf dem Maximum ihres Eigenwachsthums stehen bleiben können, sondern entweder durch Aufsaugung fertigen Zellmaterials weiter wachsen (secundäres Wachsthum), oder aber sich zurückbilden und auflösen.

Diese Rückbildung, welche auf den Verhältnissen des intracellulären Stoffwechsels beruhen muss, giebt sodann den Anstoss zur Bildung einer Epithelkapsel, indem das aufgelöste Protoplasma nicht nur der ferner liegenden Eikammer, sondern zuerst den unmittelbar von ihm umspülten Epithelzellen zu Gute kommt. Diese Zellen wachsen, vermehren sich und bilden eine geschlossene Kapsel um die zu Nährcytoden veränderten Keimzellen. Der Druck, welchen ihr schwellender Körper auf die Nährcytoden ausübt, bildet einen Reiz, der von den Cytoden durch amöboide Bewegungen, durch Aussenden kolbiger Fortsätze erwidert wird.

Dass diese in die Epithelzellen eindringen, beruht wohl darauf, dass kein anderer Raum vorhanden ist in den sie leichter eindringen könnten, dass sie sich aber vom Mutterkörper abschnüren, muss auf den Eigenschaften des Protoplasmas beruhen und kann vorläufig nicht näher analysirt werden.

Die sodann folgende Auflösung dieser secundären Nährcytoden aber beruht nicht auf einer besondern verdauenden Thätigkeit der Epithelzellen, sondern ist nur die Fortsetzung des bereits vorher eingeleiteten Auflösungsprocesses, der aber durch die Vertheilung des gesammten protoplasmatischen Inhalts der Nährkammer in zahlreiche kleine Ballen wesentlich beschleunigt wird.

In letzter Instanz beruht die Nothwendigkeit einer derartigen complicirten Nahrungszufuhr darauf, dass das Winterei von *Leptodora* nicht nur an Volumen das Sommerei übertrifft, sondern auch eine bedeutend grössere Menge von Protoplasma enthält. Die Nothwendigkeit einer so bedeutenden Menge von Protoplasma aber ist einerseits durch die Menge des von diesem auszuscheidenden Dotters bedingt, andererseits aber auch durch die relativ massive Schale, welche, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, hier lediglich vom Ei selbst gebildet wird.

6. Der Austritt des Eies und die Bildung der Eischale.

Ich habe schon in meiner früheren Abhandlung über *Leptodora* in Uebereinstimmung mit P. E. MÜLLER das Austreten der reifen Eier in den Brutraum beschrieben¹⁾. Ich füge jetzt noch hinzu, dass der flüssige Strom des von zäher Protoplasmarinde zusammengehaltenen Dotters nicht nur zwischen Keimstock und Ovarialscheide sich durchquetscht, sondern dass er mitten durch den Keimstock hindurchgeht, so dass die beiden Säulen der Keimgruppen durch ihn auseinander gedrängt werden (Fig. 18). Daher kommt es auch, dass man nicht selten eine klaffende Spalte zwischen den beiden Keimsäulen findet (Fig. 24 *sp*), die sich einige Zeit nach dem Durchtritt der Eier entweder schliesst oder durch blasige Epithelzellen ausfüllt, ganz ähnlich denjenigen, welche die Wand der Nährkammern bilden. Die beiden Abbildungen, welche MÜLLER von diesem Vorgange giebt, sind nicht genau (Tab. VI, Fig. 17 u. 18). Niemals behalten die Wintereier so ihre Form bei, wenn sie durch den Keimstock und den Oviduct hindurch gleiten. MÜLLER giebt ihnen auch hier seine »gelatinöse Schale« als breite, weisse Umhüllungsschicht bei. Gerade aber bei dem Ueberströmen der Eier kann man sich am besten überzeugen, dass die vermeintliche Schale nichts Anderes ist, als das Protoplasma des Eies, denn in diesem Moment wird die Masse des Eies ungemein in die Länge gezogen und ausgedehnt, und dem entsprechend verdünnt sich auch die protoplasmatische Rinde so erheblich, dass sie nicht mehr als ein schalenähnlicher

1) a. a. O. p. 402.

breiter Rand erscheint, sondern als eine ganz dünne, homogene Schicht, in die sich die Dotterkugeln mehr oder minder hineindrängen (Fig. 18).

Auch der Oviduct ist bei MÜLLER nicht richtig gezeichnet, weder was seine Gestalt, noch was seine Mündung betrifft. Niemals ist derselbe während des Durchgleitens von Eiern ein so dünner Strang wie in Fig. 18 dicht vor dem austretenden Ei, sondern er erweitert sich ganz ungemein und mündet unmittelbar hinter dem zweiten Abdominalsegment, so dass der Rand der Schale des Thieres gerade noch über ihn weggreifen kann. Bei MÜLLER reicht die Schale in beiden Abbildungen nur bis zur Hälfte des zweiten Segments nach hinten, und in Fig. 17 ist es direct dargestellt, wie ein Sommerei ins Wasser entleert wird, statt in den Brutraum!

Doch will ich dem trefflichen Forscher damit keinen Vorwurf machen! Wer hätte jemals ein Thema vollständig erschöpft oder jeden Irrthum vermieden? Und derartige Irrthümer konnten ihm um so leichter mit unterlaufen, als er nicht nur seine Zeichnungen in allzu minutiösem Massstab ausführte, sondern auch offenbar mit viel zu schwacher Vergrößerung arbeitete.

In Bezug auf die Beziehung der Eier zum Brutraum habe ich übrigens selbst früher Ansichten ausgesprochen, die ich später als irrig erkannte. Ich fand nämlich bei allen untersuchten Individuen die Schale frei vom Körper abstehend, wie dies auch MÜLLER drei Mal so abbildet. Natürlich lag die Frage nahe, wie denn die Eier in dem Schalenraum vor dem Herausfallen bewahrt bleiben könnten, und ich glaubte sie durch »helle, feine Fäden« befestigt gesehen zu haben. Dies war ein Irrthum, die Fäden waren feine Falten, die Eier liegen frei im Brutraum, und dieser ist, wie bei allen andern Daphniden, so auch bei *Leptodora* hermetisch geschlossen.

Wenn man die Schale fast immer frei abstehend findet, so liegt das nur an den heftigen Bewegungen, welche die Thiere auf dem Objectträger ausführen, um sich zu befreien. Bringt man sie recht schonend nur in wenig Wasser, so dass sie durch Adhäsion am Glase an heftigen Bewegungen gehindert werden, so sieht man, dass die Schalenränder ganz genau der Oberfläche des Rückens angepasst sind und dass ausserdem noch der Rand der Schale in der Mittellinie sich in Gestalt einer Falte nach vorn umschlägt. Diese Falte oder Klappe (Fig. 23 *Kl*), welche ich auch früher schon gesehen hatte, ohne aber ihre Bedeutung zu verstehen, spielt genau dieselbe Rolle, wie die zipfelförmigen Fortsätze des Rückens, welche bei *Daphnia* den Brutraum hinten verschliessen. Mit ihrer Fläche liegt dieselbe genau der Haut des Rückens auf, klebt ihr sogar (lediglich durch Adhäsion) ziemlich fest an und

rutscht bei nicht allzu starken Bewegungen des Thieres vor und zurtück, als ob sie in Schienen liefe (Fig. 23 *Kl*). Es existirt also auch hier, wie bei den andern Daphniden, eine besondere Verschlussvorrichtung des Brutraums.

Noch in zwei andern Punkten kann ich meine früheren Angaben vervollständigen.

Ich gab an, dass »der Oviduct sich an der Spitze des Ovariums anheftet, ganz in der Nachbarschaft der Keimscheibe«, und ferner, dass an dieser Stelle die Eierstöcke »durch Chitinbänder und durch Verwachsung mit dem Fettkörper fixirt« sind, so dass sie »einem Druck, der von den benachbarten Muskeln auf sie ausgeübt wird, nicht erheblich ausweichen können, so veränderlich auch sonst die Lage ihres freien Endes ist«.

Dies ist vollkommen richtig, und die ganze Einrichtung hat für das Austreten der Eier die grösste Bedeutung. Ich kann jetzt noch hinzufügen, welcher Art die Verwachsung des Oviducts mit dem Fettkörper (dem pericuteralen Rohr) ist. Der Fettkörper, der sonst als ein einziges breites, scharfrandiges Blatt neben dem Magen herzieht, weicht an dieser Stelle in zwei Blätter auseinander und bildet dadurch einen Ring grosser, polyedrischer, blasser und gänzlich fettloser Zellen, der einerseits mit der Ovarialscheide verwachsen ist, andererseits aber direct sich unter plötzlicher, starker Verdünnung in den Oviduct fortsetzt (Fig. 21). Dieser Ring — ich bezeichne ihn als Ovarialmund (*Ovm*) — ist in der Regel geschlossen und erscheint dann in Gestalt zweier wulstiger Lippen, die eine feine Längsspalte begrenzen, oft aber habe ich ihn auch geöffnet gefunden und dann ist er mehr oder weniger eiförmig bis kreisförmig (Fig. 24).

Es sei hier gleich seine Beziehung zum Keimlager erwähnt. Dieses erscheint hier — wie ich schon früher angab — in Gestalt einer ziemlich dünnen und ganz scharf begrenzten Scheibe (Keimscheibe) und liegt »in der umgeschlagenen Spitze des Ovariums« und, wie ich jetzt hinzufügen möchte: mehr oder weniger entfernt vom Keimstock, d. h. dem Theil des Ovariums, welcher bereits Keimzellen enthält. Es liegt in der medianen Wand des Ovarialmundes (Fig. 24 *Ks*). Diese Keimscheibe verändert nicht nur ihre Gestalt, wie ich früher beobachtet hatte, wird »bald oval, bald kreisrund, bald aber unregelmässig gestaltet mit buchtigen Rändern«, sondern auch die Kerne in ihrem Innern können den Platz verändern.

Ich habe einmal gesehen, und zwar am lebenden Thier, wie diese Kerne sich in lebhafter Bewegung gleichsam tanzend in Kreisen umeinander bewegten. Die Lippen des Ovarialmundes waren halb geöffnet

und man sah im Innern der gegenüberliegenden Wand derselben diese wirbelnden Bewegungen einige Minuten anhalten, dann schwächer werden und völlig aufhören. Die Bewegungen schienen veranlasst zu sein durch krampfhaftes Zuckungen der kleinen Muskelbündel, welche sich an dieser Stelle dem Ovarium anheften, sie erfolgten nicht gleichmässig anhaltend, sondern rhythmisch; indirect waren sie wohl durch den Druck des Deckgläschens hervorgerufen. Jedenfalls aber sind sie ein eclatanter Beweis, dass das Protoplasma dieser Keimscheibe vollkommen flüssig ist und noch durchaus nicht zu Zellenleibern um die Kerne herum verdichtet; es ist die denkbar einfachste und ursprünglichste Form eines Keimlagers.

Ein weiterer kleiner Zusatz zu meinen früheren Angaben betrifft die Mündung des Oviducts nach aussen. Diese ist nämlich mit einem kleinen Kranz strahlig gestellter Muskelfäden umgeben und kann in Form einer niedrigen Papille sich über die Haut erheben (Fig. 23). Dies mag insofern von Bedeutung sein, als beim Manne der Ausführungsgang des Hodens durch ganz ähnlich angeordnete Muskeln in Form einer kegelförmigen, kurzen Papille über die Haut hervortreten kann. Ohne solche Vorragungen würde eine Begattung wohl unmöglich sein. Dass dieselbe aber in der Weise stattfindet, dass Samen in den Oviduct des Weibchens gelangt, soll später genauer dargelegt werden.

Ich kehre zu den weiteren Schicksalen der Wintereier zurück, welche aus dem Ovarium in den Eileiter gelangt sind. Sie treten sodann in den Brutraum über, der durch die den Körper fest anschliessende Schale gebildet wird. Hier zieht sich die Eimasse langsam zusammen und nimmt schliesslich, frei schwebend in der Flüssigkeit des Brutraums, die Gleichgewichtslage, d. h. die Kugelgestalt an. Alsdann aber erhärtet die oberflächlichste Schicht der dicken Protoplasmarinde und bildet eine 3μ dicke, aus zwei etwa gleich dicken Lagen bestehende derbe und feste Schale (Fig. 13 A u. B), die einzige Hülle, welche das Ei vor der Einwirkung winterlichen Klimas schützt. Nachdem dieselbe gebildet ist, werden die völlig farblosen, wasserklaren und im Wasser nahezu unsichtbaren Eier ins Wasser abgesetzt und sinken sofort unter, es sei denn, sie wären durch einen Zufall mit Luft in Berührung gekommen. In diesem Fall schwimmen sie auf der Oberfläche und können nur dadurch zum Sinken gebracht werden, dass man sie untertaucht und so mit Wasser die ihnen adhärende Luftschicht abspült. Auch die Sommerer der *Leptodora* bilden eine cuticulare Schale; dieselbe ist aber so dünn, dass sie ein genaues Messen nicht mehr zulässt, ihre Dicke mag etwa 0,0005 Mm. betragen.

Ich glaube, dass die Wintereier das Austrocknen vertragen. Ein Winterei, welches bis zum December in Wasser, dann aber während sechs Wochen in einem trocknen Glasschälchen im Zimmer aufbewahrt wurde, zeigte sich nach dem Anfeuchten mit Wasser in seiner Gestalt, wie auch in seinem Inhalt völlig unverändert; ein Embryo hat sich allerdings bis jetzt noch nicht aus ihm entwickelt.

Ob im Freien die Eier an den Strand gespült werden und dort im Schlamm überwintern, oder ob sie bis zu einer gewissen Tiefe unter-sinken und dort schwebend den Winter über ausdauern, weiss ich nicht. Die weite Verbreitung der Art macht es aber wahrscheinlich, dass auch der erste Fall vorkommt, da auf andere Weise eine Verschleppung von einem See in den andern nicht geschehen könnte.

Einige Zeit nach der Ablage der Eier geht noch eine Veränderung mit ihnen vor, die ich nicht ganz unerwähnt lassen kann. Während nämlich Eier acht Tage nach dem Ablegen noch eine breite Zone jenes hellen, homogenen Protoplasmas unter der durchsichtigen, farblosen Schale zeigten, fehlte diese Zone vollständig bei Eiern, welche schon vier Wochen im Wasser gelegen hatten. Hier waren die grossen, unregelmässigen Dotterballen bis dicht unter die Schale herangetreten oder waren doch nur durch eine Schicht kleinerer Dotterballen und Körnchen von ihr getrennt (Fig. 15). Das homogene Protoplasma hatte sich also gleichmässig mit den übrigen Dotterelementen gemischt, nachdem es seine einstweilige Aufgabe, die Schale zu bilden, erfüllt hatte. Ohne allen Zweifel wird im Frühjahr dasselbe sich wieder an der Oberfläche sammeln, wie ja bei allen Crustaceen mit Deutoplasma das Protoplasma im Beginn der embryonalen Entwicklung die Rindenschicht des Eies bildet. Dass dasselbe sich aber während des Winters zwischen die andern Elemente des Dotters zurückzieht, darf vielleicht auch als eine Schutz Einrichtung aufgefasst werden.

So wird also die Hülle des Wintereies bei *Leptodora* lediglich vom Ei selbst gebildet, ganz so, wie dies für die Sommereier der Daphniden schon lange bekannt ist. Morphologisch ist sie nichts anderes als eine Zellmembran, ihre Zusammensetzung aber aus zwei Schichten bietet insofern besonderes Interesse dar, als sie der erste Schritt zu den viel weiter gehenden Schalendifferenzirungen ist, wie ich sie später von einigen andern Daphniden beschreiben werde und wie sie kürzlich CLAUS für *Argulus* nachgewiesen hat¹⁾. Die Eier von *Argulus* besitzen

1) Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Diese Zeitschr. Bd. XXV. p. 217 (1875).

eine doppelte Schale, von denen auch die äussere nicht von aussen hinzukommt, sondern vom Ei selbst gebildet wird, trotzdem dieselbe auffallend dick und von sehr ungewöhnlichen physikalischen Eigenschaften ist.

Erklärung der Abbildungen.

Wo es nicht ausdrücklich anders angegeben ist, sind die Zeichnungen nach dem lebenden Thier entworfen, und zwar mit dem Zeichenapparat.

Folgende Bezeichnungen haben auf allen Figuren dieselbe Bedeutung:

- Ks* = Keimscheibe,
- Kst* = Keimstock,
- Nk* = Nährkammer,
- Eik* = Eikammer,
- Os* = Ovarialscheide,
- Ep* = Epithelzellen,
- Nz* = Nährzelle,
- Kz* = Keimzelle,
- Sb* = secundärer Nährballen,
- P* = Protoplasma } des Eies,
- D* = Deutoplasma }
- Od* = Oviduct,
- Ovm* = Ovarialmund.

Tafel V.

Fig. 1. Linker Eierstock; von fünf Eikammern (*Eik*) sind nur zwei und ein Stück der dritten gezeichnet; die erste (*Nk*) ist im ersten Stadium der Umwandlung in eine Nährkammer begriffen; Grenzlinien ihrer Nährzellen kaum erkennbar, ebenso die blasigen Kerne; Ovarialscheide (*Os*) abgehoben, Epithel (*Ep*) im Beginn der Wucherung. HARTNACK 2/VII.

Fig. 1A. Dieselbe Nährkammer nach Einwirkung von Essigsäure. Ovarialscheide (*Os*) mit den Epithelzellen deutlich, von welchen eine (*Ep*) in eine entsprechende Vertiefung der Nährzelle passt. Die drei hellen Kerne (*k*) bei schwacher, der dunkle (*k'''*) bei starker Essigsäurewirkung gezeichnet.

Fig. 1B. Kerne einer um Weniges jüngeren Nährkammer bei schwacher Essigsäurewirkung; *k'* zeigt noch den doppelten Contour der Kernmembran, der bei *k''* schon fehlt; *n*, Rest des Nucleolus.

Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 2A. Eine etwas weiter vorgeschrittene Nährkammer. Grenzlinien der Nährzellen nur an einer Stelle noch erkennbar (*x*), Protoplasma gleichmässig granulirt; die Umwachsung durch helle, blasige Epithelzellen beinahe vollständig, doch liegt an mehreren Stellen — so bei *a* — das Protoplasma der Nährzellen noch unmittelbar unter der cuticularen Ovarialscheide. *kz* eine einzelne Keimzelle des Keimstocks, wie sie nur sehr selten vorkommt, sonst stets Keimzellgruppen (*kgr*).

Fig. 2B. Dieselbe Nährkammer nach Essigsäurezusatz und Anwendung geringen Druckes. Nährzellen (*Nz*) noch völlig gesondert, aber stark ineinander geschoben, keine Kernreste mehr sichtbar. Vergrösserung HARTNACK 2/VII.

Fig. 3. Dasselbe Stadium einer Nährkammer nach Einwirkung von Essigsäure.

A, ventrale,

B, dorsale Ansicht.

Die vier Nährzellen stark ineinandergeschoben, jede mit Nucleolusrest. Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

n, ein Nucleolusrest bei HARTNACK 2/VII.

Fig. 4. Eine Nährkammer des gleichen Stadiums, deren Inhalt ausser den gewöhnlichen vier grossen Keimzellen, deren noch vier kleine enthält, die vom Keimstock her in die Nährkammerbildung herbeigezogen wurden.

Die Lage der Nährkammer in Fig. 3 u. 4, wie in den übrigen Figuren, d. h. Eikammern nach oben, Keimstock nach unten gerichtet.

Fig. 5A. Eine Nährkammer nach völliger Verschmelzung der Nährcytoden, im Beginn der Bildung von kolbigen Fortsätzen des Protoplasmas, welche hier von oben gesehen als vier Kugeln erscheinen. Die Epithelkapsel ist nur bei *x* noch nicht geschlossen, doch ist dieselbe auf der Oberfläche weggelassen und nur an den Seiten eingezeichnet (*Ep*).

Fig. 5B. Dieselbe Nährkammer zwei Stunden später. Kolbige Vorsprünge des Nährballens bedeutend verändert, bei *b* ein solcher in Profilsicht zwischen (oder in?) die Epithelzellen eingezwängt. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

Fig. 5C. Von derselben Nährkammer eine halbe Stunde später:

a', ein Protoplasmafortsatz, die Wand einer Epithelzelle einstülpend. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

a'', dieselbe Epithelzelle $1\frac{1}{2}$ Stunden später, der Protoplasmaaballen liegt im Innern der Zelle.

b', der Fortsatz *b* von Fig. 5B 2 Stunden später, liegt als Kugel im Innern einer Epithelzelle,

b'', dieselbe Epithelzelle nach Einwirkung von Essigsäure.

Fig. 6. Eine Nährkammer auf der Höhe des zweiten Stadiums. Wandung der Epithelzellen, den Nährballen völlig einschliessend. Eine Menge von secundären Nährballen im Innern der Epithelzellen, theils dunkel granulirt und rein kugelförmig, theils verzogen zu unregelmässigen Formen, theils schon ganz blass und nahe der völligen Auflösung.

A, Flächenansicht,

B, optischer Querschnitt.

Nur wenige Epithelzellen sind leer (ohne Secundärballen), alle bereits stark in centripetaler Richtung angeschwollen, bei *x* wird die Wand durch Verschiebung der Zellen beim Wachstum doppelschichtig.

a, die grösste der Epithelzellen, etwas unterhalb der optischen Querschnittsebene gelegen. Vergrößerung von A u. B HARTNACK 2/VII.

Fig. 6C. Ein einzelner Secundärballen in amöboider Bewegung:

a um 10 Uhr 15 Min.

a' » 10 » 40 »

a'' » 10 » 55 »

a''' » 11 » 6 »

a'''' » 11 » 30 »

Während der Bewegungen hat sich eine helle, homogene Randzone gebildet, welche vorher fehlte. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 7. Nährkammer am Ende des zweiten Stadiums. Die Epithelzellen, auf das Maximum angeschwollen, erfüllen den ganzen Raum der Nährkammer, der primäre Nährballen ist ganz verschwunden, in der grössten der Epithelzellen (Durchmesser $99\ \mu$) liegt noch ein Secundärballen, der aber auch der Auflösung nahe ist. In Zelle *a* und *a'* die letzten Reste von Secundärballen zu erkennen, in allen andern völlig homogener Inhalt. Ausser der oberflächlichen Lage sind auch einige der tiefer liegenden Zellen angegeben. Vergr. HARTNACK 3/VII.

Fig. 8. Nährkammer am Anfang des dritten Stadiums (der Schrumpfung). Epithelzellen mit wasserklarem Inhalt, bedeutend geschrumpft, trotzdem in zweien noch verspätelte Secundärballen liegen. Von den zwei Eikam-

mern sieht man ein Stück der ersten (*Eik*) mit den beiden proximalen Nährzellen (*Nz*, *Nz'*) und einem Stück der Eizelle (*Eiz*); *D*, Deutoplasma (Dotter), *P*, Protoplasma derselben. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

Fig. 8A. Eine Nährzelle in sehr geschrumpftem Zustand, nahe der völligen Auflösung.

Fig. 9. Nährkammer (*Nk*) am Ende des zweiten Stadiums. Alle Epithelzellen noch prall mit homogener Flüssigkeit gefüllt, nur in einer noch sieben Secundärballen. Optischer Querschnitt, zum Theil mussten aber auch tiefer liegende Linien eingezeichnet werden. *Nz'* die erste Nährzelle der anstossenden Eikammer. Thier sterbend.

a', der Ballen *a* eine halbe Stunde später; zwei grössere Körner und ein heller centraler Fleck (Vacuole?) haben sich gebildet,

a'', derselbe Ballen eine Stunde später,

a''', derselbe nach $\frac{5}{4}$ Stunden (Herz des Thieres noch schlagend),

b, einer der andern Ballen, von dem sich eine Membran abgehoben hat.

Tafel VI.

Fig. 40. Eine Nährkammer am Ende des zweiten Stadiums. In der angrenzenden Eikammer ein beinahe völlig reifes Ei, dessen Protoplasmarinde (*P*) sich scharf vom Dotter (*D*) absetzt. Die beiden proximalen Nährzellen der Eikammer (*Nz*) sind aus dieser in die Nährkammer übergetreten als granulirte Kugeln ohne erkennbare Kerne. Sie sind eingebettet in dem Rest des Nährballens (*Nb*), der sich noch im Centrum der Nährkammer befindet und in welchen die Epithelzellen (*Ep*) rundlich vorspringen. Auch die oberflächliche Lage der stark geschwellten Epithelzellen ist grossentheils eingezeichnet, bei dreien auch ihre Kerne (*k*) angegeben, die indessen erst nach Zusatz von Essigsäure hervortreten. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 41. Linkes Ovarium eines am 5. October eingefangenen Thieres, welches an diesem Tage noch eine Eikammer mit Keimgruppe, sodann eine Nährkammer am Ende des ersten Stadiums enthalten hatte. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

A, das Ovarium am 8. October. Die Nährkammer (*Nk*) ist bis auf einen Ring blasiger Epithelzellen zusammengeschrunpft, die Eikammer aber befindet sich nun auch im Beginn der Umwandlung zu einer Nährkammer (*Nk''*), die vier Keimzellen erscheinen granulirt, ihre Kerne (*n*, *n'*) geschrumpft, ihr Contour wellig, den Anfang der Contractionen anzeigend, welche die Verschiebung und Zusammenballung der Keimzellen herbeiführen. In eine der Epithelzellen ist bereits ein Secundärballen (*Sb*) eingetreten; *ep*, vereinzelt Epithelzellen. Thier matt.

B, dasselbe Ovarium (aber von der andern Seite gesehen!) am 9. October. Die Keimzellen der Nährkammer II stark gegeneinander verschoben, ihre Kerne klein, oberflächlich gelegen. Der Rest der Nährkammer I tritt in dieser Ansicht stärker hervor; *f*, Fortsatz, den das Protoplasma der einen Zelle der zweiten Nährkammer in die angrenzende Epithelzelle der ersten entsendet.

Fig. 42. Ovarium eines frisch eingefangenen Thieres, nur aus Keimstock und einer Nährkammer bestehend. Letztere am Ende des zweiten Stadiums, centraler Nährballen bereits völlig geschwunden, in einigen der Epithelzellen noch Secundärballen auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 43. Ein bereits mit Schale versehenes Wintereiaus dem Brutraum. *S*, Schale, *P*, Protoplasmarinde, *D*, Dotter.

A, ein Stück des unverletzten Eies, optischer Querschnitt.

B, dasselbe Ei nach Behandlung mit Osmiumsäure zerrissen. Schale deutlich zweischichtig. *N*, Nischen in der Rinde für die Dotterkugeln. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 44. Ein fertiges, mit Schale versehenes Wintereia nach Behandlung mit Osmiumsäure von 0,2 Proc. *P*, protoplasmatische Rinde, bei *a* in Flächenansicht, bei *b* in Profil; die Körner darin gelblich, die Grundsubstanz farblos. *N*, Nischen,

aus denen die Fettkugeln *F* herausgefallen; diese grünlich-schwarz; *N'*, ebensolche kleinere Nischen von der Fläche gesehen. Vergrößerung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 15. Ein Winterei, welches vier Wochen im Wasser gelegen hat. Die grossen Dotterballen (*D*) reichen bis nahe unter die Schale, die Protoplasmaschicht ist verschwunden und durch kleine Dotterballen und -körnchen ersetzt. Optischer Querschnitt. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 16. Ovarium eines Weibchens, welches zwei Tage früher noch fünf ganz gleiche Eikammern gehabt hatte. Jetzt sind noch vier vorhanden, indem die erste sich zur Nährkammer (*Nk*, optischer Querschnitt) umgewandelt hat. Dieselbe befindet sich am Ende des ersten Stadiums, die vier Eikammern ebenfalls noch im ersten Stadium.

Bei HARTNACK 3/IV aus freier Hand gezeichnet.

Fig. 17A. Rechtes Ovarium eines frisch gefangenen Weibchens am 30. October. Drei Eikammern (*Eik'*, *Eik''*, *Eik'''*), in jeder eine schon bedeutend gewachsene Eizelle (*Ei'*, *Ei''*, *Ei'''*), in welcher die Dotterbildung in vollem Gange. Das Keimbläschen (*K*) liegt auf der Oberfläche des Dotters. Zwei Nährkammern (*Nk'*, *Nk''*), beide ausnahmsweise auf gleichem Stadium und durch eine Eikammer getrennt. Die drei Nährzellen jeder Eikammer schon sehr reducirt.

Bei HARTNACK 3/IV aus freier Hand gezeichnet.

Fig. 17B. Dasselbe Ovarium fünf Tage später (4. November). Die Nährkammern zu einem Ring blasiger Zellen geschrumpft, die Eier legereif, zwei (*Ei'''* u. *Ei''*) zeigen bereits die Gestaltveränderungen, die sie beim Austreten annehmen und die hier durch den Druck des Deckglases hervorgerufen sind.

Die Figuren 16, 17A u. B sind halbschematisch, d. h. zwar direct nach der Natur skizzirt, aber nicht in allen Einzelheiten durchaus dem Original entsprechend.

Fig. 18. Reife Wintereier im Moment des Austretens in den Brutraum. Das erste (*Ei'*) zwingt sich mit seinem mittleren Theil zwischen den Keimsäulen des Keimstocks durch (*Kst*), während sein vorderster Theil bereits weit in den Oviduct (*Od*) vorragt. *O*, Oeffnung des Oviducts, *F*, Fettkörperstrang, der in Verbindung mit Muskeln (*M*) den Eierstock fixirt und der während des Austritts der Eier bedeutend angespannt erscheint. Bei *x* sieht man deutlich, wie er continuirlich in die Wand des Oviducts übergeht. *Ks*, Keimscheibe in der Tiefe gelegen. Das zweite Ei ebenfalls bereits bedeutend vorgeschoben und unter dem Druck der Muskeln sanduhrförmig geworden; scharfe Trennung von Protoplasma (*P*) und Deutoplasma (*D*). *H*, Haut des Genitalsegments. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

Tafel VII.

Fig. 19. Das ganze Ovarium eines Weibchens, welches kurz zuvor reife Eier in den Brutraum entleert hatte. Durch irgend einen zufälligen Stoss oder Druck ist ein Ei während des Austretens zerrissen und die zurückgebliebenen Reste liegen theils im Oviduct, theils in einem weiten Hohlraum (*H*) zwischen den Keimsäulen des Keimstocks. Es sind Protoplaststücke sehr verschiedener Grösse (bis 0,128 Mm.), alle kuglig und fein granulirt (*P*, *P'*, *P''*), und zerfallener Dotter, eine dunkelkörnige bräunlich-gelbe Masse (*D*), zum Theil auch mit Protoplastklumpen gemengt (*DP*). Die Keimzellen der beiden Keimsäulen sehr ungleich gross. Nur die in der Tiefe liegende Lippe des Ovarialmundes (*Ovm*) ist in ihrer ganzen Breite gezeichnet, die obere (*Ovm'*) nur als feine Linie angegeben. Mehrere Protoplastballen, welche in der Tiefe der Ovarialhöhle lagen, sind weggelassen. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 20. Theil eines Ovarium mit zwei Nährkammern, von denen die erste (*Nk'*) in Stadium 3, die zweite (*Nk''*) in Stadium 4. Trotzdem die Zellgrenzen in Nährkammer 2 noch völlig deutlich, hat doch schon die Auswanderung des Protoplasma begonnen, und zwar in die Epithelzellen der anstossenden ersten Nährkammer, in welchen zwei frisch eingetretene Secundärballen und zwei in Auflösung begriffene. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 21. Keimstock eines Ovariums mit dem Ansatz des Oviducts, um die Verbindung des Letzteren mit dem Fettkörper (*F*) zu zeigen. Die Zellen des Fett-

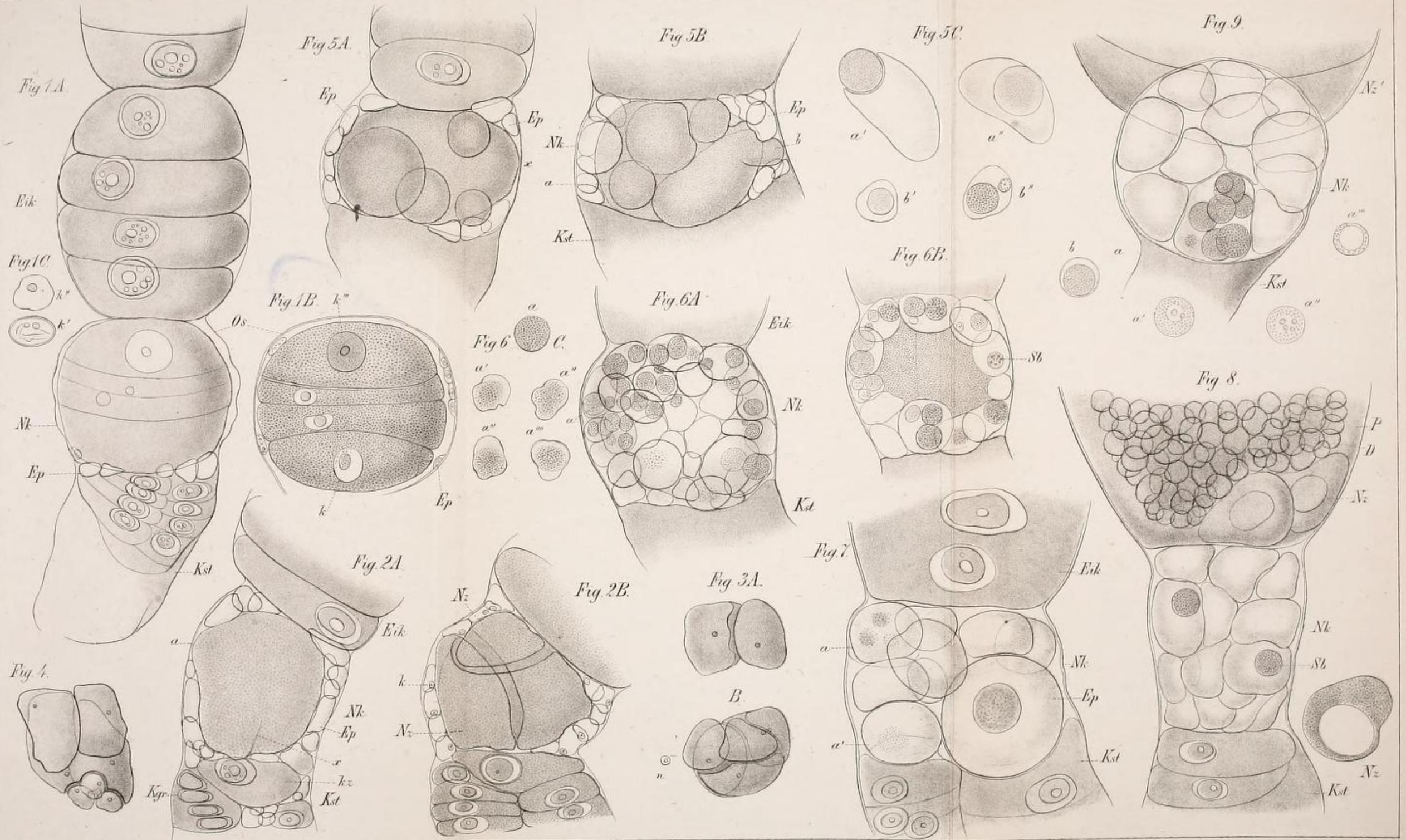
körpers bilden die Lippen des Ovarialmundes (*Ovm* u. *Ovm'*), die cuticulare Hülle des Fettkörpers setzt sich direct in die Wand des Oviducts fort. *Ch*, chitinisirte feine Fäden zur Fixation des Eileiters an der Haut.

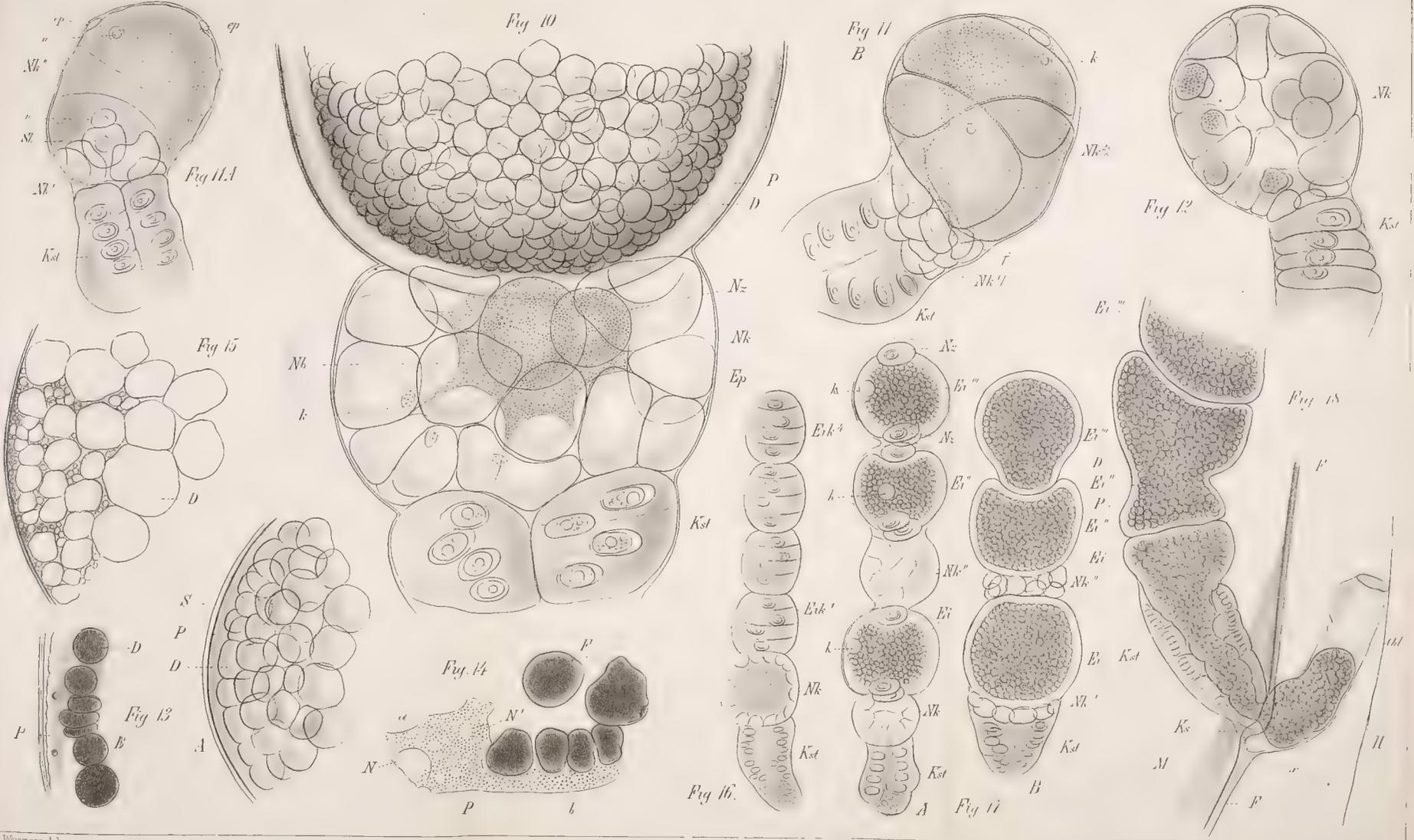
Fig. 22. Das rechte Ovarium eines während des Eiaustritts verletzten (gequetschten?) Thieres, Ei theils in der Höhle des Keimstocks, theils im Oviduct zurückgeblieben. Letzterer prall gefüllt mit grossen, blassen, völlig homogenen Dotterkugeln, stellenweise auch feinkörnige, gelbliche Zerfallmasse (bei *a*); dieselbe auch im Grunde des Ovarialeingangs (*a'*), daneben feinkörnige Protoplasma-kugeln (*P*), die Keimsäulen des Keimstocks noch durch eine enge Spalte getrennt, durch welche das Ei austrat, und im Grunde des Keimstocks feinkörnige, gelbliche Zerfallmasse (*a''*). Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

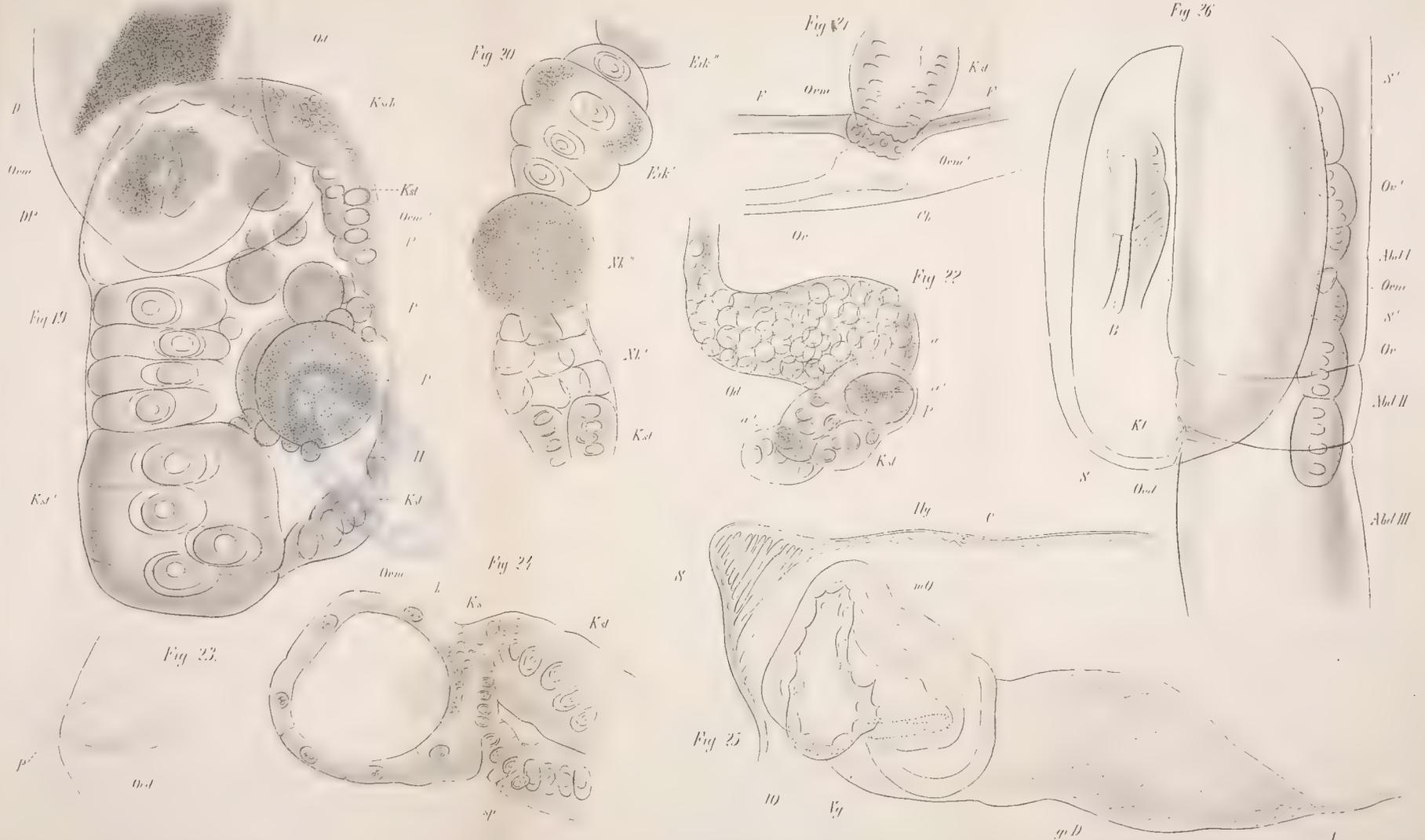
Fig. 23. Die weibliche Geschlechtspapille (*P*), durch Vorstülpung des Oviducts (*Od*) gebildet, in Profilsicht. Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 24. Keimstock und Ovarialmund (*Ovm*), letzterer aus grossen Zellen des Fettkörpers gebildet; in denselben eingebettet: die Keimscheibe (*Ks*), aus freiem Protoplasma mit zahlreichen, frei in demselben schwimmenden Kernen bestehend. Dieselbe ist hier in der Ovariallippe auf der Kante stehend zu sehen, biegt sich aber von da ab in die Tiefe so, dass mehr von der Fläche sich darstellt. *K*, Kern einer Fettkörperzelle der Ovariallippe; *sp*, Spalte zwischen den Keimsäulen des Keimstocks.

Fig. 25. Rechte Niere (Schalendrüse) einer Leptodorenlarve (Wintergeneration). Die Schale (*S*) beginnt als Hautfalte hervorzuwachsen und innerhalb der Duplicatur zieht sich die Hypodermis (*Hy*) zu feinen Fäden aus, den später chitinisirenden »Stützfasern« der Schale. Eben solche Fäden spannen sich auch zwischen der Hypodermis und den Drüsenschläuchen der Niere. *lo*, laterales Ohr der Drüse, viele dunkle, feine Körnchen in der Umgebung der Zellkerne aufweisend, *Vg*, Verbindungsgang nach dem »medianen Ohr«. Beide Theile der Drüse besitzen annähernd schon die spätere Gestalt, dagegen ist *grD*, der »gerade Drüsenschlauch« weit voluminöser und viel kürzer als im ausgebildeten Thier, und der Ausführungsgang setzt sich scharf von ihm ab, was später nicht der Fall ist. Schale und die beiden Drüsenohren sind im optischen Querschnitt, der gerade Theil der Drüse in der Flächenansicht gezeichnet, so dass man die grossen sechseckigen Zellen erkennt, welche ihn zusammensetzen. Vergrösserung HARTNACK 3/VII.







Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden.

Von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg im Breisgau.

Theil II, III u. IV.

Mit Tafel VII—XI.

Von den hier folgenden Abhandlungen II, III und IV zur Naturgeschichte der Daphnoiden¹⁾ schliesst sich die zweite unmittelbar an die früher publicirte Abhandlung über die Bildung der Winter Eier eines Polyphemiden, der *Leptodora hyalina*, an. Aus diesem Grunde habe ich sie den anderen vorangestellt. Hätte ich die drei Untersuchungen ihrer Abschlusszeit nach ordnen wollen, so würde die umgekehrte Reihenfolge herausgekommen sein, denn Nr. IV war bereits im Herbst 1875 druckfertig, wie denn die zu Grunde liegenden Versuche sämmtlich im Herbst 1874, im Winter und bis in den Sommer 1875 hinein angestellt wurden. Auch die beiden andern Abhandlungen waren schon im Winter 1875—76 vollständig niedergeschrieben und alle drei sollten ursprünglich im zweiten Heft des XXVII. Bandes dieser Zeitschrift erscheinen, als mir neue Beobachtungen wahrscheinlich machten, dass die bei der Eibildung von *Leptodora* beobachteten Resorptionserscheinungen nicht, wie ich bisher geglaubt hatte, isolirt

1) Wenn ich in der Ueberschrift für die Ordnung der Wasserflöhe den alten Namen der Daphnoidea beibehalte, statt mich des bei den Fachmännern heute gebräuchlicheren der Cladocera zu bedienen, so geschieht es nur deshalb, weil er der bei Weitem bekanntere ist. Ich unterscheide somit die Ordnung als Daphnoidea, der dann die beiden Familien der Daphnida und Polyphemida untergeordnet sind. Im Text wird übrigens auch der Ausdruck Cladocera als Synonym von Daphnoidea gebraucht werden.

daständen bei den Daphnoiden, sondern vielmehr eine weite Verbreitung und grosse Bedeutung unter ihnen besässen. Die Untersuchung der Eibildungsvorgänge wurde deshalb von Neuem aufgenommen und bestätigte diese Vermuthung.

Dadurch verzögerte sich der Abschluss des Ganzen, die Veröffentlichung musste gegen den Wunsch des verehrten Herrn Verlegers von einem Heft der Zeitschrift zum andern verschoben werden und ich hätte sie am liebsten um ein weiteres ganzes Jahr hinausgeschoben, wenn nicht an der neu durchgearbeiteten Abhandlung II die beiden anderen, längst abgeschlossenen, dran gehängt hätten und durch Tafeln und Text bereits so mit derselben verquickt gewesen wären, dass eine Abtrennung nicht mehr wohl möglich war. So wurde denn der Abdruck aller drei Untersuchungen im 4. Heft des XXVIII. Bandes (dem vorliegenden) beschlossen und ausgeführt; am 11. November 1876 ging das Manuscript nach Leipzig ab.

Ich würde diese Entstehungsgeschichte nicht erwähnen, wenn ich nicht an demselben 11. November mit einer »vorläufigen Mittheilung« von Hrn. CLAUS überrascht worden wäre, in welcher derselbe sich beilegt hat, die Resultate einer Arbeit über Polyphemiden anzukündigen. Allerdings berühren sich viele der CLAUS'schen Resultate mit den meinigen nicht, soweit sich dies aus der »vorläufigen Mittheilung« ersehen lässt, nur die Ergebnisse meiner Abhandlung III sind theilweise auch von CLAUS gefunden worden, wie es denn für einen so geschickten Untersucher kaum möglich war, die Ernährung der Embryonen durch die Mutter zu übersehen, wenn er mit den heute sich bietenden Hilfsmitteln diese Polyphemiden einer Untersuchung unterzog. Die Allgemeinheit der Erscheinung indessen, die Thatsache, dass sämtliche Daphnoiden ihre Sommer Eier in nahrungsreichem Fruchtwasser zur Entwicklung bringen, dass somit die ganze Fortpflanzungsweise mittelst Sommer Eier auf wirklicher Brutpflege beruht und die Verhältnisse der Polyphemiden nur eine Steigerung der Ernährungs-Vorrichtungen der übrigen Daphnoiden sind, wird von CLAUS nicht berührt.

So darf ich hoffen, dass auch meine Abhandlung III nicht als überflüssig betrachtet werden wird. Ihre Ergänzung wird sie in Hrn. CLAUS' Abhandlung insofern finden, als dieser auch die beiden marinen Polyphemiden in die Untersuchung gezogen hat.

Im Interesse der Wissenschaft wäre es wohl zu wünschen gewesen, dass meine und die CLAUS'sche Arbeit nacheinander, statt gleichzeitig erschienen wären. indessen lag es nicht in meiner Macht,

diese Coincidenz zu verhindern, da ich von der Absicht des Hrn. CLAUS, mir auf das gewählte Arbeitsfeld zu folgen, keine Kunde hatte. Herr CLAUS allerdings wusste aus freundschaftlichen Briefen von mir seit langer Zeit, dass ich mit ausgedehnten Untersuchungen über Daphnoiden beschäftigt war und dass ich an der Veröffentlichung derselben arbeitete. Es begreift sich indessen leicht, dass ihn dies nicht abhalten konnte, von dem gewiss schon längst gehegten Plane abzustehen, seine alten Untersuchungen über Evadne wieder nachzuuntersuchen, als er dadurch des Vortheils verlustig gegangen wäre, Einiges von dem, was mir die Arbeit inzwischen ergeben hatte, selbst zu finden und zuerst auszusprechen.

Freiburg im Br., 23. Nov. 1876.

Weismann.

II.

Die Eibildung bei den Daphnoiden.

In der ersten dieser Abhandlungen wurde die Bildung der Winter-eier bei der Gattung *Leptodora* einer eingehenden Untersuchung unterzogen, in dieser zweiten soll die Eibildung der übrigen Daphnoiden behandelt werden, um auf diese Weise zu einem Gesamtbild der betreffenden Vorgänge innerhalb dieser Thiergruppe zu gelangen.

Wohl könnte es Manchem scheinen, als ob das so manches Mal schon behandelte Thema nun endlich erschöpft sein müsse und eine abermalige Darstellung nicht mehr lohne, wer indessen sich auch nur die merkwürdigen Vorgänge vor Augen hält, welche für *Leptodora* in der ersten Abhandlung geschildert wurden, der wird zugeben, dass mindestens das Eine nothwendig war: eine Prüfung der übrigen Daphnoiden daraufhin, ob nicht auch bei ihrer Eibildung ähnliche Vorgänge eine Rolle spielen.

Es wird sich in der Folge zeigen, dass dem in der That so ist, dass das Moment der Resorption einer grösseren Menge von Keimzellen zu Gunsten der wachsenden Eizelle eine weite, wenn auch nicht eine allgemeine Verbreitung bei den Daphnoiden besitzt, dass somit hier ein bisher kaum geahnter Factor mit in Betracht kommt, dessen wahre Bedeutung nur durch eine möglichst genaue und vielseitige Feststellung seiner Erscheinungsformen sicher gestellt werden kann.

Weit entfernt, bereits abgeschlossen zu sein, wird deshalb die Eibildung der Daphnoiden auch nach den Mittheilungen, welche ich hier geben kann, noch weitere Forschung nöthig machen und in hohem Grade lohnen. Denn ich habe Vieles noch offen lassen müssen und nur an einzelnen Punkten einen vielleicht nahezu vollständigen Abschluss erreicht.

Uebrigens schien mir eine erneute Bearbeitung der Daphnoiden-Eibildung nicht nur deshalb nothwendig, weil ganz neue Gesichtspunkte dabei zu verfolgen, und neue Erkenntnisse in dieser Richtung erst zu sammeln waren, sondern auch deshalb, weil selbst das bereits Erkante nicht zugleich auch wirklich bekannt, und in Fleisch und Blut der Wissenschaft übergegangen ist.

Ganz besonders bezieht sich diese letzte Bemerkung auf die Entdeckung P. E. MÜLLER'S¹⁾, dass das Ei der Daphnoiden nicht aus einer, sondern aus je vier Keimzellen hervorgeht, also aus Keimzellgruppen, oder wie ich sie kurz nennen will aus Keimgruppen, von deren jeder eine Zelle zum Ei wird, die übrigen aber ihr als Nahrung dienen.

Die Beobachtungen dieses Forschers sind dänisch geschrieben und wenn auch von einer lateinischen »Repetitio brevis« begleitet, doch in einer Zeitschrift abgedruckt, welche eben wegen des dänischen Textes der meisten darin enthaltenen Abhandlungen eine nur sehr beschränkte Verbreitung besitzt. Darin wird der Grund liegen, warum die MÜLLER'sche Abhandlung zwar öfters citirt wird, ihr Inhalt aber, selbst in seinen wesentlichsten Punkten bis in die neueste Zeit, d. h. bis zu meiner Abhandlung über *Leptodora hyalina*²⁾ beinahe völlig unbekannt geblieben ist. In unsern besten Lehrbüchern der Zoologie war bis dahin kein Wort von der in vieler Beziehung so interessanten Eientwicklung der Daphnoiden zu lesen und selbst HUBERT LUDWIG³⁾ in seiner vortrefflichen, ganz speciell auf die Eibildung gerichteten und gerade in Bezug auf Literatur sehr umfassenden Arbeit kennt die betreffenden Angaben nicht, sondern polemisiert gegen die durch MÜLLER längst berichtigten Ansichten LEYDIG'S über die Existenz von Dotter- und Keimstöcken bei den Daphnoiden. Auch v. SIEBOLD würde gewiss nicht unterlassen haben, die schon 1868 veröffentlichten Angaben MÜLLER'S zu erwähnen, wenn er sie gekannt hätte, als er 1874 in seinen

1) Bidrag til Cladocernes Forplantnings-Historie. Naturhistorisk Tidsskrift. Kjöbenhavn 1868—69. p. 295.

2) Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Leipzig 1874.

3) Ueber die Eibildung im Thierreich. Würzburg 1874.

»Beiträgen zur Parthenogenesis« die so ganz ähnliche Follikelbildung bei Apus beschrieb.

Noch in allerjüngster Zeit hat sich CLAUS über die Eibildung der Daphniden geäussert, ohne über das von seinem Vorgänger Geleistete orientirt zu sein. Obgleich derselbe in seiner Abhandlung¹⁾ die Arbeit von MÜLLER citirt, so kann er doch keine oder nur eine sehr oberflächliche Einsicht von derselben genommen haben, da er einerseits Irrthümer vorbringt, welche MÜLLER glücklich vermieden hatte, andererseits MÜLLER zwar richtig verbessert, aber ohne die entgegengesetzte Ansicht desselben und damit die Tragweite der eigenen Beobachtung zu kennen.

Wenn nun auch ein derartiges bewusstes Ignoriren einer grundlegenden Arbeit kaum Billigung finden wird, so bin ich andererseits doch weit entfernt, den oben erwähnten Autoren einen Vorwurf daraus zu machen, dass ihnen die Existenz der MÜLLER'schen Arbeit unbekannt blieb. Vielmehr habe ich die Thatsache nur zu meiner eigenen Rechtfertigung erwähnt, wenn ich auch solche Punkte wieder berühren werde, welche schon von MÜLLER dargelegt worden sind.

Es stellt sich in diesem Fall recht eclatant wieder von Neuem heraus, ein wie grosser Verlust das freilich historisch berechtigte und unvermeidliche Aufgeben der lateinischen Sprache als Sprache der Wissenschaft für diese ist. Wenn man heute anfängt, statt wie bisher vorwiegend nur in den vier grossen europäischen Cultursprachen²⁾ auch noch in allen andern Sprachen zu schreiben, deren Völker wissenschaftlich produciren, so ist dies zwar für die Schreibenden ohne Zweifel bequemer, für die Wissenschaft aber ist es sicherlich keine geringe Schädigung. Denn sollte Jeder so viel Sprachen erlernen, als Völker wissenschaftlich produciren, so würde wenig Zeit und Kraft übrig bleiben für eigne Production. Geschieht dies aber nicht — wie es denn sicherlich mit der Zeit immer weniger ausführbar wird — so muss der Fortschritt der Wissenschaft dem Thurmbau von Babel gleichen; man wird sich nicht mehr verstehen, man wird auf der einen Seite nicht mehr wissen, was auf der andern geleistet ist. Jedenfalls wird eine ganz unnütze Kraftvergeudung die Folge sein, denn eine Ent-

1) »Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden etc.« Diese Zeitschr. Bd. XXVII, p. 362.

2) Wohl sind auch früher schon dänisch und holländisch geschriebene Abhandlungen erschienen, aber bei allen bedeutenderen Entdeckungen teilte ihnen beinahe ausnahmslos eine Publication gleichen Inhalts in deutscher, französischer, englischer oder italienischer Sprache.

deckung, welche nicht dem Gesamtbewusstsein der Wissenschaft einverleibt wird, ist so gut, wie nicht gemacht, sie muss einfach noch einmal gemacht werden.

Es kam mir somit darauf an, einmal die MÜLLER'sche Entdeckung zur Geltung zu bringen, dann aber vor Allem zu untersuchen, ob dieselbe für alle Cladoceren Gültigkeit besitze. Aus diesem Grunde untersuchte ich eine ziemliche Zahl von Arten und Gattungen aus den verschiedenen grösseren systematischen Gruppen und es wird sich im Verlauf der Untersuchung zur Genüge herausstellen, wie wichtig dies ist und wie vorsichtig man mit Analogie-Schlüssen auf diesem Gebiete sein muss.

Schon MÜLLER selbst wies darauf hin, dass der von ihm entdeckte Modus der Eibildung möglicherweise nicht allen Cladoceren zukomme, er hielt es für wahrscheinlich, dass bei den Polypheminen und bei der Gattung *Moina* nicht wie sonst je vier Keimzellen zur Bildung eines Eies verwendet werden, sondern dass eine jede Keimzelle zum Ei wird. Die Entscheidung darüber schien mir nichts weniger, als gleichgültig, denn sie versprach in doppelter Weise eine tiefere Erkenntniss der Ursachen des Keimgruppen-Modus, in physiologischer und in phyletischer Richtung. Von ersterem Standpuncte aus schien die sehr geringe Menge von Dotter, welche die Sommer Eier von *Moina* und *Polyphemus* enthalten, die Annahme MÜLLER's zu stützen; jedenfalls war man nicht berechtigt, von vornherein eine in den wesentlichen Puncten uniforme Eibildung bei allen Daphnoiden anzunehmen. Werden doch auch die Eier der Insecten theils unter Beihilfe von Nährzellen, theils aber ohne solche gebildet. Auch ist wohl anzunehmen, dass der Modus der Eibildung mittelst Keimgruppen sich aus einer einfacheren Form der Eibildung müsse entwickelt haben und man konnte die Hoffnung hegen, noch Spuren der letzteren aufzufinden.

Ich will gleich hier aussprechen, dass diese nicht mehr vorhanden sind; es giebt keine einfachere Art der Eibildung mehr bei den Daphnoiden, als die durch Keimgruppen, wohl aber giebt es complicirtere. Wie oben bereits angedeutet wurde kommen ganz analoge Resorptions-Vorgänge, wie sie früher bei *Leptodora* beschrieben wurden, auch bei andern Daphnoiden vor und sie machen dort denselben complicirten Resorptions-Apparat nothwendig, der bei *Leptodora* in so auffallender Form uns entgegentritt.

Ich beginne mit einer Darstellung vom Baue des Eierstocks und der physiologischen Bedeutung seiner Theile und lasse

darauf diejenige der Eibildung bei den einzelnen Familien und Gattungen nachfolgen.

In diesem zweiten Abschnitt sollen übrigens nicht allein die Vorgänge dargestellt werden, durch welche die Keimzelle zur Eizelle wird, sondern auch jene, durch welche die Eizelle erst zum Ei sich gestaltet: die Vorgänge der Hüllenbildung. Es wird sich dabei herausstellen, dass die Bildung von Schalen und andern Hüllen um das Ei der Daphnoiden bei Weitem nicht so uniform ist, als man allgemein annimmt, dass vielmehr das Winterei in sehr verschiedener Weise vor äussern Schädlichkeiten geschützt wird, bald durch Einschluss in einem Ephippium, bald durch grosse Derbheit und Schichtenbildung der Dotterhaut, bald durch Umbüllung derselben mit einer dicken und klebrigen Gallertschicht. Es wird sich dabei der schon oft erprobte Satz von Neuem bestätigen, dass keine Einrichtung unvermittelt entsteht, dass auch die eigenthümliche Umbildung der mütterlichen Schale zu einer schützenden Einhülle, dem Ephippium, nicht plötzlich und unvermittelt in der Phylogenese aufgetreten ist, sondern dass heute noch Daphniden leben, deren Schale, ohne eine Umgestaltung zu erfahren, den abgelegten Eiern als schützende Decke dient.

Der Eierstock der Daphnoiden.

Der Eierstock tritt bei den Daphnoiden in zwei Formen auf, die sich ohne vermittelnde Uebergänge gegenüberstehen, die sich aber ohne Schwierigkeit aus einer gemeinsamen Grundform ableiten lassen.

Bei allen Daphnoiden liegen die Eierstöcke zu beiden Seiten des Darmes mehr oder weniger genau in der Längsrichtung des Thiers und an ihrem hintern Ende entspringt der Eileiter, der überall ganz hinten in den Brutraum einmündet. Die Verschiedenheit des Baues beruht darauf, dass bei der einen Artengruppe das Keimlager im vordersten Theile des Eierstocks, bei der andern im hintersten liegt, dass somit im ersten Falle Keimlager und Oviduct die entgegengesetzten Pole des Organs bezeichnen, während sie im andern unmittelbar nebeneinander liegen.

Zu der ersten Gruppe gehört die Unterfamilie der Sidinae, zu der zweiten alle übrigen Cladoceren, also die vier Unterfamilien der Daphninae, Lynceinae, Leptodorinae und Polypheminae.

Bei beiden Ovarialformen kann man dieselben Abschnitte des Eierstocks unterscheiden.

Als Keimlager bezeichne ich hier, wie schon früher bei Leptodora den Theil, in welchem noch keine Gruppierung der Zellen einge-

treten ist, sei es nun, dass sich innerhalb desselben noch eine »Keimscheibe« unterscheiden lässt, oder nicht. Ausser bei *Leptodora* ist es mir bei keiner Daphnoide gelungen, diese letztere zu constatiren, dort aber besteht sie, wie ich mich von Neuem wieder überzeugt habe, und zwar als eine rundliche, amöbenartig ihre Gestalt ändernde Scheibe freien Protoplasma's mit sehr zahlreich eingestreuten Kernen, welche nachweislich frei in dem flüssigen Protoplasma schwimmen. Ich betone dies ausdrücklich, weil es neuerdings von CLAUS in Zweifel gezogen wird (a. a. O. p. 394). Es handelt sich hier sicherlich nicht um »frühzeitig selbstständig gesonderte Zelleinheiten«, wie durch die in Abhandlung I (p. 405 und 406) mitgetheilte Beobachtung tanzender Bewegungen dieser Kerne wohl über allen Zweifel festgestellt ist. Wohl aber gebe ich gern zu, dass das, was wir bei den übrigen Daphniden vom Keimlager sehen wirklich schon Zellen sein können, wenn es vorläufig auch noch nicht gelungen ist, den sichern Nachweis dafür zu führen, der schliesslich wohl auch nicht von sehr wesentlicher Bedeutung ist. Dass eine »Keimscheibe« nur bei der einen Gattung *Leptodora* zu finden, ist freilich auffallend genug und hätte mich längst an meiner Deutung dieses Gebildes irre gemacht, wenn ich dasselbe nicht an jedem Individuum genau in derselben Weise als integrierenden Bestandtheil des Keimlagers wiederfände und zwar stets bei jungen Thieren überfüllt mit Kernen, bei alten, am Schluss ihrer Fortpflanzungsthätigkeit angelangten nur mit spärlichen Kernen versehen.

So viel steht jedenfalls fest, dass sich bei allen Cladoceren im Keimlager eine grosse Anzahl von Keimzellen bildet, welche zuerst ohne bestimmte Anordnung eine compacte Masse darstellen, dann aber zu jenen, zuerst von P. E. MÜLLER erkannten Gruppen zusammentreten, den Keimzellgruppen oder Keimgruppen.

Diese Keimgruppen, aus deren jeder unter Umständen ein Ei hervorgeht, liegen zuerst noch unregelmässig oder wenigstens mehrzeilig geordnet nebeneinander und man kann diesen Abschnitt des Eierstocks — wie ich es früher bei *Leptodora* aus praktischen Gründen gethan habe — als Keimstock dem Keimlager gegenüberstellen. Eine scharfe Sonderung ist übrigens nicht thunlich, denn keineswegs überall präsentiren sich die jüngeren Keimgruppen so selbstständig, als ein besonderer Abschnitt des Ovariums, wie dort.

Auf den Keimstock folgt nun der Abschnitt, welcher die älteren Keimgruppen, d. h. die reifenden Eier enthält. Bei *Leptodora* stellt er sich als eine Reihe von Kammeru dar, deren jede eine Keimgruppe einschliesst, aber auch die Kammerbildung tritt durchaus

nicht überall so scharf hervor, wie dort, und so ist vielleicht der von CLAUS neuerdings vorgeschlagene Name »Eibehälter«, weil allgemeiner, für diesen Abschnitt des Ovariums dem von mir für *Leptodora* angenommenen der Kammer säule vorzuziehen. Ob das Aussehen von Kammern zu Stande kommt oder nicht, hängt lediglich davon ab, ob die dünne Ovarialscheide sich zwischen die einzelnen reifenden Keimgruppen einsenkt oder nicht; eine wirkliche Follikelbildung mit geschlossener Epithelschicht wie bei den Insecten kommt hier nirgends vor.

Der Unterschied zwischen den Ovarien der ersten und der zweiten Art besteht nun lediglich in der Richtung, in welcher die drei Hauptabschnitte des Eierstockes aufeinander folgen. Bei den einen (*Sidinen*) bildet das Keimlager den vordersten Abschnitt, darauf folgt der Keimstock, weiter nach hinten und zu hinterst der Eibehälter. Letzterer grenzt somit unmittelbar an den Eileiter, und die reifen Eier können ohne Schwierigkeit ihren Weg in den Brutraum nehmen.

Bei der Mehrzahl der Cladoceren aber folgen sich diese Abschnitte in umgekehrter Richtung: zu hinterst das Keimlager, davor der Keimstock und ganz vorn der Eibehälter. Da nun auch hier der Eileiter sich an das Hinterende des Eierstockes ansetzt, so müssen die reifen Eier durch oder neben dem Keimstock und Keimlager vorbei sich quetschen und so den Oviduct gewinnen, wie ich dies bei *Leptodora* des Näheren auseinander gesetzt habe.

Beide Eierstocksformen lassen sich nicht auseinander, sondern nur aus einer gemeinschaftlichen Grundform ableiten und diese liegt uns heute noch in den Ovarien der Embryonen und ganz jungen Thiere vor. Sowohl bei *Sidinen*, als bei allen anderen Cladoceren wird das Ovarium als ein kleiner ovaler oder länglicher Körper angelegt, an dem noch keinerlei Abschnitte zu unterscheiden sind. P. E. MÜLLER hat bereits das Ovarium von *Leptodora*-Embryonen als einen ovalen Körper aus protoplasmatischer Grundsubstanz mit eingestrenten Kernen bestehend beschrieben und ich kann seine Angabe für *Leptodora* bestätigen und hinzufügen, dass bei *Sida* (Fig. 48 A) das Organ sich nur durch die länger gestreckte Gestalt von *Leptodora* unterscheidet, sowie bei *Daphnia Pulex* (Fig. 48 B) durch eine spindelförmige Gestalt. Feine Fäden befestigen das Vorder- und Hinterende des Organs an die Haut, aus dem hintern Faden bildet sich der Eileiter. Ich lasse ganz die Frage bei Seite, ob die Kerne des jugendlichen Ovariums nur scheinbar frei sind oder ob bereits Protoplasmahöfe sich um sie abgespalten haben, jedenfalls fehlt noch jede Bildung von Keimgruppen, es existirt also vom Eierstock nichts als das Keim-

lager. Von dieser gemeinsamen Grundform entwickeln sich nun die beiden Eierstocksarten der Daphniden dadurch, dass bei den Sidi-
nen die Bildung der Keimgruppen am hinteren Ende dieses primären
Eierstocks vor sich geht, bei den übrigen am vorderen, bei den
ersten kommt Keimstock und Eibehälter hinter das Keimlager, bei
letzteren vor dasselbe zu liegen. Da nun der Oviduct stets seine Lage
am Hinterende des Organes beibehält, so kommen bei allen Clado-
ceren, mit Ausnahme der Sidinen, Keimlager und Eileiter neben
einander zu liegen und die Folge davon ist jener bereits erwähnte un-
ständlichere Ausleitungs-Mechanismus.

Diese constante Lage des Eileiters kann ihren Grund nur in der
Nothwendigkeit haben, dass die Eier von hinten her in den Brutraum
einströmen. Ueberall, bei den verschiedensten Cladoceren-Formen
mündet der Eileiter am hinteren Ende des Brutraumes, unmittelbar
vor der Verschlussvorrichtung desselben. Warum dies so sein muss,
ist mir nicht ganz klar geworden, doch hängt es vielleicht mit der
langen wurstförmigen Gestalt der frisch eintretenden Eier zusam-
men, die fast die ganze Länge des Brutraumes in Anspruch nimmt
und eine in der Mitte des Brutraumes gelegene Mündung verbietet,
während dieselbe ganz vorn zwar der Ausdehnung der Eier Raum
bieten könnte, allein das unmittelbar davor gelegene Herz während des
Eidurchtrittes störend beeinflussen würde. Ohnehin liesse sich nicht
einsehen, wie eine vordere Mündungsstelle durch allmälige Um-
wandlung gewonnen werden könnte, wenn die mittlere für den Ei-
durchtritt unbrauchbar ist.

Die auffallendste Eigenthümlichkeit des Daphnoidenovariums liegt
in der Bildung jener Keimgruppen, welche — wie ich schon
in Abhandlung I angegeben habe — nirgends fehlen und über-
all aus je vier Zellen bestehen, von denen bei allen mir
bekannten Cladoceren stets die dritte (vom Keimlager aus
gerechnet) zum Ei wird¹⁾.

1) Wenn CLAUS (p. 390) mir die Meinung zuschreibt, die zweite Zelle jeder
Keimgruppe, nicht die dritte, wie MÜLLER angiebt, werde zum Ei, so beruht dies
auf dem Missverstehen einer vereinzelt Stelle meiner Abhandlung über Bau und
Lebensw. der Leptodora. Es heisst nämlich dort (p. 399): »die zweite Zelle vom
blinden Ende des Ovariums aus gerechnet« werde zum Ei; das blinde
Ende ist nun natürlich das dem Eileiter entgegengesetzte, dieses enthält aber bei
Leptodora nicht das Keimlager; die zweite Zelle vom blinden Ende aus ge-
rechnet ist die dritte vom Keimlager aus, ich stimme also genau mit der
Angabe MÜLLER's überein. Uebrigens gebe ich gern zu, dass diese Zählung vom
blinden Ende her ungeschickt ist, gerade eben wegen der verschiedenen Lage des

Kaum minder eigenthümlich ist dann ferner die Rolle, welche das Epithel des Eierstockes spielt. Dieses Epithel ist bisher theils gänzlich überschen, theils doch verkannt worden, und dies rührt einfach daher, dass es nur sehr ausnahmsweise in der Form eines gewöhnlichen Epithels auftritt, sondern entweder in Form kleiner, höchst unscheinbarer, zerstreut der cuticularen Ovarialscheide ansitzenden Zellen, oder aber in Gestalt mächtiger Blasen, deren blosses Aussehen nicht wohl auf die Vermuthung führen kann, dass man es mit einem Eierstocks-Epithel zu thun habe. Beide Formen gehen aber auseinander hervor und dieselbe Zelle, welche zuvor ein unscheinbarer Lückenfüller zu sein schien, schwillt später zu einer grossen Blase an, um noch später wieder in die ursprüngliche Kleinheit zurückzusinken.

In der kleinen Form sind diese Epithelzellen bisher ganz überschen worden, in der That gelingt es auch nur sehr selten am Ovarium des lebenden Thieres, welches halb reife oder nahezu reife Eier beherbergt, eine Epithelzelle oder vielmehr deren kleinen Kern zu sehen. Erst durch Zusatz von Reagentien (schwache Essigsäure) erkennt man, dass der structurlosen Hülle hier und da zerstreut kleine, rundliche oder geschweifte Zellen ansitzen mit kleinem, ovalem, wandständigem Kern. Ganz so, wie ich dies für das Ovarium von *Leptodora* beschrieben habe, verhält es sich bei allen Daphnoiden in dem erwähnten Stadium der Eientwicklung: die Epithelzellen beschränken sich auf die kleinen Lücken und Spalträume, welche zwischen den eng aneinander gepressten Zellen der Keimgruppen und der Ovarialscheide übrig bleiben; daher auch ihre unregelmässige, geschweifte und einseitig zugespitzte Gestalt, sie sind gewissermassen Abgüsse jener Lücken.

So unbedeutend aber die Rolle zu sein scheint, welche diese Epithelzellen spielen — scheinen sie doch nichts weiter zu sein, als Lückenfüller — so wichtig werden dieselben zu gewissen andern Perioden der Eibildung und zwar in doppelter Weise.

Für die erste Art ihrer Functionirung giebt die Gruppe der *Daphninae* das auffälligste Beispiel. Bei der Gattung *Daphnia* ist auch die Erscheinung, welche das Epithel hervorruft, bekannt genug, aber sie ist irrig gedeutet worden, wie ich glaube, und zwar sowohl in morphologischer, als in physiologischer Hinsicht. Sobald nämlich die den ganzen Eierstock nach vorn hin vollständig ausfüllenden reifen Eier in den Brutraum übergetreten sind, beginnt für die Epithelzellen eine ganz

Keimlagers; die Stelle ist in der That auch nur aus Versehen so stehen geblieben, während ich in allen andern Angaben stets vom Keimlager aus gerechnet und stets die dritte Zelle jeder Keimgruppe als Eizelle bezeichnet habe.

neue Thätigkeit, sie fangen an, sich mächtig auszudehnen und verwandeln sich in äusserst kurzer Zeit in grosse, wasserklare Blasen, welche bald rundlich, bald polygonal abgeplattet, wie Seifenblasen sich übereinander schichten. Man findet dann den Eierstock nicht viel kleiner, wie vorher, aber in seinem ganzen vordern und bei weitem grössten Theile mit diesen blasigen Zellen angefüllt.

Dem Aussehen nach sind diese Zellen längst bekannt, es sind dieselben Gebilde, welche LEYDIG für den »Dotterstock« hielt und ganz getreu abbildete¹⁾, während P. E. MÜLLER sie als blasiges Bindegewebe (*tela conjunctiva vesiculosa*) bezeichnete. Auch CLAUS beschreibt sie neuerdings und giebt sie im Bilde wieder. Wenn er sie indessen für »mächtig vergrösserte degenerirte Kerne mit aufgelöstem verflüssigtem Kernkörper« erklärt²⁾, so möchte sich diese Ansicht wohl kaum als haltbar erweisen. Kerne, die für sich allein ein Gewebe darstellen, sind bis jetzt wenigstens in der Histologie unbekannt gewesen. Es ist dabei vor Allem übersehen, dass diese Blasen selbst einen ganz regulären, wenn auch kleinen, wandständigen Kern enthalten, der rundlich oder oval gestaltet ist und einen, die Gestalt des Kernes wiederholenden Nucleolus enthält. LEYDIG hat dies bereits richtig gesehen (a. a. O. Taf. II, Fig. 15); am lebenden Thier lässt es sich nur selten erkennen (nur bei ganz durchsichtigen Arten, z. B. bei *Daphnia hyalina* Leyd.), sehr wohl aber nach Zusatz von Essigsäure. Es kann, glaube ich, kein Zweifel darüber bestehen, dass die Blasen des entleerten Eierstocks nichts Anderes sind, als die gewaltig aufgeschwollenen Epithelzellen; diese Zellen besitzen in hohem Grade die Fähigkeit, sich mit Flüssigkeit zu imbibiren, wie dies früher schon bei Gelegenheit der Nährkammerbildung von *Leptodora* dargethan wurde. Ob diese Eigenschaft sie von anderen Epithelzellen abscheidet, darf wohl bezweifelt werden, da alle die Fähigkeit der Resorption in hohem Maasse besitzen und es möchte hier wohl mehr von den Druckverhältnissen im Innern des Ovariums abhängen, dass die Imbibition einen so hohen Grad erreichen kann, als von besonderen, diesen Epithelzellen vor anderen zukommenden Eigenschaften. Jedenfalls ist es bei *Leptodora* vollkommen sicher zu stellen, dass das kleine Plattenepithel der Ovarialscheide allmählig zu den Blasen anschwillt, dass beide also identische Gebilde sind.

Uebrigens treten die Epithelzellen in dieser blasigen Form nicht etwa bloß nach der jedesmaligen Entleerung des Eierstocks von reifen

1) Naturgeschichte der Daphniden, Taf. II, Fig. 15.

2) a. a. O. p. 392.

Eiern auf, sondern wie CLAUS neuerdings richtig angegeben hat, auch schon bei der ersten Erzeugung von Eiern im jungen Thier.

Wenn ich aber auch der Darstellung, welche CLAUS von dem ersten Erscheinen dieser Blasen, ihrem Wachsthum und der Vermehrung ihrer Anzahl gegeben hat, beistimmen kann, so vermag ich doch wieder nicht mit ihm einerlei Meinung zu sein in Bezug auf die Function dieser Zellen.

CLAUS sieht die Bedeutung des »blasigen Gewebes« vornehmlich darin, dass dasselbe »die leichte Verschiebbarkeit und Beweglichkeit der Eikörper ermöglicht, das Fortrücken von Wintereiern neben einer grossen Zahl vorausliegender unreifer Eikörper (-Keimgruppen) und wiederum die Austreibung am hinteren Abschnitt des Ovariums in den Brutraum unterstützt« (a. a. O. p. 394).

Das Letztere kann wohl deshalb nicht stattfinden, weil das »blasige Gewebe« nicht mehr vorhanden ist, sobald reife Eier im Ovarium vorhanden sind. Vielmehr sind dann — wie sogleich näher ausgeführt werden soll — die Epithelzellen wieder auf kleine Lückenfüller zusammengeschrumpft. Was aber die »leichte Verschiebbarkeit und Beweglichkeit der Eikörper« betrifft, so darf nicht übersehen werden, dass es Arten gibt, bei welchen ein »blasiges Gewebe« in der Art wie bei *Daphnia* gar nicht vorkommt, so bei *Sida*, *Daphnella*, *Leptodora*, *Polyphemus*. Auch »das Fortrücken von Wintereiern neben einer grossen Zahl vorausliegender unreifer Eikörper« kann keine Stütze der vermutheten mechanischen Functionirung des »blasigen Gewebes« abgeben, so plausibel auch auf den ersten Blick eine solche Auffassung zu sein scheint, und so richtig die dieser Deutung zu Grunde liegende Thatsache auch ist, dass nämlich bei gewissen Daphniden stets »unreife Eikörper« vor der Wintereigruppe liegen und dem Wachsthum der Eizelle im Wege zu stehen scheinen. Wie aus der unten folgenden Schilderung der Wintereibildung bei den Gattungen *Daphnia* und *Moina* hervorgehen wird, findet nämlich ein solches Vorbeidefiliren des wachsenden Wintereies an oder neben den davor gelegenen »unreifen Eikörpern« gar nicht statt; diese letzteren lösen sich vielmehr auf und dienen zur Ernährung der Wintereizelle oder besser »Wintereigruppe«.

Am sichersten erkennt man die wahre Bedeutung der blasigen Epithelzellen, wenn man ihre Entwicklung verfolgt. Im Ovarium des reifen Embryo fehlen sie noch vollständig. Sehr bald aber nach der Geburt fangen sie an, sich bei *Daphnia* und Verwandten zu entwickeln und zwar vor dem Keimlager. Das Ovarium verlängert sich

nach vorn, nicht aber durch blosse Vergrösserung des Keimlagers, sondern wesentlich durch Entstehung blasiger Epithelzellen, welche rasch heranwachsen und dann die Hälfte oder selbst mehr des Ovariums bilden, wie dies CLAUS ganz richtig abbildet (a. a. O. Fig. 16). Nun gruppieren sich die Zellen des Keimlagers zu Keimgruppen, welche sich vom Keimstock lösen und theils durch ihre eigene Volumzunahme, theils aber dadurch, dass hinter und über ihnen ebenfalls Epithelzellen anschwellen, mitten in die blasigen Zellen hineingeschoben werden (CLAUS: Fig. 18 u. 19). Einige Zeit hindurch wachsen dann beide Theile und die Epithelzellen erreichen zuletzt, wie bekannt, eine sehr bedeutende Grösse. Dann aber tritt Stillstand ein, sei es aus inneren Wachstumsgesetzen, sei es, weil der Raum zu weiterer Ausdehnung fehlt, und nun wachsen nur noch die reifenden Eigruppen und in dem Maasse, als sie immer stärker anschwellen, drängen sie das blasige Gewebe mehr und mehr zusammen, und in Ovarien mit reifen Eiern findet sich niemals mehr eine Spur von den Blasen, sie sind vielmehr alle bis zu vollständiger Unsichtbarkeit zusammengeschrunpft, und der gesammte Raum, der vorher von ihnen eingenommen wurde, wird jetzt von den Eiern erfüllt.

Dass sie aber nicht vollständig zerstört, sondern in geschrumpftem Zustande noch vorhanden sind, beweist der vorhin schon angeführte Umstand ihres Wiedererscheinens unmittelbar nach der Entleerung der Eier. Sie müssen sich also sofort wieder mit Flüssigkeit füllen, sobald der übermächtige Druck aufhört, der vorher auf ihnen lastete.

Nun spielen sie wieder genau die Rolle, wie vorher bei der ersten Eibildung. Eine Anzahl von Keimgruppen (bei der Bildung von Sommer-eiern) löst sich vom Keimstock los und rückt allmählig zwischen den blasigen Zellen vorwärts, nicht immer in geschlossener Colonne, häufig auch ganz zerstreut (Fig. 13 u. 15). Die Keimgruppen wachsen nun, und es ist bekannt genug, wie rapide sie wachsen, und in demselben Maasse schrumpfen die blasigen Zellen wieder zusammen. Darf man nun daran denken, dass die Flüssigkeit, welche diese Epithelzellen enthalten, Blutplasma ist oder doch in seiner Zusammensetzung dem Blute nahe kommt, wie könnte man sich da des Gedankens erwehren, dass es sich um einen Ernährungsvorgang handelt, dass die blasigen Zellen bestimmt sind, Blutplasma herbeizuschaffen und an die wachsenden Keimzellen wieder abzugeben?

Auch CLAUS hat nicht ausschliesslich eine mechanische Bedeu-

tung der blasigen Zellen in's Auge gefasst, er erwägt den Gedanken, ob man nicht dem »grossblasigen Gewebe« des Eibehälters bei der Dotterbereitung eine wesentliche Rolle zuschreiben könne und streift damit insofern an die hier vertretene Auffassung, als diese ja auch den blasigen Zellen eine nutritive Bedeutung zuschreibt. »Man würde sich etwa vorstellen, dass dasselbe die Ueberführung der Dottersubstanz und insbesondere des Fettes aus den Säften in den Eikörper vermittele und Anhaltspuncte für diese Auffassung in dem Auftreten von Fettkugeln theils zwischen den Blasen, theils in der Flüssigkeit der Blasen selbst finden« (p. 394).

Wenn CLAUS diesen Gedanken wieder verwirft, so thut er es, wie mir scheint, mit Recht. In dieser Weise, d. h. als Drüsenzellen, welche Stoffe aus dem Blute abscheiden, wie sie zur »Dotterbereitung« erforderlich sind, functioniren die blasigen Epithelzellen wohl schwerlich. Allerdings finden sich zuweilen auch feste Stoffe in ihnen, und ich war selbst früher geneigt, diese als Abscheidungen der Zellen zu betrachten. Dies wäre indessen nicht richtig, denn wo kugelförmige oder anders gestaltete Ballen proteinhaltiger Substanzen oder feinkörnige Flocken eben solcher Stoffe, oder endlich Fetttropfen in den blasigen Epithelzellen sich vorfinden, da sind sie nicht aus dem Blute abgeschieden, sondern sie rühren von der Auflösung einer Keimzellengruppe her, wie solche später noch nähere Darstellung finden wird. Bei der Sommereibildung von *Daphnia*, welche das grossblasige Gewebe am schönsten aufweist, findet man keine festen Theile in den blasigen Zellen, vielmehr nur klare durchsichtige Flüssigkeit und dies nicht nur zu einer gewissen Periode der Eibildung, sondern vom Anfang derselben bis zum Heranwachsen der reifen Eier und dem damit verbundenen Schwinden der Blasenzellen. Wohl werden Stoffe in fester Form abgeschieden und in der Umgebung des Ovariums abgelagert, gewissermassen aufgespeichert, hauptsächlich Fett, wohl hat es auch häufig den Anschein, als lägen diese, bei *Daphnia magna* z. B. gelbrothen Fettkugeln im Ovarium selbst, zwischen oder in den blasigen Zellen, aber so täuschend dieser Anschein auch oft sein kann, in Wahrheit ist es immer nur das den Eierstock eng umspinnende Gewebe des Fettkörpers, welches diese Stoffe enthält und zwar zu ganz bestimmten Perioden der Eibildung in ganz besonderer Menge.

Ich glaube, dass das blasige Gewebe (Epithel) bei der Sommereibildung von *Daphnia* und Verwandten, wahrscheinlich auch noch bei vielen anderen Daphniden die Rolle eines Ernährungsapparates spielt, aber nicht dadurch, dass es Stoffe aus dem Blute

abscheidet und in sich aufspeichert, sondern einfach dadurch, dass es Blut ansaugt, sich mit Blut füllt.

Allerdings lässt es sich nicht erweisen, dass der flüssige Inhalt der Blasen wirklich Blutplasma ist und nicht etwa reines Wasser. Aber abgesehen von der geringen Wahrscheinlichkeit der letzteren Vermuthung lässt sich die nutritive Bedeutung des »blasigen Gewebes« noch von anderer Seite her höchst wahrscheinlich machen.

Ich habe schon erwähnt, dass nicht bei allen Daphnoiden das Epithel diese exquisit blasige Beschaffenheit annimmt und kann noch hinzufügen, dass auch die Bildung der ersten Wintereier gerade bei solchen Cladoceren ohne Hilfe grossblasiger Zellen erfolgt, bei deren Sommerbildung sie am stärksten entwickelt sind: bei einzelnen Daphniinae (Moina). Dies scheint gegen meine Deutung zu sprechen, denn wenn ein solcher Apparat für die Ernährung der Eier nothwendig ist, so müsste er sich überall finden, so möchte man denken.

Fasst man aber die Verhältnisse näher ins Auge, so kommt man zu einem anderen Resultat.

Was zuerst das Fehlen des grossblasigen Gewebes bei gewissen Cladoceren angeht, so stellt sich heraus, dass dasselbe zusammenfällt mit gewissen Eigenthümlichkeiten in der anatomischen Lagerung des Ovariums.

Das grossblasige Gewebe (in der Art, wie es bei *Daphnia* und *Moina* vorkommt) fehlt bei den Gattungen *Polyphemus* und *Leptodora*; bei der ersteren habe ich überhaupt niemals blasig geschwelltes Epithel beobachtet, bei der letzteren kommt es nur in der nachher zu besprechenden Form eines Resorptionsapparates vor. Bei Beiden nun besitzt der Eierstock eine ganz eigenthümliche Lage, er liegt nämlich ganz frei, unbeengt von anderen Organen und schwimmt so gewissermassen frei im Blutstrom.

Umgekehrt finden wir dagegen in der ganzen Familie der Daphniinae, bei welcher das blasige Gewebe seine höchste Ausbildung erreicht, das Ovarium in seiner ganzen Länge zwischen Darm und Muskulatur eingeklemmt, jedenfalls also nur von einem sehr schwachen und dünnen Blutstrom umspült.

Es leuchtet ein, dass bei *Polyphemus* und *Leptodora* ein besonderer Apparat für Zuleitung von Blut zu den wachsenden Keimzellen überflüssig war, während andererseits die Annahme nahe liegt, dass bei der zweiten Gruppe ein so rasches Wachsthum der Keimzellen, wie es thatsächlich stattfindet, wohl erst durch Beigabe eines solchen Apparates möglich wurde, der wie ein Schwamm das Blutplasma von allen

Seiten her ansaugt, um es dann — wahrscheinlich auf den Druck der wachsenden Keimzellen hin — an diese wieder abzugeben.

Mit dieser Auffassung verträgt es sich sehr wohl, dass wir bei nahestehenden Gattungen ein ganz verschiedenes Verhalten finden. So kommt bei der marinen Polyphemiden-Gattung *Evadne*, nach den Abbildungen P. E. MÜLLER's zu schliessen, ein sehr exquisites blasig aufgequollenes Eierstockepithel vor, denn ich glaube nicht zu irren, wenn ich nach Lage und Aussehen des von diesem Beobachter als besonderer Theil des Thieres beschriebene »Organum vesiculosum« für eine Reihe mächtig angeschwollener, blasiger Eierstocks-Epithelzellen halte, welche hier sich bis in den grossen Blutsinus hinein erstrecken, welcher das Herz einschliesst und welcher hier eine noch grössere Ausdehnung besitzt, als bei *Bythotrephes*. *Evadne* ist mir aus eigener Anschauung nicht bekannt, der MÜLLER'schen Abbildung nach (a. a. O. Tab. VI, Fig. 11) muss aber hier das Ovarium eng eingepresst liegen zwischen Darm und Muskulatur, so dass es sehr erklärlich wäre, warum hier die Epithelzellen zu so auffallend grossen Blutansaugern sich entwickelt haben.

Volle Sicherheit über diesen Fall kann natürlich nur die erneute Untersuchung geben, dass jedoch die Ansicht MÜLLER's, nach welcher das »Organum vesiculosum« gewissermassen als Balancirstange dienen und die Embryonen und Eier in der Mitte des Brutsackes erhalten soll, damit der Körper des Thieres dadurch das Gleichgewicht wahre (a. a. O. p. 239), wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, glaube ich auch jetzt schon behaupten zu dürfen.

Man kann ohne Zweifel dieser Auffassung vom Functioniren des »grossblasigen Gewebes« manche Einwürfe machen, aber von allen scheinbar widersprechenden Thatsachen habe ich doch keine gefunden, die sich nicht auflösen und bis zu einem gewissen Punct in Harmonie bringen liesse.

So könnte man fragen, warum denn in der Familie der Sidiiden, die doch im Ganzen den Daphninae sehr ähnlich gebaut sind, das Epithel nicht als blutsaugender Apparat auftritt, oder auch warum nicht bei *Bythotrephes*, einer Gattung, deren Eierstock dicht eingeklemmt liegt zwischen dem Darm und der gerade hier aussergewöhnlich mächtig entwickelten Muskulatur der Raubbeine?

Darauf ist zuerst zu antworten, dass durchaus nicht jede vortheilhafte Einrichtung sich bei allen Mitgliedern einer Thiergruppe vorzufinden braucht, dass sogar bei nahe verwandten Gattungen anatomische Verschiedenheiten des übrigen Körpers bei der einen das Entstehen

einer solchen Einrichtung verbieten konnten, welche bei der anderen ganz wohl möglich war.

Dieser Fall scheint mir bei *Bythotrephes* vorzuliegen. Der Raum, in welchem hier der Eierstock liegt, ist ungewöhnlich stark von beiden Seiten her eingeengt und da zugleich auch der Ausdehnung des Organs in die Länge Schranken gesetzt sind durch die Kürze des ganzen Rumpfes, so lässt es sich wohl begreifen, dass hier einfach der Platz fehlte für Anbringung des voluminösen grossblasigen Gewebes. Sind doch selbst die Eier von *Bythotrephes* ungewöhnlich klein und auch der Zahl nach sehr beschränkt, und die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Art würde deshalb ohne Zweifel weniger rapide vor sich gehen, als bei anderen Daphniden, beständen nicht andere Einrichtungen, welche — wie später gezeigt werden soll — das Heranwachsen der Jungen wesentlich fördern.

Ueberhaupt darf nicht vergessen werden, dass das blutansaugende Gewebe durchaus keine unerlässliche Bedingung für die Eibildung solcher Arten zu sein braucht, deren Ovarien nur von einem schwachen Blutstrom bestrichen werden. Nur wird die Eibildung langsamer vor sich gehen, wenn die Blutzufuhr eine schwächere ist. Der Besitz des »blasigen Gewebes« ist ein bedeutender Vorschub für die Schnelligkeit der Eibildung, aus dem Fehlen desselben kann aber nicht auf die Unrichtigkeit der hier vertretenen Anschauung von seiner physiologischen Bedeutung geschlossen werden.

Was nun den anderen, scheinbar nicht stimmenden Fall angeht, so erklärt sich das Fehlen des blutansaugenden Gewebes bei den Sidi-
nen (*Sida*, *Daphnella*, *Latona* und — nach der Abbildung P. E. MÜLLER's auch *Holopedium*) dadurch, dass die Ovarien hier trotz der scheinbar ganz gleichen Lagerung, wie bei den Daphninen, dennoch in einem geräumigeren Blutsinus gelegen sind, wie man besonders in der Rückenansicht bei *Sida* und *Daphnella* deutlich erkennen kann.

Um schliesslich auch noch den letzten Einwurf zu berühren, den ich vorzubringen wüsste: das Fehlen der blutansaugenden Zellen bei der Winterei-
bildung gewisser Gattungen, so glaube ich dieses einfach dadurch erklären zu können, dass es bei der Bildung von Wintereiern überhaupt nicht auf Schnelligkeit ankommt. Es bleibt sich gleich, ob das Winterei einen Tag früher oder später fertig wird, da es sich doch erst nach Wochen oder Monaten zum jungen Thier entwickelt, bei der Bildung von Sommereiern hingegen rückt jede Stunde, um die das Ei früher in den Brutraum gelangt, auch die Geburt des jungen Thieres und damit die Hervorbringung einer dritten Generation um eben so viel

vor, und verbessert somit die Aussicht auf massenhaftes Hervorbringen von Individuen und damit auf Erhaltung der Art.

Uebrigens fehlt das blutansaugende Epithel nur bei einzelnen Gattungen aus der Gruppe der Daphninae, und auch bei diesen nur bei der ersten Hervorbringung von Eiern. Man kann auch dann ganz bestimmt nachweisen, warum dasselbe fehlt — einfach aus Mangel an Raum, wie bei der Gattung *Moina* im Näheren gezeigt werden soll; bei der zweiten Eiproduction, d. h. wenn das betreffende Individuum eine bedeutendere Grösse erlangt hat, tritt auch das »blasige Gewebe« auf.

Ich erwähnte oben, dass das Epithel des Eierstocks in doppelter Weise eine wichtige Rolle bei der Eibildung spiele. Die erste Art seiner Functionirung wurde soeben dargelegt, es vermittelt die Blutzufuhr zu den wachsenden Keimzellen, die andere ist wohl in ihrer Bedeutung noch höher anzuschlagen, denn das Epithel ist es, welches auch die Zufuhr gelösten Protoplasma's vermittelt.

Dass eine solche für die Eibildung unter Umständen nothwendig sein kann, suchte ich in der ersten dieser Abhandlungen darzutun; ich suchte zu zeigen, dass ein Winterci bei der Gattung *Leptodora* sich niemals aus einer einzelnen Keimgruppe, geschweige denn aus einer einzelnen Keimzelle bilden könne, dass vielmehr zur Bildung eines Eies je zwei vierzellige Gruppen gehören, von denen die eine sich vollständig zu Gunsten der anderen auflöst. Ich habe gezeigt, dass es die Epithelzellen sind, welche diese Auflösung in einer sehr merkwürdigen Art vermitteln, dass sie zu schwellen anfangen, sobald die benachbarte Keimgruppe sich aufzulösen beginnt, dass dann das Protoplasma der Keimzellen amöbenartig in die Epithelzellen einwandert, sich dort auflöst und die Epithelzellen zu beträchtlicher Grösse anschwellen macht. Sie vereinigen sich dann zu geschlossener Lage und umgeben nach Art eines gewöhnlichen Follikelepithels die in Auflösung begriffene Keimgruppe, um am Ende, wenn sie alles vorhandene Protoplasma aufgenommen haben, dasselbe in flüssigem Zustande an die benachbarte Eizelle abzugeben und wieder zu ihrer früheren Unscheinbarkeit zusammenzuschrumpfen. Die Epithelzellen vermitteln also hier die Auflösung und völlige Aufsaugung derjenigen Keimzellen, welche — unfähig selbst ein Ei auszubilden — als Nährmaterial für eine andere Keimgruppe dienen sollen.

Wie ich oben bereits andeutete, kommt nun dieser Vorgang keineswegs blos bei *Leptodora* vor, sondern hat eine sehr weite Verbreitung. Es wird sich aus dem Folgenden ergeben, dass bei vielen Daphniden die Auflösung ganzer Keimgruppen ein nothwendiger und unerlässlicher Vorgang der Eibildung ist, und überall

wo derselbe eintritt, ist es das Epithel, welches die Auflösung vermittelt, ja selbst bei pathologischen Processen der regressiven Entwicklung, wie sie z. B. in Folge von Nahrungsentziehung eintreten, spielt ohne Ausnahme das Eierstocksepithel die Rolle eines aufsaugenden Apparates.

Nach dieser allgemeinen Darstellung vom Bau des Eierstocks und der Bedeutung seiner Theile wende ich mich zum Vorgang der Eibildung und werde denselben der Reihe nach bei den verschiedenen Gruppen der Cladoceren zu schildern versuchen.

I. Familie der Daphninae.

Alle Daphninae besitzen diejenige Form von Ovarium, bei welcher das Keimlager ganz hinten, nahe dem Ausführungsgang liegt. Dieser selbst ist bei keiner der hierher gehörigen Gattungen direct deutlich wahrzunehmen, man erkennt ihn nur im Moment der Eientleerung. Bei allen bildet sich das Ei aus der dritten Zelle einer Keimgruppe, bei allen spielt das Eierstocksepithel eine bedeutende Rolle und zwar sowohl bei der Bildung von Sommer- als bei der von Wintereiern.

4. Die Gattung *Daphnia*.

Der Eierstock von *Daphnia* wurde schon von LEYDIG im Ganzen richtig abgebildet, wenn man davon absieht, dass der Zeichnung eine irrige Deutung der Theile zu Grunde lag und dass die Vereinigung von je vier Keimzellen zu einer Keimgruppe damals noch unbekannt war. Erst in der MÜLLER'schen Arbeit wurde dieses Verhältniss klar gelegt und in einer nach *Daphnia galeata* entworfenen Zeichnung dargestellt (a. a. O. Tab. XIII, Fig. 48). Auf dieser hat die Dotterbildung bereits begonnen, feine Dotterkugeln und je ein grosser Oeltropfen sind abgeschieden, und die Eizelle überragt an Volumen bereits bedeutend die drei sie einschliessenden Nährzellen; drei solcher Keimgruppen sind vorhanden, es handelte sich also um die Bildung dreier Sommereier.

Für die Bildung der Sommereier ist diese Abbildung in der That völlig richtig und CLAUS irrte, wenn er bei *Daphnia magna* zu finden glaubte, dass in jeder der vier Zellen sich Dotter bilde. Allerdings hat es oft in der späteren Zeit der Eibildung, wenn die Nährzellen schon bedeutend geschrumpft sind, sehr täuschend den Anschein, als lagen Dotterkugeln auch in ihnen, dies rührt aber daher, dass die Eizelle mit Beginn der Dotterabscheidung die Nährzellen nach oben (dorsal) drängt und zugleich unter ihnen hinaufwächst; es hält dann oft sehr schwer, die Grenzen der Nährzellen zu erkennen, ich habe

nich aber bei *Daphnia Pulex*, *Hyalina*, *Magna* und *Longispina* zur Genüge überzeugt, dass niemals auch nur ein Minimum von Dotter in den Nährzellen entsteht, dass immer nur eine von den vier Zellen Dotter in sich abscheidet und zum Ei wird.

Ueber die Rolle, welche das Epithel dabei spielt, wurde oben gesprochen und ich bemerke nur, dass bei dem normalen Verlauf des Processes der Sommereibildung die blasig angeschwollenen, meist enorm grossen Epithelzellen keinerlei feste Stoffe ein- oder zwischen sich schliessen, vielmehr nur Flüssigkeit — nach meiner Auffassung: Blutplasma. Auch keine Fetttropfen finden sich in ihnen, wohl aber werden solche in grosser Menge in dem Bindegewebe abgeschieden, welches den vorderen Theil des Ovariums netzartig umspinnt, und es ist mir aufgefallen, dass diese Fettablagerung genau zusammenfällt mit der Periode der Dotterbildung in den Eizellen, sowie dass die Farbe der Fetttropfen genau stimmt mit der der sog. Oeltropfen der betreffenden Eier. Bei *Daphnia magna* und *longispina* sind diese orangeroth, und unmittelbar vor ihrem ersten Auftreten in der Eizelle erscheinen sie kleiner, aber sehr zahlreich in dem umspinnenden Bindegewebe, um etwas später, wenn die »Oeltropfen« in der Eizelle abgeschieden sind, wieder zu verschwinden oder doch bedeutend reducirt zu werden. Es scheint also, dass dieses Fett zuerst vom Bindegewebe, welches ganz identisch ist mit Fettkörper, aus dem Blute abgeschieden, dann aber wieder gelöst und von der Eizelle zum zweiten Male abgeschieden werde, ein Vorgang, der lebhaft an das Wachsen der Eizelle auf Kosten der Nährzellen erinnert, da ja auch hier das Protoplasma der Letzteren erst aufgelöst werden muss, ehe die Eizelle dasselbe assimiliren und wieder in den gewöhnlichen festweichen Zustand überführen kann.

Bei neugeborenen Weibchen zeigt sich das Ovarium als ziemlich langgestreckter spindelförmiger Körper, der nach vor- und rückwärts in einen feinen Faden ausläuft und durch diesen an die Haut befestigt ist. In dem völlig homogenen Protoplasma, welches die Grundmasse des Organs ausmacht, liegen ziemlich gleich vertheilt, aber noch ohne eine erkennbare Gruppierung die kleinen, gleich grossen Kerne (Fig. 48 B).

Schon am zweiten Tag nach der Geburt fand ich bei *Daphnia magna* das Ovarium bedeutend gewachsen und an seinem Vorderende eine relativ grosse, blasige Epithelzelle hervorgetreten (Fig. 57). Am vierten Lebenstag war das Ovarium bereits auf beinahe die doppelte Länge gewachsen und sein vorderster Abschnitt bestand aus drei grossen blasigen Epithelzellen. Jetzt erkennt man auch die Gruppierung der

Keimzellen im vorderen Theil des Keimlagers, welcher somit als Keimstock vom eigentlichen Keimlager unterschieden werden kann. In Fig. 58 treten deutlich drei Keimgruppen hervor, allerdings nur durch die relative Lage ihrer Kerne, nicht durch scharfe Umgrenzung der Zellengruppen selbst.

Ich verzichte darauf, die weitere Entwicklung des Organes und seines Inhaltes Schritt für Schritt darzustellen, da inzwischen CLAUS das Wesentlichste darüber geschildert und abgebildet hat. Mit dem Wachstum des ganzen Thieres verlängert sich auch das Ovarium entsprechend, so zwar, dass sein Vorder- und Hinterende stets die gleiche Lage behauptet, ersteres am Vorderende des Rumpfes, dicht hinter den Mandibeln, letzteres im ersten Abdominalsegment, wie dessen Lage von CLAUS kürzlich bestimmt worden ist.

Nicht in demselben Maasse aber, wie das ganze Ovarium, verlängert sich auch die Keimzellen-Masse, vielmehr nimmt eine Zeit lang das blasige Epithel mit acht oder zehn grossen Blasen (zuweilen auch mehr) die ganze vordere Hälfte des Organes ein. In diese rücken nun allmählig die Keimgruppen vor und zwar in jungen Ovarien in der Regel am ventralen Rand hin, so also, dass sie dorsal Blaszellen über sich haben. Bei Thieren, die schon einmal oder öfter geboren haben, pflegt dies nicht so zu sein, die Keimgruppen rücken dann überhaupt nicht mehr in einer Linie vor, sondern unregelmässig, oft mehrere übereinander, so dass dann ein Bild entsteht, wie es in Fig. 43 dargestellt ist. Hier stellen die Keimgruppen (*Kgr*) scharf umschriebene, nahezu eiförmige Körper dar, die mitten in dem blasigen Gewebe drin liegen, bald mehrere aneinander, bald auch ganz isolirt. Es ist wohl keine Frage, dass, wenn die oben aufgestellte Vermuthung richtig, d. h. der Inhalt der Blaszellen Blutplasma ist, für die Ernährung der wachsenden Eizelle nicht besser gesorgt werden konnte, als auf diese Weise.

Betrachtet man die Abbildung Fig. 43, so leuchtet sofort ein, dass die Loslösung der Keimgruppen vom Keimstock und ihre Wanderung in die Masse der blasigen Epithelzellen nicht bloß auf ihrem eigenen Wachsthum beruhen kann, dass vielmehr das Vorrücken der Keimgruppen zum grossen Theil darauf beruht, dass hinter ihnen neue Blasen entstehen, durch deren immer mächtigeres Anschwellen die Keimgruppe vorgeschoben wird. Ich habe wiederholt diesen Vorgang auch direct beobachtet durch successive Vergleichung eines Individuums. Nicht selten sieht man am Rande des Ovariums mitten im Keimstock eine oder zwei sehr kleine, blasige Zellen auftreten; diese sprengen dann den Keimstock gewissermassen auseinander oder besser

sie sprengen die vor ihnen gelegenen, bisher mit den übrigen Keimzellen zu einer compacten Masse verbundenen Keimgruppen von den hinter ihnen liegenden ab.

Die Dotterabscheidung in der Eizelle, der dritten vom Keimstock aus gerechnet, beginnt dann, sobald die Keimgruppe eine bestimmte, bei den verschiedenen Arten verschiedene Grösse erreicht hat, und von dem Augenblick an überflügelt die Eizelle ihre drei Nährzellen. Die letzteren schrumpfen aber nicht sofort, sondern wachsen noch eine Zeit lang, und ihre Kerne besonders halten noch längere Zeit vollkommen Schritt mit dem Kern der Eizelle. Dann aber nehmen sie ab, werden immer kleiner, bis sie den blassen Kern eng umschliessen und sich zuletzt völlig auflösen. Gerade bei *Daphnia* lassen sich diese letzten Vorgänge indessen nicht direct verfolgen und auch in den vorangehenden Stadien ist der Contour der stets dorsal der Eizelle aufliegenden Nährzellen oft recht schwer zu erkennen.

Soweit meine Beobachtungen reichen, geht bei der Sommerbildung aus jeder Keimgruppe, welche sich vom Keimstock losgelöst hat, ein Ei hervor. Es kommt indessen vor, dass solche Keimgruppen sich nicht entwickeln. Dann tritt ein sehr eigenthümlicher Vorgang der Auflösung ein, im Wesentlichen genau derselbe, wie ich ihn bei der Winterbildung von *Leptodora* geschildert habe. Die blasigen Zellen, in welche die Keimgruppe eingebettet ist, functioniren ganz so, wie dort die ebenfalls blasig geschwellten, aber doch weit kleineren Epithelzellen der sog. »Nährkammern«. Die Zellen der betreffenden Keimgruppe wandern stückweise in die blasigen Epithelzellen hinein, schnüren sich ab, liegen zuerst als homogene, stark lichtbrechende, später als fein granulirte Kugeln oder Ballen in den Blasen zellen und lösen sich dann zu feinkörnigen Flocken auf, bis am Ende des ganzen Processes auch diese verschwinden.

Ich glaube bestimmt angeben zu können, dass eine derartige Auflösung einer oder auch mehrerer Keimgruppen keineswegs zum normalen Process der Sommerbildung gehört. Ich habe sie auch nicht sehr häufig beobachtet, aber doch wiederholt und an frisch eingefangenen, anscheinend ganz gesunden Thieren. Sie lässt sich aber auch willkürlich hervorrufen, wenn auch nicht bei allen Arten mit gleicher Leichtigkeit, und zwar einfach dadurch, dass man die Thiere hungern lässt. Derselbe Process der Resorption also, der die Winterbildung von *Leptodora* und wie sogleich gezeigt werden soll, auch von *Daphnia* und anderen Daphniden normaler Weise begleitet, tritt hier als ein pathologischer Vorgang auf und zwar in Folge ungenügender Ernährung des gesammten Organismus. Dieselbe patholo-

gische Resorption wurde schon für *Leptodora* festgestellt und scheint allgemein vorzukommen.

Auch das Winterei entsteht aus der dritten Zelle einer Keimgruppe und insofern ist die Angabe MÜLLER's richtig, dass dasselbe sich ebenso bilde wie das Sommerei. Aber das Winterei bedarf zu seiner vollen Entwicklung nicht nur der drei gewöhnlichen Nährzellen, sondern es verbraucht noch eine Anzahl anderer Keimzellen, die man im Gegensatz zu jenen dreien als secundäre Nährzellen bezeichnen kann.

Untersucht man junge Thiere, welche zum ersten Mal Eier hervorbringen, so erkennt man bei *Daphnia Pulex* und allen anderen Arten sehr leicht die Anlage des Wintereies und es fällt dann vor Allem die eigenthümliche Lage der Winter-Keimgruppe auf. Während nämlich reifende Sommer-Keimgruppen stets die vordere Hälfte des Ovariums einnehmen, befindet sich die Winterkeimgruppe stets im Hinterende des Eierstocks, unmittelbar vor dem kurzen Keimstock (Fig. 59). Schon LUBBOCK kannte diese Lage in der Höhe des fünften Beinpaars und neuerdings hat CLAUS wieder auf dieselbe aufmerksam gemacht, indem er zugleich die Vermuthung äussert, es möchte vielleicht stets die Winterei-Anlage »einem bestimmten, dem hinteren Blindtheil genäherten Ovarialabschnitt« angehören.

Allerdings liegt diese Vermuthung nahe genug, wenn man sieht, dass nicht nur die Gattung *Daphnia* und ihre nächsten Verwandten, sondern auch ferner stehende Gattungen, wie *Moina*, dieselbe Lage des Wintereikeimes aufweisen. Aber schon der Umstand, dass bei den *Sidinen* und ebenso bei den *Polyphe miden* Winter- und Sommer-Eikeime die gleiche Lage im Eierstock einnehmen, deutet darauf hin, dass der Grund der Erscheinung nicht etwa in einer besonderen Beschaffenheit des betreffenden Ovarial-Abschnittes liegen kann. Er liegt einfach darin, dass in der ganzen Gruppe der *Daphninae* secundäre Nährzellen den primären zu Hülfe kommen müssen und dass diese vor der Winterkeimgruppe liegen.

Es »können« nicht nur, wie CLAUS angiebt, vor der Winterkeimgruppe noch »eine geringere oder grössere Zahl Ovarialkörper für Sommereier liegen«, sondern dies ist ausnahmslos der Fall. Stets befinden sich vor der Winterkeimgruppe, so lange diese noch keinen oder nur wenig Dotter in sich abgeschieden hat, mehrere Keimgruppen, welche ihrem Aussehen nach als Sommer-eikeime zu betrachten sind, welche aber, wenn es zur Ausbildung des Winterkeimes wirklich kommt, in der oben bereits

kurz geschilderten Weise sich im Innern der sie einschliessenden blasigen Epithelzellen auflösen und vollständig resorbiert werden.

Nicht immer aber kommt es zur Ausbildung der vorhandenen Wintereinlage, sondern aus Ursachen, die mir noch nicht klar geworden sind, schwindet nicht selten, zu gewissen Zeiten sogar regelmässig, der Winterkeim wieder, nachdem die Dotterbildung in demselben bereits begonnen hatte, und nun entwickeln sich die vor ihm gelegenen Keimzeligruppen zu Sommereiern.

Ich werde am Schlusse der vierten Abhandlung auf dieses merkwürdige Schwinden der bereits in Entwicklung begriffenen Wintereinlage zurückkommen. Hier möge nur noch Platz finden, was ich über die weitere Ausbildung des Wintereikeimes beobachtet habe.

Schon vor der Abscheidung des Dotters kann man eine Winterkeimgruppe, abgesehen von ihrer Lage im Ovarium, an der dreieckigen Gestalt der stets ventral gelegenen Eizelle erkennen; die Beschaffenheit des Dotters beseitigt dann jeden Zweifel (Fig. 42 u. 59). Die Winter-eizelle zeigt feine, bräunliche, undurchsichtige Dotterkörnchen, zuerst nur in der Umgebung des Kernes, später überall im Protoplasma, mit einziger Ausnahme einer dünnen Oberflächenschicht, die Sommereizelle aber von vornherein viel grössere, farblose, aber stark lichtbrechende Fettkugeln, wie dies bereits von LUBBOCK richtig gesehen worden ist.

Ueber die Zahl der Keimgruppen, welche als secundäre Nährzellen sich zu Gunsten des Wintereies bei der Gattung *Daphnia* auflösen müssen, kann ich mich nur mit Rückhalt äussern. Ich habe in der Regel drei solche »Nährgruppen« beobachtet und zwar bei *Daphnia magna*, *Pulex* und *longispina*. Zuweilen liegen aber viel mehr Keimgruppen vor der Wintereigruppe, wie dies z. B. auch CLAUS abbildet, dann aber lösen sie sich wohl schwerlich alle zu Gunsten des Wintereies auf, sondern wahrscheinlich entwickeln sich die vorderen unter ihnen zu Sommereiern und es kommt erst später zur Winterbildung, doch habe ich derartige Fälle bisher nicht in ihrem ganzen Verlaufe verfolgen können.

Die Resorption der Nährgruppen erfolgt nicht gleichzeitig, sondern beginnt mit der vordersten und schreitet nach hinten weiter. So ist in Fig. 59 die vorderste Nährgruppe schon vollständig zerfallen und man erkennt nur noch ihre Reste in Gestalt rundlicher, stark lichtbrechender und homogener Protoplasmaaballen (NB) oder feinkörniger Flocken, die nicht zwischen, sondern im Innern der blasigen Epithelzellen liegen. Die beiden andern Nährgruppen sind noch unverändert, höch-

stens zeigt die vorderste Zelle derselben die ersten Spuren der Umwandlung.

Immer trifft die Auflösung der ersten Nährgruppe mit dem Beginn der Dotterabscheidung in der Eizelle zusammen, die nun ziemlich rasch zunimmt, während sich die beiden andern Nährgruppen auch noch auflösen. Während dieser ganzen Zeit aber wächst nicht nur die Eizelle, obgleich sie am stärksten wächst, sondern auch ihre (primären) Nährzellen. Letztere erreichen eine sehr bedeutende Grösse, werden aber zuletzt von der Eizelle nach vorn und auch nach hinten zu überwachsen und fangen nun an zu schwinden. In diesem Stadium nimmt die Eizelle etwa die Hälfte der ganzen Länge des Eierstocks ein, vor ihr liegen nur blasige Zellen, in denen jetzt wieder jede Spur eines körnigen Inhalts geschwunden ist (Fig. 60). Wer deshalb erst in diesem Stadium seine Untersuchung beginnen wollte, würde von der Rolle, welche die Nährgruppen hier spielen, Nichts erfahren.

Das Weitere verhält sich ganz ähnlich wie bei der Bildung von Sommereiern, es ist ein einfacher Wachstumsprocess der Eizelle auf Kosten der drei Nährzellen, welche zuletzt vollständig verschwinden. Auch die Epithelblasen verschwinden vollständig, sie werden wie bei der Sommereibildung von dem wachsenden Ei, hier stets nur einem einzigen, vollständig zusammengedrückt. Zuletzt wird nicht nur das ganze Ovarium von der immer stärker anschwellenden Eizelle ausgefüllt, sondern seine Wandung noch bruchsackartig in die zunächst gelegenen Hohlräume der Leibeshöhle hineingedrängt.

Es ist bekannt, dass bei *Daphnia* die Wintereier ausser von der Dotterhaut noch von der eigenthümlich umgewandelten Schale der Mutter eingehüllt werden, und ich kann, was den Bau dieses *Ephippiums* angeht, auf die eingehende Darstellung LUBROCK's verweisen.

2. Die Gattungen *Simocephalus*, *Scapholeberis*, *Ceriodaphnia*, *Moina*.

Die drei ersten dieser Gattungen sind der Untersuchung nicht günstig; doch habe ich mich überzeugen können, dass bei allen dreien das Ovarium im Wesentlichen so gebaut ist wie bei *Daphnia*, sowie dass auch die Bildung der Eier ebenso vor sich geht wie dort. Es wurden untersucht die Arten *Simocephalus Vetulus* O. F. Müller und *Serulatus* Koch, *Scapholeberis Mucronata* O. F. Müller, und *Ceriodaphnia Quadrangula* O. F. Müller.

Ein sehr viel günstigeres und in vieler Beziehung sehr interessantes Object bietet die Gattung *Moina*, von welcher mir *Moina rectiro-*

stris Baird zu Gebote stand und eine neue Art, die ich wegen des von ihren nächsten Verwandten stark abweichenden Verhaltens ihrer Samenelemente *Moina paradoxa* nennen will.

Wie oben schon erwähnt wurde, glaubte P. E. MÜLLER, dass *Moina* in Bezug auf die Sommereier von dem Eibildungsmodus der übrigen Cladoceren abweiche: „in speciebus quibusdam (Polypheminae, *Moina*) ova aestiva alio modo, nondum satis explorato, finguntur; ex una modo cellula veri simile est ea exoriri“¹⁾.

Ich gestehe, dass mir diese Angabe vom phyletischen Gesichtspunkte aus sehr auffallend erschien. Nicht bei der Bildung von Sommereiern hätte ich das gelegentliche Vorkommen eines einfacheren, ursprünglicheren Bildungsmodus der Eier erwartet, sondern bei der Wintereibildung. Nicht die ungeschlechtliche Form der Fortpflanzung, sondern vielmehr die geschlechtliche muss nach meinem Ermessen die phyletisch ältere sein bei diesen Daphniden, hier also hätte man erwarten dürfen, bei einzelnen Arten vielleicht noch die ursprüngliche Entstehungsweise des Eies aus einer Zelle ohne Beihülfe von Nährzellen erhalten zu finden, nicht aber bei den Sommeriern.

Freilich liess sich die Sache auch umgekehrt betrachten, sobald man sich vom historischen dem physiologischen Standpunkte zuwandte. Die Sommereier der *Moina*-Arten und ebenso die der Polypheminae, für die MÜLLER ebenfalls die Entstehung ohne Nährzellen als wahrscheinlich annimmt, zeichnen sich durch sehr geringe Entwicklung des Deutoplasma (Nahrungsdotters) aus. Wenn man nun in den Nährzellen Quellen der Protoplasmazufuhr für die Eizelle sehen muss, durch welche dieselbe in den Stand gesetzt wird, grössere Mengen von Dotter abzuschneiden, als sie mit dem selbst-erzeugten Protoplasma zu thun im Stande gewesen wäre, so erscheint die Angabe MÜLLER's weit weniger überraschend. Wäre diese Angabe richtig gewesen, hätte wirklich bei *Moina* eine jede Keimzelle die Kraft, ohne Hülfe von Nährzellen zum Sommerei zu werden, so hätte dies deshalb sicherlich nicht als ein Beweis angesehen werden dürfen, dass die Sommerier eine ältere Einrichtung seien, als die Winterier, sondern man hätte dies als ein Wiederaufgeben der älteren Entwicklung mittelst Nährzellen ansehen müssen, welche in Folge des geringeren Dotterbedürfnisses der Sommereier eingetreten wäre.

In jedem Falle war die Entscheidung der Frage, ob hier die Sommereier aus je einer oder aus je vier Keimzellen erwachsen, von

1) Bidrag til Clad. Fortpl. p. 345.

Interesse, sowohl für die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Nährzellen überhaupt, als für die nach der Entstehung der zweierlei Eiarten bei den Daphniden.

Die Wahrheit ist nun die, dass sowohl Sommer- als Winter-eier sich auch hier aus Keimgruppen bilden; es besteht in dieser Beziehung kein Unterschied zwischen ihnen.

In einem Ovarium, welches kurz zuvor reife Eier entleert hat, findet man, wie bei *Daphnia*, in der Regel den grössten Theil des Organs von blasigen Epithelzellen ausgefüllt (Fig. 15, *Ep*). Nur die hintere, abgestutzte Spitze wird vom Keimlager eingenommen, und am ventralen Rand des Eierstocks erstrecken sich die Gruppen der Keimzellen (*Kz*) mehr oder weniger weit nach vorn. Da sie keineswegs bloss in einer Zeile liegen, sondern sich übereinanderschieben, und ausserdem die einzelnen Keimzellen eine grössere Selbstständigkeit der Form bewahren, als z. B. bei *Daphnia*, so ist es oft, ja meistens sehr schwer, die vier zusammengehörigen Zellen als Keimgruppe zu erkennen.

Sehr rasch wachsen diese Keimzellen heran, comprimiren die blasigen Epithelzellen und erfüllen dann ihrerseits den grössten Theil des Eierstocklumens.

Soll es nun zur Sommereibildung kommen, so entwickeln sich alle Keimgruppen, welche sich gleichzeitig vorgeschoben haben, zu je einem Ei. Zuweilen hat es dann längere Zeit hindurch ganz das Aussehen, als würde jede einzelne Keimzelle zum Ei, denn noch unmittelbar vor Beginn der Dotterbildung (Fig. 20) liegen die vier zusammengehörigen Zellen so locker nebeneinander, dass man durchaus nicht im Stande ist, ihrer Form nach, Keimgruppen in ihnen zu erkennen. MÜLLER'S Irrthum findet hierin seine einfache Erklärung¹⁾. Auch bei den Kernen sieht man sich vergeblich nach einem Kennzeichen für die Eizelle um. Eine jede der grossen kugligen Kernblasen enthält schon in der jungen Keimzelle mehrere Nucleoli, zuerst nur zwei bis vier, später aber, in dem Maasse, als die Zelle heranwächst, immer zahlreichere, bis zu etwa zwanzig. Jeder Nucleolus besitzt eine kleine centrale Vacuole (*Nucleolinus*), ist also selbst wieder eine Blase, und zwar eine ziemlich dickwandige. Die Nucleoli nehmen stets das Centrum des blasigen Kernes ein und bilden dort ein im Ganzen kugliges Conglomerat, können aber auch in Gruppen zerfallen.

1) Die Bildung der Sommereier von *Moina* ist inzwischen auch von CLAUS beschrieben worden und zwar in Uebereinstimmung mit der hier gegebenen Darstellung (a. a. O. p. 395). Die entgegenstehende Ansicht P. E. MÜLLER'S MUSS CLAUS indessen verborgen geblieben sein, da er keinen Bezug darauf nimmt.

So verhält es sich bei den Kernen der Eizelle, wie bei denen der Nährzellen. Erst die Abscheidung von Dotter lässt die Eizelle mit Sicherheit erkennen (Fig. 14, *Seiz*), am leichtesten und deutlichsten bei ganz jungen, erstgebärenden Weibchen, welche öfters nur ein einziges Ei in jedem Ovarium entwickeln. Man erkennt dann, dass auch hier die dritte Zelle, vom Keimlager aus gerechnet, zur Eizelle wird. Sie streckt sich, wird beinahe dreieckig und schiebt sich unter den andern her, während gleichzeitig im Innern ihres Protoplasmas kleine und grössere Dotterkörner sich ausscheiden, welche in weitem Bogen den Kern umgeben, so zwar, dass dieser selbst vorläufig noch in einer körnchenfreien Zone liegt. Niemals findet man hier, wie bei der Ausbildung eines Wintereies, jüngere Keimgruppen vor der reifenden Sommer-eigruppe, vielmehr sieht man stets den ganzen vorderen Raum des Ovariums mit blasigen Epithelzellen angefüllt (Fig. 14, *Ep*), die in dem Maasse zusammenschrumpfen, als das Ei wächst.

Solche Bilder wie Fig. 14 lassen keinen Zweifel mehr, dass nur die eine der vier Keimzellen zum Ei wird, man könnte höchstens zweifeln, ob nicht eine Verwechslung mit Wintereibildung stattgefunden habe. Allein die weitere Verfolgung der Entwicklung gewährt dagegen Sicherheit. Dasselbe Weibchen, dessen Eierstock in Fig. 14 abgebildet ist, trug zwei Tage später zwei reife Sommereier in seinem Brutraum und ebenso das Weibchen von Fig. 20 drei Tage später auf jeder Seite des Brutraumes vier Sommereier!

Der spärliche Dotter der Sommereier ist bei *M. rectirostris* lila oder hellblau, während der Wintereidotter ziegelroth und ganz undurchsichtig ist, bei *M. paradoxa* ist der Sommerdotter schwach gelblich, der Winterdotter kreideweiss. Nur bei ganz jungen Weibchen ist es die Regel, dass in jedem Ovarium nur je ein Sommerei auf einmal ausgebildet wird, bei älteren Thieren aber stets eine grössere Anzahl, 6 bis 10 und mehr, so dass dann 12 bis 20 und mehr Eier gleichzeitig in den Brutraum übertreten, die trotz ihrer Kleinheit (0,12—0,15 Mm.) dennoch oft den weiten Brutraum völlig ausfüllen und bis zu polygonaler Abplattung sich gegenseitig bedrängen.

Ganz anders bei den Wintereiern. Wie bei allen Daphninae mit Ehippium, so werden auch bei keiner *Moina*-Art mehr als zwei Wintereier gleichzeitig entwickelt, wie ja auch höchstens zwei in dem Ehippium Platz haben. Dem entsprechend bildet sich also stets nur eine Keimgruppe eines Eierstockes zum Winterei aus und diese nimmt stets dieselbe ganz bestimmte Lage ein, welche oben auch schon für die Wintereigruppen von *Daphnia* angegeben wurde, näm-

lich unmittelbar vor dem Keimlager, in der Höhe des fünften Beinpaares.

Stets findet man eine grosse Anzahl kleinerer Keimzellen den ganzen vorderen Abschnitt des Ovarium ausfüllen, sei es allein, sei es gemengt mit blasigen Epithelzellen (Fig. 49). Diese Keimzellen sind keine bedeutungslose Füllung des Ovarialschlauches, bestimmt, später nach Ausbildung des Wintereies zur Hervorbringung von Sommeriern verwandt zu werden, sondern sie bilden einen wesentlichen und unentbehrlichen Bestandtheil der Winterei-Anlage, denn sie lösen sich während des Wachsthums der Wintereizelle allmählig auf, ganz wie die drei gewöhnlichen Nährzellen, es sind mit einem Worte: secundäre Nährzellen.

Die Bildung der Wintereier zeigt demnach eine grosse Uebereinstimmung mit der von *Daphnia*.

Während aber dort eine genaue Verfolgung des ganzen Processes kaum möglich ist, der Undurchsichtigkeit des gleichzeitig sich entwickelnden Ehippiums halber, gelingt dies hier nicht nur sehr wohl, sondern die Lebensfähigkeit der Thiere gestattet auch, an ein und demselben Individuum den ganzen Verlauf der Eibildung zu verfolgen, ein unschätzbare Vorthail, da damit jeder Zweifel an der Richtigkeit der Combinirung der verschiedenen zur Beobachtung gelangten Stadien wegfällt.

Am besten lässt sich der Vorgang an ganz jungen Thieren verfolgen, die zum ersten Mal Eier produciren. Schon am dritten Tag nach der Geburt erkennt man die vier Keimzellen der Winterei-Anlage, welche sich durch ihre bedeutendere Grösse, sowie durch ihre Lage an der bestimmten Stelle von allen anderen Keimzellen abheben. Auch ihre Kerne, welche jetzt schon sechs bis acht Nucleoli aufweisen, sind etwa doppelt so gross, als die Kerne der vor ihnen gelegenen Keimzellen (Fig. 39, *Weigr*). Die Zellgrenzen lassen sich übrigens in so frühem Stadium am lebenden Thier noch nicht erkennen.

Die secundären Nährzellen nun füllen dicht aneinander gedrängt als compacte Masse den ganzen vorderen Theil des langgestreckten Eierstockes aus, etwa drei Viertel seiner Gesamtlänge (Fig. 39, *sec. Nz*), sie umlagern dorsalwärts und nach vornen auch die Winter-Keimgruppe und zeigen ausser der geringeren Grösse und der geringeren Anzahl der Nucleoli keinen Unterschied von den Winter-Keimzellen. Ihre Zahl schätze ich auf 40—44, und zwar muss sie wohl bei allen Individuen ziemlich gleich sein, wenn man aus dem Volum des Eierstockes und der stets genau an derselben Körperstelle gelegenen Winter-Keimgruppe, sowie aus der gleichen Grösse der Zellen selbst einen solchen Schluss

ziehen darf. Blasiges Epithel fehlt in einem solchen Ovarium noch vollständig, ein Umstand, der für die Beurtheilung der physiologischen Bedeutung dieses merkwürdigen Gewebetheils nicht ohne Werth ist, wie dies oben bereits auseinandergesetzt wurde.

Schon in dem soeben beschriebenen Stadium reicht der Eierstock so weit nach vorn, als überhaupt Raum vorhanden ist, d. h. bis unter das Herz und unmittelbar an die vordere Grenze des Thorax. Ein weiteres Längenwachsthum desselben ist also nur bei gleichzeitigem Wachsthum des ganzen Thieres möglich. Dieses tritt denn auch ein; Thier und Ovarium nehmen gleichmässig, wenn auch nicht sehr rasch an Umfang zu und am vierten Tage nach der Geburt zeigt das Letztere das Aussehen von Fig. 40. Ausser der Volumzunahme aller Zellen, welche vor dem Keimstock (*Kst*) liegen und ihrer jetzt völlig scharfen Contourirung bemerkt man keine weitere Veränderung. Schon am fünften Tage aber (Fig. 41) zeigt sich eine bedeutende Verschiebung in der gegenseitigen Lagerung der Zellen der Wintereigruppe. Die Eizelle hat die drei Nährzellen durch ihr stärkeres Wachsthum nach oben gedrängt, während sie selbst gewissermassen aus Reih und Glied ausgetreten ist und den ganzen ventralen Rand der Keimgruppe einnimmt. In der Regel liegen indessen die vier Zellen in diesem Stadium nicht so unregelmässig, wie es zufällig gerade bei dem aus anderen Rücksichten zur Zeichnung ausgewählten Thier der Fall war, die drei Nährzellen liegen vielmehr in einer Reihe neben einander und die Eizelle sendet noch einen spitzen Fortsatz zwischen sie hinein und lässt dadurch noch erkennen, dass sie ursprünglich die dritte Zelle vom Keimlager aus gewesen ist (Fig. 49, welche indessen ein späteres Stadium darstellt).

In Fig. 44 hat auch die Dotterausscheidung bereits begonnen; um den Kern herum, aber auch schon im übrigen Protoplasma, mit Ausnahme einer dünnen peripherischen Schicht, welche bis zuletzt frei bleibt, haben sich feine dunkle Körnchen abgeschieden. Bei auffallendem Licht erscheinen sie bei *Moina paradoxa* gelblichweiss, bei *M. rectirostris* ziegelroth.

Sehr auffallend — weil es vielleicht als eine Reminiscenz aus alter Zeit aufgefasst werden darf — war mir der Umstand, dass hier auch die Nährzellen Dotter abscheiden, wenn auch nur in sehr beschränktem Maasse und nur als vorübergehende, einer späteren Auflösung verfallene Bildung. Sobald die ersten feinen Dotterkörnchen im Protoplasma der Eizelle sichtbar werden, gewahrt man deren auch in den drei Nährzellen und bald vermehren sie sich soweit, dass sie kleine unregelmässige Conglomerate bilden, welche meist hofartig den Kern umgeben. Manchmal geschieht

dies nur in einer der drei Nährzellen, gewöhnlich aber in allen (Fig. 19, Nz 1 — 3), immer aber so, dass bei Weitem der grösste Theil des Protoplasma frei bleibt. Auch in der folgenden Zeit nimmt die Dotterausscheidung der Nährzellen kaum noch zu (Fig. 42 *Dp'*), während die Zellen selbst noch sehr bedeutend wachsen.

Am achten Tage (Fig. 42) nimmt die Eizelle schon die ganze Höhe des Ovariums ein, hat eine spindelförmige Gestalt und ist prall mit Dotter erfüllt, der den tiefliegenden Kern nur undeutlich durchschimmern lässt. Die drei Nährzellen liegen der Aussenfläche der Eizelle auf, decken dieselbe also in ihrem oberen Theil, wie man besonders bei schräger Lage des Thieres (halber Bauchansicht) deutlich erkennt; man sieht dann auch, dass dieselben noch keineswegs im Schwinden begriffen sind, dass sie vielmehr eine weit bedeutendere Dicke besitzen, als in dem vorbergehenden Stadium.

Auch die secundären Nährzellen zeigen eher eine Vergrösserung gegen früher, aber ihre Zahl ist bereits bedeutend reducirt, ein Theil von ihnen hat sich aufgelöst. Wenn man die Figg. 40 u. 41 mit einander vergleicht, und beide, wie auch die folgenden bis Fig. 44 stellen das linke Ovarium desselben Thieres dar, so wird man darüber nicht im Zweifel bleiben können.

Uebrigens lässt sich auch der Process der Auflösung jetzt bereits direct beobachten. Seinen Beginn signalisirt das Erscheinen blasiger Epithelzellen, die zuerst schon im vorher beschriebenen Stadium auftreten, freilich noch sehr bescheiden. In Fig. 44 liegt eine einzige, kleine derartige Zelle (*Ep*) am Dorsalrand des Eierstockes zwischen primären und secundären Nährzellen, und ich habe sie stets an dieser Stelle zuerst erscheinen sehen.

In Fig. 42 sind auf der Zeichnung sechs blasige Epithelzellen sichtbar, ausser einer, die an der Spitze des Ovariums liegt, und in diesen erkennt man kuglige oder auch längliche Ballen des eingewanderten Protoplasma, theils homogen, theils von feinen Körnchen durchsetzt. Einzelne der Epithelzellen sind auch leer, d. h. nur mit Flüssigkeit prall gefüllt, und es kann dies nicht Wunder nehmen, da die Resorption sämtlicher secundärer Nährzellen doch einen Zeitraum von 7 — 8 Tagen in Anspruch nimmt, der Process also ziemlich allmählig vor sich geht.

In dem Maasse, als die secundären Nährzellen schwinden, wachsen die primären und besonders die Eizelle. In Fig. 43 nimmt dieselbe schon vier Fünftel der ganzen Länge des Ovariums ein, drängt sich nach hinten in das Keimlager ein, welches nun zum grössten Theil auf der Eizelle liegt und soweit in dieser Abbildung nicht darstellbar war, und

schiebt sich mit seiner vorderen Spitze in den Rest von secundären Nährzellen hinein, der den vordersten Theil des Eierstockes noch ausfüllt. Die secundären Nährzellen als solche sind freilich nicht mehr vorhanden, sondern nur ihre Reste, denn Alles, was man an dieser Stelle Zellenartiges sieht, sind nicht mehr intacte Nährzellen, sondern vielmehr blasige Epithelzellen, welche die zerfallenen Reste der Nährzellen theils als »primären Nährballen« einschliessen, theils als secundäre Nährballen in ihr Inneres aufgenommen haben. Die Letzteren sind auf der Abbildung an vielen Stellen sichtbar (*sec. NB*), der Erstere dagegen lässt sich nur bei schwacher Vergrösserung und besonders bei schräger Lage des Thieres (halber Ventralansicht) erkennen als ein unbestimmt begrenzter, feinkörniger, dunklerer Fleck (*prim. NB*) im Centrum der »Nährkammer« (*Nk*), wie wir auch hier diese Stätte der Resorption bezeichnen können. In dieser Ansicht (Fig. 44) erkennt man auch sehr gut, welche bedeutende Grösse die primären Nährzellen inzwischen erreicht haben, wenn man auch ihre Grenzlinien nur an der Stelle (*z*) wahrnimmt, an welcher die Eizelle zwischen ihnen bis an die Oberfläche des Eierstockes hindurch vorgedrungen ist. Die Kerne der Nährzellen lassen sich bei dieser Lage und Vergrösserung nicht wahrnehmen, während der Kern der Eizelle durch den Contrast mit dem umgebenden dunkeln Dotter deutlich hervortritt. Die Kerne der Nährzellen sind aber auch in der reinen Seitenlage (Fig. 42) nur sehr schwer sichtbar und bei weitem nicht so deutlich, als sie in der Abbildung eingezeichnet sind.

Noch zwei Tage später findet man jede Spur der secundären Nährzellen geschwunden (Fig. 45); der Eierstock ist mit dem ganzen Thier noch erheblich gewachsen, und die Eizelle, deren Kern nun nicht mehr erkennbar ist, nimmt die ganze Länge des Organs ein. Jetzt sind auch die primären Nährzellen im Schwinden begriffen, von nun an verkleinern sie sich von Tag zu Tag bis zu vollständiger Auflösung. Dann ist das Ei fertig und wird in den Brutraum entleert, bei *Moina paradoxa*, auf welche sich diese Darstellung bezieht, am 17.—18. Tage nach der Geburt.

Ich habe gleichzeitig 40 Moinen von ihrer Geburt an bis zum Austritt des Wintereies in das Ephippium verfolgt und bei Allen ging der Process genau in derselben Weise vor sich. Mehrere Zeichnungen von anderen Individuen zeigen im Beginn des Processes dieselbe Anzahl von secundären Nährzellen, soweit man nach blosser Schätzung urtheilen kann, denn eine genaue Zählung ist nicht möglich. Auch *Moina rectirostris* zeigt dieselben Verhältnisse, wie Fig. 49 beweist, eine Zeichnung, die zu einer Zeit entstand, als mir die Bedeu-

tung der secundären Nährzellen noch nicht aufgegangen war, $4\frac{1}{2}$ Jahre vor den Beobachtungen an *Moina paradoxa*. Es sind deshalb auch die blasigen Epithelzellen nicht eingezeichnet worden, welche offenbar den leeren Raum zwischen Nährzellen und Ovarialscheide ausgefüllt haben.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass auch bei Wiederholung der Eiproduction der Vorgang im Wesentlichen derselbe bleibt. Da das reife Winterei das gesammte Ovarium einnimmt und einen jedenfalls nicht unbedeutenden Druck auf die Wandungen, wie auf das Keimlager ausübt, so kann die Bildung neuer Keimzellen während der Reifung des Eies keine grossen Fortschritte machen. Bilder, wie in Fig. 17, beweisen das Vorhandensein dieses Druckes, da hier, ähnlich wie bei *Daphnella* (siehe unten), das Winterei sich mit stumpfen Fortsätzen in die freien Räume der Leibeshöhle, in die Räume zwischen den Muskeln hineingezwängt und die Ovarialscheide zu bruchsackartigen Ausstülpungen vorgedrängt hat.

Sobald nun das Ei in das Ephippium ausgetreten ist, zieht sich die Ovarialscheide wieder auf ein mittleres Maass zusammen und ihr Lumen wird zum grössten Theil durch die unglaublich rasch anschwellenden Epithelzellen gefüllt, welche als mächtige, mit Blutplasma gefüllte Blasen sich gegenseitig polygonal abplatten und ganz ähnlich wie bei *Daphnia* ein äusserst zartwandiges, zusammengedrängten Seifenblasen ähnliches Gewebe darstellen.

In dieses wachsen nun die Zellen des Keimlagers vor, und zwar zuerst wiederum eine grosse Menge von secundären Nährzellen, dahinter aber die von vornherein viel grösseren vier Zellen der Wintergruppe. Hier, wie auch bei der Bildung des ersten Wintereies lässt sich bei den secundären Nährzellen eine Zusammengehörigkeit von je vierein, also die Bildung von Keimgruppen, nicht erkennen, sie mag aber wohl dennoch bestehen, da ja auch bei der Entstehung der Sommereier die Gruppenbildung der Keimzellen besteht, aber erst zur Zeit der Dotterabscheidung deutlich hervortritt.

So darf wohl mit Bestimmtheit der Satz aufgestellt werden, dass bei der Gattung *Moina* nur das Sommerei aus einer einzelnen Keimgruppe hervorgeht, dass aber das Winterei stets einer grossen Anzahl von Keimgruppen bedarf, von denen eine die Eizelle enthält, alle übrigen aber nur die Bedeutung von Nährgruppen besitzen, dass somit zur Herstellung des Eies etwa achtundvierzig Keimzellen zusammenwirken müssen, von welchen siebenundvier-

zig successive sich auflösen und ihr gelöstes Protoplasma der Eizelle zuführen.

Es bleibt noch übrig, einige Worte über das Ephippium von *Moina* zu sagen.

Bei *M. rectirostris* besitzt dasselbe, abweichend von allen anderen, mir bekannten Daphninen, nur Raum für ein einziges Ei! es enthält nur eine ovale, mit dem langen Durchmesser in der Längsrichtung gestellte »Loge« (Fig. 47 L), die von dem aus sechseckigen Feldern gebildeten »Schwimmgürtel« eingefasst wird. Die Wand der Loge ist glatt, ohne Zeichnung und durchsichtig, von Farbe ockergelb, der Schwimmgürtel füllt sich nach dem Eintrocknen mit Luft und sieht dann schwarz aus.

Da in dem Ephippium nur ein Ei Platz hat, findet man bei *M. rectirostris* auch meist nur in einem Ovarium ein reifendes Ei. Nach dem Uebertritt in das Ephippium erkennt man dasselbe sehr schön als ziegelrothe Kugel im Innern der Loge.

Bei *Moina paradoxa* enthält das ähnlich gebaute Ephippium zwei Logen, welche wie bei *Daphnia* senkrecht vor einander stehen; dem entsprechend werden auch stets zwei Wintereier zu gleicher Zeit ausgebildet und man erkennt schon früh mit blossem Auge die kreide- weisse, spindelförmige Eizelle im Ovarium auf beiden Seiten des Thieres.

3. Die Gattung *Pasithea* Koch.

Ich fand von dieser selten beobachteten Form die Art *rectirostris* vom September an bis in den November in einem Sumpfe bei Lindau und zwar sowohl Weibchen, als auch die bisher noch unbekanntten Männchen. Ueber Letztere soll an einem anderen Orte berichtet werden. Von der Entwicklung der Sommereier im Ovarium ist nichts Besonderes hervorzuheben, da sie vollständig mit der von *Daphnia* übereinstimmt. Auch hier konnte ich mich mit aller Sicherheit davon überzeugen, dass nur in der Eizelle Dotter sich abscheidet, niemals und zu keiner Zeit der Entwicklung auch in den drei Nährzellen. Das fertige Sommerei enthält einen farblosen centralen Oeltropfen und gelbbraunen, durchscheinenden Dotter, schon bei jungen Weibchen werden je zwei Eier in jedem Ovarium ausgebildet, bei alten je sechs und mehr.

Ueber die Bildung der Wintereier habe ich leider versäumt, Beobachtungen anzustellen. Man darf nicht ohne Weiteres annehmen, dass dieselbe ganz ebenso vor sich geht, wie bei *Moina* und *Daphnia*, denn dort bildet sich stets nur ein einziges Ei in einem Ovarium

aus, während bei den älteren Weibchen von *Pasithea* 2 oder 3 Winter-eier in einem Ovarium ihren Ursprung gleichzeitig nehmen können; ich habe deren fünf im Brutraum beobachtet. Dementsprechend sind dieselben auch relativ kleiner, als bei jenen Gattungen, sie sind oval, wie die Sommereier, entbehren des centralen Oeltropfens in dem undurchsichtigen, feinkörnigen Dotter und messen 0,24 Mm. auf 0,45 Mm. Bald nach dem Austreten aus dem Ovarium zeigen sie eine ziemlich dicke, helle Rinde aus körnchenfreiem Protoplasma. Durch Erhärten der Oberflächenschicht derselben bildet sich die Eischale.

Auffallend erschien mir ferner der mit dieser reicheren Production von Winteriern zusammenhängende Umstand, dass *Pasithea* (wie auch die verwandten Gattungen *Macrothrix* u. A.) kein *Ephippium* bilden¹⁾.

Die Eier bleiben so lange im Brutraum, bis die Dotterhaut sich gebildet hat, dann werden sie in das Wasser entleert, eingeschlossen in der abgestreiften Haut des Thieres. Ich fand die leere Haut des Thieres, sammt Kopf und Beinen mit Winteriern im Innern auf dem Boden des Gefäßes liegen.

4. Die Gattung *Bosmina* Baird.

An *Bosmina longispina* Leyd. hält es nicht schwer, festzustellen, dass auch hier die Sommereier sich aus Keimgruppen bilden, deren dritte Zelle zum Ei wird. Hier, wie bei *Daphnia*, welcher überhaupt *Bosmina* sehr ähnlich ist in Betreff der Eientwicklung, zieht sich die Eizelle sehr bald ventralwärts zwischen den Nährzellen heraus und nimmt die ganze Ventralseite der Keimgruppe ein, so dass dann nicht mehr zu erkennen ist, in welcher Reihenfolge die Keimzellen ursprünglich lagen. Die Kerne der vier Zellen sind völlig gleich, auch dann noch, wenn die Dotterbildung bereits begonnen hat. Das Vorkommen von Nährkammern habe ich nicht beobachtet, ohne es indessen bestimmt läugnen zu können, da meine Beobachtungen aus einer Zeit stammen, in welcher mir die betreffenden Ernährungs-Vorgänge noch unbekannt waren.

Wintererier konnte ich bei dieser *Bosmina* des Bodensees niemals auffinden, obgleich ich das Thier massenweise bis in den November vor mir gehabt habe; ebensowenig Männchen.

1) Ich bemerke nachträglich, dass diese Thatsache schon P. E. MÜLLER bekannt war, da er von seiner »secunda generum serie« der Unterfamilie der *Daphniinae* sagt: »Testae abjectae corporis, nullo ephippio, ova hiberna obtegunt«.

5. Die Gattung *Macrothrix* Baird.

Die Art, an welcher ich Beobachtungen anstellen konnte, erhielt ich aus schlammigen Pfützen der Gegend von Frankfurt a. M.; sie steht der *M. rosea* Jurine = *Echinisca rosea* Liévin am nächsten, wenn sie auch nicht völlig mit ihr übereinstimmt.

Die Eier werden im Wesentlichen auf dieselbe Weise gebildet, wie bei *Daphnia*, d. h. sie bilden sich aus der dritten Zelle einer Keimgruppe. Auffallend war mir nur, dass die Nährzellen hier anfänglich auch Dotterkörner ausscheiden, und zwar nicht nur — wie bei *Moina* — die Nährzellen der Wintereier, sondern auch die der Sommereier. In ganz jungen Keimgruppen (Fig. 21) sieht man die stark lichtbrechenden Dotterkörnchen gleichzeitig in der Ei- und in einigen der Nährzellen auftreten. Sie vermehren sich dann noch eine Zeit lang, und in etwas älteren Keimgruppen findet man in den Nährzellen kleine, ziemlich regelmässig in dem Protoplasma vertheilte Gruppen feiner Körnchen, während die Eizelle bereits von Dotter strotzt (Fig. 22). Die Körnchen in den Nährzellen schwinden später vollständig, es handelt sich also hier, wie bei *Moina* nur um eine abortive Dotterbildung.

Die Bildung der Wintereier wurde zwar beobachtet, ohne aber im Einzelnen verfolgt werden zu können. Sie sind weit grösser, als die Sommereier, und es scheint nur je eines gleichzeitig in die Bruthöhle einzutreten. Ein *Ephippium* kommt nicht vor. Beide Eiarten zeigen bei auffallendem Licht eine gelblichweisse, bei durchfallendem eine schwarze Färbung. Gleichzeitig mit der Bildung von Wintereiern traten auch die bisher unbekanntenen Männchen auf, über welche später berichtet werden soll.

II. Familie der *Lynceinae*.

Die meisten Arten aus dieser formenreichen Familie sind für die Untersuchung der Eientwicklung sehr ungünstig, weil sie entweder ungemain klein sind oder sehr wenig durchsichtig. Ich habe deshalb nur den einen Hauptpunct festzustellen gesucht, ob auch hier die Eibildung von vierzelligen Keimgruppen ausgeht und zwar so, dass nur eine der vier Zellen zum Ei wird. Dies ist in der That der Fall, wie bei dem grossen *Eurycercus* (*Lynceus*) *lamellatus* und einer Reihe von anderen Arten mit Sicherheit beobachtet wurde¹⁾. Es ist

1) Inzwischen hat auch CLAUS an *Pleuroxus trigonellus* die Keimgruppen gesehen. Er irrt aber, wenn er angiebt, dass in allen vier Zellen derselben «gleichmässige» Dotterelemente «zur Ablagerung» kämen. Offenbar hat CLAUS die im ersten Moment seiner Deutung günstigen Bilder keiner eingehenden Prüfung unter-

auch hier die dritte Zelle, vom Keimstock aus gerechnet, welche allein Dotter ausscheidet, während die übrigen sich als Nährzellen verhalten. Das Ovarium schliesst sich an das der Daphninae an, d. h. das Keimlager befindet sich am Hinterende desselben, nahe dem auch hier nicht direct wahrnehmbaren Oviduct.

Ueber die Entstehung der Wintereier im Eierstock liess die Undurchsichtigkeit des Dotters, verbunden mit der des ganzen Thieres, nicht ins Klare kommen; dagegen erfuhr ich zu meiner Ueberraschung, dass auch hier keine Ehippien gebildet werden, sondern dass die Wintereier, meist in grösserer Zahl, in der Brutraum entleert, dort mit einer Dotterhaut versehen und sodann durch Häutung des Thieres in dem Brutraum der alten Schale abgelegt werden. Dabei trennt sich die dünne Haut des Kopfes, der Füsse und auch der ventrale Rand der Schalenklappen selbst von dem dickeren und stärker gelb gefärbten Haupttheil der Schale los, so dass nur diese als Hülle für die Eier übrig bleibt. Also eine Vorstufe zur eigentlichen Ehippium-Bildung, bei welcher die Schale durch Bildung von Logen, sowie eines Schwimmgürtels in ganz besonderer Weise für Empfang und Erhaltung der Eier umgewandelt und eingerichtet wird!

Alle diese besonderen Schutzvorrichtungen in der ausgebildeten Form, wie sie den Daphninen zukommen, fehlen bei den Lynceinen, die Verdickung der Haut über dem Brutraum aber erreicht zum Theil einen sehr hohen Grad, so bei *Camptocercus Macrurus*, bei welchem auch zugleich die Innenfläche der Schale an der Stelle, wo die Eier liegen, ziemlich tief schwarz sich färbt, offenbar auch eine Schutz-Vorrichtung.

Die Anzahl der Wintereier, welche gleichzeitig abgesetzt werden, ist sehr verschieden und richtet sich im Ganzen nach der Grösse der betreffenden Art. Bei dem mächtig grossen *Eurycercus lamellatus* findet man bis zu acht Wintereier im Brutraum beisammen (Fig. 40), bei dem kleinen *Pleuroxus trigonellus* nur ein einziges, bei *Camptocercus Macrurus* O. F. Müller, deren eines oder auch zwei. Beobachtet wurden ausserdem noch *Pleuroxus truncatus*

worfen. Auch mich haben derartige Bilder, wie Fig. 24 u. 23 bei Claus gar manchmal momentan ihre geführt. Die Eizelle umwächst die Nährzellen, letztere liegen auf ihr und so kommt der Schein zu Stande, als befänden sich die Dotterkugeln in den Nährzellen, während sie in Wahrheit darunter liegen in der Eizelle. Ich kann bestimmt angeben, dass bei der Sommerbildung der Lynceinen, allein die Eizelle Dotter abscheidet, die Nährzellen aber zu keiner Zeit irgend welche Dotterelemente enthalten.

O. F. Müller, *Acroperus Leucocephalus* Koch, *Chydorus Sphaericus* O. F. Müller und *Alona Tenuicaudis* Sars. Bei allen tritt die Bildung von Wintereiern erst im October und November ein¹⁾, worin wohl die Ursache zu suchen ist, dass Wintereier von Lynceinen bisher noch von Niemanden erwähnt wurden, wie denn auch die Männchen nur von wenigen Arten bekannt sind.

Was die Eier selbst angeht, so unterscheiden sie sich wie bei den Daphninae von den Sommereiern durch Farbe und Beschaffenheit des Dotters; der centrale Oeltropfen, den jene besitzen, fehlt, der Dotter ist feinkörnig, undurchsichtig und von protoplasmatischer hellerer Rinde eingeschlossen, welche übrigens feine Dotterkörnchen enthält (Fig. 44 A). Hier, wie bei den Daphninae wird die sehr feine, einfache Dotterhaut als Cuticula vom Protoplasma abgeschieden.

III. Familie der Sidinae.

Gestalt und Lageverhältnisse des Ovariums sind schon von LEYDIG für die Gattung *Sida* richtig angegeben und theilweise auch abgebildet worden. Bei den Gattungen *Daphnella* und *Latona* verhält es sich damit fast genau ebenso und auch die vierte bekannte Gattung dieser Familie, *Holopedium*, entfernt sich nur unbedeutend von dem Typus von *Sida*.

Das Characteristische desselben liegt darin, dass hier nicht wie bei Daphninen und Lynceinen das Keimlager das Hinterende des Organs ausmacht, sondern vielmehr dessen Vorderende. Das Ovarium stellt einen langen, cylindrischen Schlauch dar, der neben dem Nahrungscanal verläuft und hier, wie bei den Daphninen die ganze Länge des Thorax einnimmt. Bei *Sida* und *Latona*, weniger schon bei *Daphnella*, krümmt sich das vordere, blinde Ende des Ovariums hornförmig nach aussen und hinten um, und dieser zurückgebogene Theil enthält das Keimlager, bei *Holopedium* ist dies nach der Abbildung MÜLLER's nicht der Fall, das Keimlager bildet dort die stumpfe, breite Kuppe des völlig gestreckt endigenden Ovariums.

Bei Allen bildet der Eileiter die directe, aber sehr stark verjüngte Fortsetzung des Ovarialschlauchs und krümmt sich in sanftem Bogen nach aufwärts, um mit einer etwas nach vorn gewandten, trichterförmigen Oeffnung, der Vulva (*Vr*) auf dem ersten Abdominal-Segment in den Brutraum einzumünden.

1) So wenigstens im Süden von Deutschland! im Norden wird sie um einige Wochen früher beginnen, wie ich denn auch in 700 Meter über dem Meere auf dem Schwarzwald dieselbe ebenfalls um 3--4 Wochen vorgerückt fand.

Der ganze, gerade gestreckte Theil des Ovariums dient der Reifung der vom Keimlager her vorgeschobenen Keimgruppen mit einziger Ausnahme eines kleinen Stückes unmittelbar vor dem Oviduct. Dieses aber scheint mir in genetischer, wie in functioneller Beziehung wesentlich verschieden vom übrigen Ovarium.

Genetisch gehört es zum Eileiter und entsteht mit diesem aus der Hypodermis. Ich glaube, dass man dies mit Sicherheit aus dem Befund bei jungen Thieren abnehmen darf. Bei reifen Embryonen von *Sida* (Fig. 48 A) besteht das Ovarium aus einer länglichen Protoplasma-masse mit eingebetteten Kernen; dasselbe liegt ganz vorn im Thorax und ist befestigt, wie bei *Daphnia* durch zwei dünne, protoplas-matische Fäden, von denen der hintere lang ist und bis an die spätere Vulva reicht. An Embryonen sieht man zwar diese Fäden nicht, wes-halb sie auch in der Zeichnung weggeblieben sind — undurchsichtige Dotterkugeln verhüllen dieselben — allein bald nach der Geburt erkennt man sie deutlich und bemerkt dann, dass der hintere Faden sich mit einer bedeutenden Anschwellung an die Hypodermis ansetzt oder viel-mehr mit ihr verschmilzt. Aus dieser Anschwellung nun entwickelt sich der Eileiter und der in Rede stehende Abschnitt, den ich functio-nell als *Receptaculum seminis* auffassen möchte.

Dass die Entwicklung desselben von der Hypodermis ausgeht und nicht von der Ovarialanlage, lässt sich auch in viel späteren Stadien, besonders bei *Daphnella* sehr schön beobachten. So zeigt in Fig. 55 A das rechte Ovarium noch beinahe embryonale Zustände; ausser dem Keimlager enthält es nur eine, noch sehr kleine Keimgruppe und hängt nur durch einen langen und dünnen Faden mit der Haut und der von dieser aus vorgewachsenen Anschwellung zusammen, welche ihrerseits nichts Anderes ist, als Oviduct mit *Receptaculum* und zwar auf genau derselben vorgeschrittenen Stufe der Entwicklung, wie im linken Ovarium, welches bereits ein nahezu reifes Ei enthält.

Erst wenn die Keimgruppen heranwachsen, rücken sie weiter nach hinten, erweitern so den vorher soliden Faden zum »Eibehälter« (*CLAUS*) und stossen schliesslich am Boden des *Receptaculum* an. Ovarium und Ausleitungsapparat wachsen also einander entgegen.

Ich will gleich hier schon anführen, dass dieser »Boden« des *Receptaculum*, der zuerst aus einer dicken Lage von Hypodermiszellen be-steht, bei dem späteren Wachstum des Thieres und damit auch des Eierstockes und seines Inhaltes sich immer mehr verdünnt, bis er zu-letzt — beim Austreten der Eier in den Brutraum — völlig schwindet. Der Vorgang ist ganz analog demjenigen, durch welchen die Eier der Insecten ihre Eiröhren und Epithelfollikel verlassen; wie v. *SIEBOLD* und

H. Ludwig gezeigt haben, zerfällt das Epithel des Follikels, sobald das Ei seine Reife erlangt hat.

Auch bei den Sidinen handelt es sich um den Zerfall einer Epithelschicht, nur dass nicht die ganze epitheliale Auskleidung des Receptaculum sich auflöst, sondern eben nur die Scheidewand, welche das Lumen desselben von dem des eigentlichen Eierstockschauches trennt (SRs).

Was nun die functionelle Bedeutung dieses zu einer geräumigen Höhle erweiterten vorderen Abschnittes des Eileiters angeht, so muss zuerst hervorgehoben werden, dass derselbe bei Weibchen, die in Sommereibildung begriffen sind, sehr kurz und stets leer ist (Fig. 1 A), bei Thieren dagegen, welche Wintereier in sich entwickeln, bedeutend länger, oft doppelt so lang und darüber, als er in Fig. 3 abgebildet ist. Einen förmlichen Beweis für meine Deutung dieses Abschnittes als Receptaculum vermag ich allerdings nicht beizubringen, insofern es mir nicht gelungen ist, die sehr charakteristischen Formen der Samenzellen, wie man sie im Hoden der Männchen beobachtet, auch hier nachzuweisen. Dagegen habe ich oft bei Weibchen mit nahezu reifen Wintereiern diesen Raum mit sehr blassen, zellenartigen Gebilden mehr oder weniger angefüllt gefunden, deren Natur und Herkunft nicht näher ergründet werden konnte. Dieselben waren theils ganz homogen, theils mit Körnchen durchsetzt und schienen einen kugligen Kern zu enthalten. Da wir auch bei anderen Thieren (Nematoden) wissen, dass die Samenzellen, wenn sie in den weiblichen Körper gelangt sind, wesentliche Gestaltsveränderungen durchmachen, so ist es wohl keine allzugewagte Annahme, eine solche auch hier vorauszusetzen. Jedenfalls wäre es misslich zu erklären, was anders die beobachteten zelligen Körper sein sollten und auf welchem Wege sie in das Receptaculum gelangen. Schliesslich sprechen noch zwei Punkte für meine Deutung, zuerst der Umstand, dass junge Thiere nur selten, wenn auch mitunter diese für Samen gebaltene Füllung des Receptaculum aufweisen und dann die Allgemeinheit des Vorkommens dieser taschenförmigen Erweiterung des Eileiters bei allen Gattungen der Sidinen. Der letzte Umstand ist deshalb nahezu beweisend, weil eine dieser Gattungen, *Daphnella*, ein Begattungsorgan besitzt, dessen sehr eigenthümlich gestaltetes Ende auf die Vulva des Weibchens genau zu passen scheint. Wer je das merkwürdige, stiefelförmige, im Verhältniss zum ganzen Thier colossale Begattungsorgan von *Daphnella* gesehen hat, wird kaum im Zweifel sein, dass dasselbe bestimmt ist, sich mit seiner etwas ausgehöhlten, eigenthümlich modellirten Endfläche, wie mit einem Saugnapf auf der Geschlechtsöffnung des

Weibchens festzubefestigen. An eine Entleerung des Samens in den Brutraum kann hier gar nicht gedacht werden, ebensowenig aber auch an eine Einführung des enormen Penis in den engen Oviduct. Wenn aber bei einer Gattung aus dieser Familie die betreffende Tasche als Receptaculum functionirt, so liegt kein Grund vor, ihr diese Bedeutung bei den anderen abzusprechen und dies um so weniger, als auch bei ihnen Stellung und Gestalt der Vulva ein Ansaugen der männlichen Sexual-Oeffnung sehr wohl ermöglicht. Bei *Latona* wie bei *Sida* ist die Vulva mit ihrer Fläche nach vorn gerichtet; wenn nun das Thier bei der Begattung den Hinterleib so stark wie möglich aus der Schale herausstreckt und zugleich nach abwärts schlägt, so sieht die Fläche der Vulva gerade nach oben und das Männchen, welches Bauch gegen Bauch am Weibchen sich festklammert, kann das eigene Abdemen so nach oben strecken, dass dessen Ventralfläche mit der Sexualpapille genau auf die Vulva zu liegen kommt. Ich habe zwar die Begattung niemals beobachten können, aber ich glaube nicht zu irren, dass sie auf diese Weise vor sich gehen wird.

Uebrigens schreibe ich, bei *Sida* wenigstens, diesem Receptaculum noch eine andere Function zu, die Abscheidung eines schleimigen, klebrigen Secretes nämlich, welches in sehr dünner Schicht die Winter-eier überzieht.

Das Eierstocks-Epithel scheint auf den ersten Blick nur eine sehr untergeordnete Rolle bei den Sidinen zu spielen. Niemals sieht man es in Form grosser, nur mit Flüssigkeit (Blutplasma) gefüllter Blasen den halben Eierstock ausfüllen, wie bei den Daphninen. Wenn die reifen Eier in den Brutraum übergetreten sind, so füllt sich der nun leere Ovarialschlauch nicht, wie bei jenen mit Blasezellen, sondern er fällt zusammen und erscheint dann als ein stark längsfaltiger Schlauch mit sehr kleinem Lumen.

Dennoch kann auch hier das für gewöhnlich unscheinbare, zerstreut der cuticularen Ovarialscheide anhaftende Epithel zu einer bedeutenderen Rolle sich aufschwingen. Auch bei den Sidinen nämlich gehören theilweise Resorptionsprocesse mit in den normalen Gang der Eientwicklung und diese werden stets von einem Anschwellen der Epithelzellen begleitet, welche hier, wie bei *Leptodora* und den Daphninen in gewissem Sinne als Aufsaugungs-Organe des Eierstockes functioniren.

4. Die Gattung *Daphnella*.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf *Daphnella Brachyura* Lévin, die von LEYDIG nur deshalb in Süddeutschland vermisst wurde, weil es ihm nicht bekannt war, dass sie, wie alle anderen »pelagische« Crustaceen des süßen Wassers nur bei Nacht an die Oberfläche kommt, bei Tage aber in einer Tiefe von 5—20 Meter lebt¹⁾. Die Art ist im Bodensee, wie im Alpsee bei Immenstadt und wohl in allen am Fusse der Alpen gelegenen Seen überaus häufig, ich habe sie aber neuerdings auch in einem Sumpf in der Nähe des Bodensee's gefunden und zwar auch hier in grossen Schaaren, allein nicht in der Tiefe, sondern auch bei Tage und im hellen Sonnenschein an der Oberfläche.

Der Process der Eibildung scheint auf den ersten Blick ganz so zu verlaufen, wie ihn P. E. MÜLLER für *Holopedium* dargestellt, nur insofern noch einfacher, als hier die Anzahl der Keimgruppen, welche sich gleichzeitig zum Ei ausbilden, eine viel geringere ist; es entwickelt sich, wie bei *Daphnia* und Verwandten, niemals mehr als ein einziges Winterei in einem Ovarium, und auch bei der Sommerbildung kommt es häufig nur zur Ausbildung eines Eies, niemals aber zu mehr als höchstens dreien.

Wenn aber auch insofern die Eibildung nach dem für die Daphnoiden allgemein gültigen Schema abläuft, dass Keimgruppen aus dem Keimlager vorrücken und ihre dritte Zelle sich unter Schwimden der anderen zum Ei entwickelt, so ist doch damit der Vorgang keineswegs erschöpft. Bei genauerem Zusehen zeigt es sich vielmehr, dass hier das Ei nicht aus einer, sondern aus mehreren Keimgruppen entsteht und zwar sowohl Sommer- als Wintereier. Ausser der Keimgruppe, deren dritte Zelle zum Ei wird, müssen noch mehrere andere Keimgruppen zur Eibildung mitwirken, indem ihre Keimzellen sich als »secundäre Nährzellen« verhalten, d. h. auflösen und ihr gelöstes Protoplasma der Eizelle zuführen. Es spielen also ähnliche Vorgänge sich hier ab, wie bei der Winterei-Bildung von *Leptodora*, *Daphnia* und *Moina*.

Lange Zeit hatte ich dies übersehen und erst theoretische Erwägungen führten mich zu der Vermuthung, dass es so sein müsse.

1) Diese Thatsache ist in demselben Sommer 1874 von FOREL und von mir aufgefunden, auch ungefähr gleichzeitig veröffentlicht worden. Siehe FOREL, Faune profonde du Lac Léman, 2^{ème} discours, prononcé devant la Société helvétique des Sciences naturelles à Coire le 12 Sept. 1874, p. 132, und WEISMANN, »Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*«. Diese Zeitschrift Bd. XXIV, 1874, p. 404. Erst im folgenden Heft derselben Zeitschrift kamen dann die Mittheilungen von WILLEMOES-SUHM über das ganz analoge Auf- und Absteigen der marinen, pelagischen Crustaceen, welche FOREL a. a. O. in einer Anmerkung citirt.

Aus den Ergebnissen bei *Leptodora* hatte ich geschlossen, dass eine Keimzelle auf dem gewöhnlichen Wege der Ernährung vom Blute aus nur bis zu einer bestimmten Grenze wachsen kann, dass sie aber diese Grenze überschreitet, wenn ihr fertiges Protoplasma von anderen Zellen herzugeleitet wird.

War dieser Satz richtig und durfte man weiter annehmen, dass die Wachstumsgrenze für die Keimzellen verschiedener Arten verschieden und zwar einigermaßen proportional der Grösse des ganzen Thieres sei, so musste erwartet werden, dass mindestens die Winter-eier von *Daphnella* sich nicht ohne Hilfe secundärer Nährzellen entwickeln könnten, denn sie besitzen im Verhältniss zum ganzen Thier eine ganz ungewöhnliche Grösse.

Dies verhält sich nun in der That so, doch lässt es sich nicht so leicht nachweisen, wie bei den früher beobachteten Daphnoiden, weil die Keimgruppen, welche jedesmal zur Bildung eines Eies zusammenwirken müssen, nicht gleichzeitig, sondern successive aus dem Keimlager vorrücken und weil es nicht möglich ist, ein und dasselbe Individuum in seiner Entwicklung zu verfolgen; die Thiere lassen sich in Gefangenschaft überhaupt nicht halten und sind ausserdem auch viel zu zart, um den unvermeidlichen Druck des Deckgläschens lange zu überleben. Einen zwar nur theilweisen, aber doch immerhin sehr willkommenen Ersatz erhält man dadurch, dass häufig die beiden Eierstöcke sich auf verschiedenen Stadien der Eibildung befinden. Dies bietet wenigstens die Möglichkeit, auch schon vor der Dotterabscheidung zu erkennen, ob es sich um Winter- oder Sommereibildung handelt, denn wenn der eine Eierstock ein nahezu reifes Winter-ei enthält, so enthält auch der andere die Anlage eines Winter-eies; niemals entwickeln sich verschiedene Eiarten in den Organen der beiden Körperhälften.

Ehe ich nun versuche, den Verlauf der Eibildung zu schildern und besonders festzustellen, wie viele Keimgruppen resorbiert werden müssen, damit ein Ei zu Stande komme, wird es gut sein, eine kurze Darstellung dieses Resorptionsprocesses selbst vorzuschicken.

Der Hauptsache nach verläuft derselbe genau so wie bei *Leptodora*; auch hier spielt das Epithel eine hervorragende Rolle, auch hier schwillt das vorher unscheinbare, ja fast unsichtbare und nur zerstreut, nicht als geschlossene Schicht der Ovarialscheide ansitzende Epithel blasig an, sobald eine Keimgruppe sich aufzulösen beginnt. Die vorher winzigen, plattgedrückten Zellen verwandeln sich in relativ mächtige Blasen, in welche sodann ein grosser Theil des Nährzellenprotoplasmas einwandert, um sich allmählig aufzulösen.

Wenn es auch bei *Daphnella* nicht gelang, die Einwanderung direct zu beobachten, wie bei *Leptodora*, so findet man doch die Stadien vor und nachher in so analoger Weise, dass kein Zweifel über die Identität des Vorganges bleiben kann.

Wie bei *Leptodora*, so kann man auch hier drei Stadien dieses Auflösungsprocesses unterscheiden, deren erstes die Bildung einer Nährkammer, d. h. die Wucherung des Epithels in der Umgebung der sich auflösenden Keimgruppe in sich begreift, das zweite die Einwanderung des Protoplasmas der Nährzellen in die Epithelzellen und die Auflösung desselben, während das dritte die Wiederabgabe der aufgelösten Proteinsubstanzen und die Rückbildung der Nährkammer umfasst.

In Bezug auf den für *Leptodora* gebildeten Ausdruck »Nährkammer« muss ich bemerken, dass er hier nicht wörtlich zu nehmen ist. Die wuchernden Epithelzellen ordnen sich hier nicht so regelmässig zu einer geschlossenen Follikelwand, wie dies bei *Leptodora* so häufig vorkommt, und auch die Gestalt des Gebildes im Ganzen ist schwankender, niemals so regelmässig kuglig, wie dort, sondern bald kurz cylindrisch, bald lang gestreckt, spindelförmig, je nach der Grösse und ursprünglichen Gestalt der sich auflösenden Keimgruppe.

Das erste Stadium stellt Fig. 56 B dar. Man erkennt im Centrum der Nährkammer, d. h. eines ziemlich unregelmässigen Haufens grösserer und kleinerer, blasig geschwelter Epithelzellen die »primären Nährballen« (*prim. NB*), entstanden aus den vier Keimzellen der betreffenden Nährgruppe, welche ihre Kerne eingebüsst und sich unregelmässig ineinander geschoben haben, so dass ihre Vierzahl sich nicht mehr erkennen lässt. Offenbar ist bereits ein grosser Theil von ihnen direct resorbirt, wie ja auch bei *Leptodora* die Schwellung und Wucherung des Epithels als die Folge der bereits begonnenen Auflösung der Nährzellen betrachtet werden musste.

Das zweite Stadium bringt die Fortsetzung des Auflösungs Vorganges. Die im Centrum der Nährkammer liegenden »primären Nährballen« senden stumpfe Fortsätze in die blasigen Epithelzellen hinein, diese schnüren sich ab und verwandeln sich in »secundäre Nährballen«, kuglige Protoplasmaklumpen verschiedener Grösse, welche eine Zeit lang amöboide Bewegungen zeigen, dann aber quellen, blass werden und schliesslich sich ganz auflösen.

So bei *Leptodora*! Bei *Daphnella* kann der Process nicht unter dem Mikroskop verfolgt werden, da die zarten Thiere rasch absterben, auch kann man dasselbe Thier nicht mehrmals zur Beobachtung brauchen.

Aus solchen Bildern aber, wie sie in den Figg. 49 u. 50 dargestellt sind, lässt sich erkennen, dass der Vorgang auch hier derselbe ist.

In Fig. 49 sieht man zahlreiche secundäre Nährballen (*sec. Nb*) in den stark geschwollenen Epithelzellen liegen, einige noch vollkommen deutlich und mit ziemlich dunkeln Körnchen durchsetzt, andere schon in der Auflösung begriffen und so blass, dass sie kaum noch zu erkennen sind; einige sind auch mit ihren Nachbarn zusammengeflossen und die Zelle erscheint dann fast ganz von körniger Masse erfüllt. In Fig. 50 ist Letzteres bei fast allen Zellen der langgestreckten und zellenreichen Nährkammer der Fall, nur einige der vordersten und hintersten Epithelzellen sind frei von halbaufgelöstem Protoplasma oder enthalten nur kleine Mengen davon. Der letzte Schritt in dem Process der Auflösung besteht dann in dem Verschwinden der zerstreuten feinen Körnchen. Die Epithelzellen sind dann prall gefüllt mit einer schwach gelblich schimmernden Flüssigkeit von stärkerem Lichtbrechungsvermögen, als das umgebende Blut. Sie erscheinen dann fein, aber doch dunkel contourirt und besitzen einen gewissen matten Glanz (Fig. 52 *B*), den sie später wieder verlieren. Ich habe diese Füllung der Zellen mit flüssigem Protoplasma bei *Leptodora* niemals so deutlich gesehen, was wohl von der absoluten Farblosigkeit des Protoplasmas bei dieser Art herrühren mag.

Das dritte Stadium ist das der Rückbildung. Osmotische Prozesse, über die wir für jetzt nichts Näheres erfahren können, lassen die Epithelzellen ihre gelösten Nährstoffe wieder abgeben, sie entleeren sich und schrumpfen zugleich wieder auf eine geringere Grösse zusammen (Fig. 54), die im Laufe der weiteren Entwicklung des Eies immer mehr noch abnimmt, bis schliesslich das ganze ephemere Gebilde der Nährkammer verschwunden ist und nur noch einzelne winzige Epithelzellen übrig bleiben, welche wie gewöhnlich der Ovarialscheide ansitzen und ohne Anwendung von Reagentien in der Regel nicht wahrnehmbar sind. Oft halten sich indessen Reste der Nährkammer noch bis in sehr späte Zeit der Eientwicklung hinein, wie z. B. in Fig. 55 *B* zwei blasige Epithelzellen (*Ep*) noch zu erkennen sind, die der dritten Nährzelle der Eigruppe aufliegen.

Es ist mir durch verschiedene Beobachtungen wahrscheinlich, dass das zweite Stadium in der eben geschilderten Form auch ausfallen kann und zwar dann, wenn die der Auflösung verfallene Keimgruppe sehr klein ist; es bilden sich dann eben keine secundären Nährballen, sondern die primären lösen sich direct auf und nicht im Innern der Epithelzellen, sondern zwischen ihnen eingeschlossen. Nach den Ergebnissen an *Leptodora* lässt sich dies auch kaum anders erwarten,

da die Bildung secundärer Nährballen eben nur darin ihren Grund hat, dass durch Zertheilung der mächtig grossen primären Nährballen in viele kleine secundäre eine weit raschere Auflösung des Protoplasmas ermöglicht wird.

Von der Darstellung des Auflösungsprocesses kehre ich jetzt zurück zu der Eibildung im Ganzen.

Was zuerst die Bildung der Wintererier betrifft, so beginnt sie damit, dass successive mehrere junge Keimgruppen sich vom Keimlager löslösen, nach hinten rücken und gewöhnlich sehr bald schon den Ovarialschlauch bis dicht an das Receptaculum hin ausfüllen. Ich habe fünf, ja sogar sechs Keimgruppen beobachtet, und von diesen entwickelt sich immer nur eine und zwar stets nur die dem Keimstock zunächst liegende zum Ei. Die andern aber lösen sich bald auf, werden vollständig resorbirt und ihre Zellen spielen somit die Rolle von secundären Nährzellen.

Diese der Auflösung verfallenen Keimgruppen, die ich als »Nährgruppen« bezeichnen will, sind niemals an Grösse ganz gleich. Bezeichnet man sie nach der Reihenfolge, wie sie aus dem Keimlager hervortraten, so ist die erste (*Ngr 1*) auch immer die kleinste, dann nimmt ihre Grösse nach vorn immer mehr zu und die eibildende Keimgruppe ist schon in sehr früher Zeit die grösste von allen.

So kann man also allein schon aus den Lage- und Grössenverhältnissen der Keimgruppen innerhalb des Ovarialschlauchs mit voller Sicherheit Eigruppe und Nährgruppen voneinander scheiden, denn da stets nur ein Wintererier sich im Ovarium bildet, dieses aber zu vorderst liegt, so müssen nothwendig alle dahinter gelegenen Keimgruppen aufgelöst werden, soll überhaupt ein Ei Platz zu seiner Ausbildung und seinem Austritt in den Brutraum erhalten.

Die Reihenfolge, in welcher sich die Nährgruppen auflösen, ist nicht immer die gleiche. In vielen Fällen findet man das Ovarium in seiner ganzen Länge bereits mit Keimgruppen gefüllt, wenn die erste Nährgruppe sich aufzulösen anfängt (Fig. 61). Nicht immer auch ist es die räumlich erste Nährgruppe, welche mit der Auflösung vorangeht, sondern nicht selten auch die dritte oder vierte, d. h. diejenige, welche unmittelbar an die eibildende Keimgruppe anstösst (Fig. 62).

Nimmt man noch dazu, dass auch die Anzahl der Nährgruppen Schwankungen ausgesetzt ist, ich beobachtete drei, vier, ja selbst fünf Nährgruppen, so geht aus alle Diesem hervor, dass dieser ganze Ernährungsprocess mannigfacher Modificationen fähig ist, die wohl wesentlich davon abhängen, wie rasch die Bildung und Loslösung der Keim-

gruppen vom Keimlager vor sich geht, in letzter Instanz also, wie intensiv das Thier ernährt wird.

Ist die früher bei *Leptodora* aufgestellte Ansicht richtig, dass eine bestimmte Menge von Protoplasma der eibildenden Keimgruppe zugeführt werden muss, damit ein Ei entstehen könne, so haben Schwankungen in der Anzahl der Nährgruppen nichts Ueberraschendes, da dieselbe Menge von Protoplasma von drei, vier oder fünf Nährgruppen geliefert werden kann, sobald die Grösse der Nährgruppen im umgekehrten Verhältniss zu ihrer Anzahl steht. Die Beobachtung zeigt aber in der That, dass die Nährgruppen um so kleiner sind, je zahlreicher sie sind.

Wenn aber auch die Resorptionsvorgänge in Bezug auf Zahl der Nährgruppen und Reihenfolge ihrer Auflösung nichts weniger, als uniform sind, so zeigen sie doch in einer andern Beziehung eine grosse Constanz: sie nehmen immer ihren Ablauf in dem ersten Stadium der Eibildung, in dem Stadium, welches der Dotterabscheidung vorausgeht. Deshalb folgt sich die Auflösung der drei bis fünf Nährgruppen auch in sehr kurzer Zeit, wie allein schon solche Bilder, wie das in Fig. 61 dargestellte, beweisen. Hier ist von drei Nährgruppen die erste (*Ngi 1*) in Resorption begriffen. Die feinen Körnchen aber, welche in sämtlichen vier Zellen der eibildenden Keimgruppe das Protoplasma durchsetzen, beweisen nicht nur, dass hier ein Winter-ei gebildet werden wird, sondern ferner auch, dass die Dotterabscheidung nahe bevorsteht, denn erst kurz vor dem Beginn der Dotterausscheidung zeigen sich diese Körnchen. Es folgt also, dass in dem kurzen Zeitraum bis zu begonnener Dotterabscheidung auch noch die beiden andern Nährgruppen resorbirt werden müssen, denn sobald die Eizelle auch nur zum vierten Theil von Dotterkugeln erfüllt ist, findet man keine Nährgruppen mehr, vielmehr nur noch die Spuren ihres Daseins, leere Nährkammern.

Was nun das Auftreten der eben erwähnten feinen und stark lichtbrechenden Körnchen in den vier Keimzellen betrifft, so scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass dies, genau genommen, nicht eine der Dotterabscheidung vorausgehende Erscheinung ist, sondern vielmehr der erste Anfang dieser Abscheidung selbst. Nach der ganzen Art und Weise, wie diese stark lichtbrechenden Körnchen zuerst als ein Hof um den Kern, dann auch im übrigen Protoplasma auftreten, einzeln oder in kleinen Gruppen von dreien und vieren beisammen, stehe ich nicht an, sie für den Beginn der Dotterbildung zu halten. Bei der verwandten *Sida* zeigt sich genau dieselbe Erscheinung, und wir gelangen so zu dem beachtenswerthen Resultat, dass bei den *Sidinen*, wie bei

Moina und *Macrothrix* in allen vier Zellen der Winterkeimgruppe sich Dotter ausscheidet, in den Nährzellen freilich nur als ein schwacher Versuch, ein abortiver Process. Kurze Zeit nach dem Auftreten dieser feinen ersten Dotterkörnchen beginnt dann die Eizelle mit der Abscheidung der eigentlichen Dotterelemente, grösserer dunkler Dotterkugeln, in den drei Nährzellen aber vermehren sich die feinen Körnchen noch so lange, als die Zelle wächst, so dass sie dann dicht und gleichmässig von ihnen durchsetzt erscheint (Fig. 54 u. 55 B, vergleiche auch Fig. 3, welche dasselbe bei *Sida* darstellt).

Wenn die Nährgruppen sich vollständig aufgelöst haben, besitzt die Eizelle etwa die Länge von 0,06 Mm., sie übertrifft die sie einschliessenden primären Nährzellen nur um Weniges. Von nun an aber übernimmt die eibildende Keimgruppe allein die weitere Ausbildung des Eies. Eine Zeit lang wachsen alle vier Zellen noch weiter, wenn auch die Eizelle stärker, als die Nährzellen, dann aber fangen diese letzteren an zu schwinden, die Eizelle allein wächst noch, füllt sich immer mehr mit Dotter (Fig. 55 A) und erreicht schliesslich eine im Verhältniss zum Thier ganz colossale Grösse, wie man schon daraus abnehmen kann, dass sie 0,7 Mm. in der Länge misst, während das ganze Thier nur 4,0 Mm. lang ist!

Wie merkwürdig sich dabei das Ovarium ausdehnt, soll später besprochen werden, hier müssen noch eigenthümliche Modificationen der geschilderten Resorptionsvorgänge ihre Stelle finden.

Nicht selten beobachtet man, dass die einzige aus dem Keimstock vorgerückte Keimgruppe der Resorption verfällt. So ist es in Fig. 50 der Fall; vor der langgestreckten »Nährkammer« befand sich nur das Keimlager, von welchem sich eben eine noch sehr kleine Keimgruppe (*Kgr*, leider konnte das ganze Ovarium auf der Tafel nicht mehr Platz finden!) vorgeschoben hat. Man könnte nun wohl versucht sein, zu fragen: Wozu hat sich die einzige grosse Keimgruppe in eine Nährkammer verwandelt? Allein der teleologischen Frage nach dem »Wozu« sollte wohl richtiger die nach dem »Warum« vorhergehen, und darauf scheint mir die Antwort nicht schwierig zu sein. Diese Keimgruppe hat sich aufgelöst, weil sie allein ohne Beihülfe von Nährgruppen nicht im Stande ist, ein Wintersei zu bilden. Es ist dieselbe Auslegung, welche ich dem analogen Befund bei *Leptodora* früher gegeben habe.

Man kann aber hier noch weiter gehen und eine Antwort auf die weitere Frage versuchen, warum denn in solchen Fällen nicht gleich mehrere Keimgruppen vom Keimlager aus vorgeschoben worden sind, so dass Eibildung sofort möglich wurde. Ich glaube, dass dies darin seinen Grund hat, dass bei jungen oder auch bei schlechter ernährten

Thieren die gleichzeitige Ausbildung eines Winteres in jedem Ovarium nicht möglich ist. Thatsächlich findet man bei jungen Thieren die Ovarien in der Eibildung abwechseln, wie Fig. 55 *A* u. *B* veranschaulichen. Wenn im linken Eierstock einmal die Ausbildung eines der colossalen Winteres im Zug ist, so bleibt der rechte (*B*) erfahrungsgemäss in der Entwicklung zurück, und wenn dies in dem Maasse der Fall ist, wie in Fig. 55, so tritt auch keine Auflösung der einzigen Keimgruppe des zurückgebliebenen Eierstockes auf. Wohl aber geschieht dies dann, wenn die beiden Ovarien nicht so weit in der Entwicklung auseinander sind, wenn z. B. — wie es bei dem der Fig. 50 zu Grunde liegenden Thier der Fall war — links die Dotterabscheidung schon in vollem Gange ist, rechts aber eine einzelne Keimgruppe sich aus dem Keimstock vorgeschoben hat und so weit herangewachsen ist, als sie vermöge der Ernährung aus dem Blute heranwachsen kann. In diesem Falle muss dieselbe der Resorption verfallen, da sie — wie ich bei *Leptodora* zu zeigen suchte — auf dem Maximum ihres Eigenwachsthums nicht stehen bleiben kann.

Wenden wir uns aber zurück zu der Frage nach dem »Wozu«. Zu wessen Nutzen und Frommen löst sich nun eine solche isolirte Keimgruppe, wie sie in Fig. 50 dargestellt ist, auf? Eine bestimmte Antwort ist darauf nicht zu geben, dass aber das gelöste Protoplasma zunächst vom Blute aufgenommen werden wird und durch dieses in erster Linie dem andern Ovarium, welches in voller Eibildung begriffen ist, zu Gute kommen möchte, ist eine wohl nicht sehr unwahrscheinliche Vermuthung. Schon das enorme Wachsthum einer dotterbereitenden Eizelle deutet auf einen höchst energischen Stoffwechsel in ihr hin, noch deutlicher aber geht das Bedürfniss einer ununterbrochenen Stoffzufuhr aus einer Beobachtung hervor, die ich oft an *Daphnella*, noch öfter an *Sida* gemacht habe. Sie besteht, kurz gefasst, darin, dass bei Thieren, welche hungern, die eibildenden Keimgruppen sofort Veränderungen erleiden, ganz analog denjenigen, welche die normale Auflösung der Nährgruppen einleiten. Bei fortgesetzter Nahrungsentziehung lösen sich die Eigruppen vollständig auf und zwar unter Epithelwucherung ganz genau so wie bei normaler Nährkammerbildung.

Ich werde bei *Sida* näher auf diese merkwürdige Erscheinung eingehen, die vor Allem den einen schon früher aufgestellten Satz als begründet erweist, dass auch die normale Auflösung von Keimgruppen auf einer Ernährungsbehinderung beruhen muss. Nur ist diese dort gewissermassen eine locale, darin begründet, dass eine Keimzelle aus einem Blute von bestimmtem Nahrungsgehalte auch

nur bis zu einer bestimmten Grösse heranwachsen kann, hier dagegen, beim Hungern des Thieres, ist sie eine allgemeine.

Diese Beobachtung hat auch ihre praktische Seite. Da es nämlich nicht möglich ist, *Daphnella* in Gefangenschaft gehörig zu ernähren, so ist es auch durchaus unthunlich, den normalen Process der Eibildung an solchen gefangen gehaltenen Individuen beobachten zu wollen. Alle Daten, auf welche ich obige Darstellung der Wintereibildung stützte, sind deshalb nur von ganz frisch eingefangenen Thieren entnommen.

So die Entwicklung der Wintereier. Was die der Sommer-eier angeht, so ist zwar unschwer festzustellen, dass auch hier secundäre Nährzellen mit im Spiele sind, die Anzahl aber der Keimgruppen, welche sich für das Ei auflösen, ist noch schwerer mit Sicherheit zu ermitteln und zwar deshalb, weil hier zwar häufig auch nur ein einziges Ei gleichzeitig im Eierstock gebildet wird, nicht selten aber auch deren zwei oder drei. Da nun die Auflösung der secundären Nährzellen der Dotterabscheidung grossentheils vorausgeht, an dieser aber allein zu erkennen ist, welche und wieviele Keimgruppen ein Ei aus sich entwickeln werden, so bliebe nur ein Weg, um über die Anzahl der in Bildung begriffenen Eier ins Reine zu kommen: die Verfolgung der weiteren Entwicklung an demselben Thier, leider aber verhindert die Zartheit des Thieres, ihn zu betreten. So bleibt denn nur die Combination aus einer grossen Zahl von Beobachtungen. Leider musste dieselbe kleiner bleiben, als es wünschenswerth war, da zu der Zeit, in welche meine Untersuchungen fielen (September und Anfang October), beinahe alle Weibchen in Wintereibildung begriffen waren.

Soviel glaube ich indessen doch angeben zu können: 1) dass auch hier die Zahl und Grösse der Nährgruppen schwankt und 2) dass sie im Ganzen geringer ist als bei der Bildung von Wintereiern.

Ich glaube, dass in der Regel für jedes Ei nur eine Nährgruppe sich auflöst. So sieht man in Fig. 56 A zwei eibildende Keimgruppen, kenntlich an den wenigen einzelnen »Oeltropfen«, welche sich, characteristisch für das Sommer-ei, in der Eizelle ausgeschieden haben. Vor und hinter diesen Keimgruppen liegt je eine Nährkammer noch im ersten Stadium begriffen (NK). Sobald die Resorption vollständig erfolgt ist, beginnt die Abscheidung der kleinen blassen Dotterkugeln, und nun entwickelt sich das Ei weiter auf Kosten seiner primären Nährzellen.

Hier, wie bei der Bildung von Wintereiern, findet man zuweilen eine oder zwei sehr kleine Keimgruppen dicht an die quere Scheidewand des Receptaculum angepresst, und diese bleiben oft noch intact, wenn die übrigen Nährgruppen längst aufgelöst sind. Später verschwinden

sie spurlos, müssen also auch resorbirt werden, jedenfalls aber ohne Hülfe von Epithelzellen, durch directe Auflösung. Es kann wohl nicht von einer besondern Bedeutung derselben die Rede sein, die geringe Menge von Protoplasma, welche sie dem Ei zuführen könnten, wird kaum in Betracht kommen.

Ihre Erklärung aber wird wohl darin zu finden sein, dass in solchen Fällen ein sehr rasches Vorrücken der Keimgruppen vom Keimstock her stattfand, so zwar, dass die zuerst vorgeschobenen durch die nachfolgenden bald an Grösse überflügelt werden mussten, denn aus allen Befunden scheint hervorzugehen, dass die Ernährungsbedingungen weiter vorn im Ovarium günstiger sind, als ganz hinten. So kommt es auch bei der Wintereibildung vor, dass die zuerst vorgeschobenen Keimgruppen ungemein klein bleiben und bis hart an das Septum Receptaculi, ja sogar noch ein Stück weit auf diesem bingedrängt werden (Fig. 62, *Ngr 1 u. 2*).

Sicher ist, dass bei der Sommereibildung so wenig, als bei der der Wintereier eine bestimmte feste Schablone eingehalten wird, dass vielmehr Zahl und Grösse der sich auflösenden Keimgruppen vielen Schwankungen ausgesetzt sind, abhängig höchst wahrscheinlich von dem absoluten und relativen Ernährungsstande des betreffenden Thieres. So will ich auch nicht durchaus in Abrede stellen, dass bei grossen und kräftigen Thieren nicht vielleicht auch einmal ein Sommerei sich ohne Beistand von Nährgruppen entwickeln könne, beobachtet aber habe ich es nicht, vielmehr fand ich stets bei Beginn der Dotterbildung entweder eine Nährgruppe, die sich als solche durch ihre Lage hinter der Eigruppe kund gab, oder eine Nährkammer auf irgend einem Stadium der Entwicklung. Oft findet man bei etwas vorgeschrittener Dotterbildung nur noch ein Häufchen wasserklarer, blasiger Zellen hinter der Eigruppe (Fig. 52 *A, Nk*), als sicheres Zeichen, dass hier ein Resorptionsprocess seinen Ablauf genommen hat und in späteren Stadien der Eibildung verschwinden auch diese letzten Reste.

Bei Sommereibildung habe ich auch wiederholt beobachtet, dass eine Keimgruppe auch dann noch in Auflösung eintreten kann, wenn sie sich bereits als Eigruppe constituirt hatte, d. h. wenn ihre dritte Zelle bereits Dotter abgeschieden hatte. Solche Fälle veranschaulichen am Besten, wie verwickelt die Ernährungsverhältnisse sind, von denen diese verschiedenartigen Combinationen von Wachstum und Rückbildung abhängen, welche die Eibildung ausmachen. Fig. 52 stellt die beiden Ovarien eines frisch eingefangenen, kräftigen und vollkommen munteren Thieres dar. Links liegt eine grosse Eigruppe (*Eigr*), deren Eizelle bereits Oeltropfen und Dotterkügelchen enthält,

vor ihr liegt noch eine kleine Keimgruppe (*Kgr*), hinter ihr eine leere Nährkammer. Im rechten Ovarium wiederholen sich genau dieselben Theile, aber mit dem Unterschied, dass hier die Eigruppe sich in eine langgestreckte Nährkammer (*Nk*) verwandelt hat, die hinter ihr gelegene kleine Keimgruppe (*Ngr*) aber noch nicht in Auflösung begriffen ist. Darüber, dass in der aufgelösten Keimgruppe (*Nk*) wirklich schon Dotterbildung eingetreten war, belehren uns die kleinen Oeltropfen (*Oel*), welche in oder zwischen den blasigen Epithelzellen (*Ep*) liegen.

Eine sichere Deutung des Befundes hätte nur die weitere Verfolgung der Entwicklung geben können. Die nächstliegende Vermuthung ist wohl die, dass das Thier gewissermassen zu schwach war, um zwei Eier zugleich hervorzubringen. So musste das eine mitten in seiner Entwicklung Halt machen und sich rückbilden. Sicher ist jedenfalls soviel, dass im rechten Ovarium die Ernährung ungenügend geworden ist. Zweifelhaft aber kann es scheinen, ob nicht etwa das resorbirte Protoplasma der davor liegenden Keimgruppe (*Kgr*) in erster Linie zu Gute kommen und diese zur Ausbildung eines Eies befähigen möchte.

Nach dieser Schilderung der Eibildung bleibt noch übrig, Einiges über die Eigenschaften der fertigen Eier, ihren Austritt aus dem Eierstock und über die Entstehung ihrer Hüllen zu sagen.

Der Dotter des Sommereies ist beinahe farblos, höchstens schwach grünlich und enthält, so lange er noch im Ovarium liegt, ausser einer Menge kleiner, scharf contourirter Dotterkugeln mehrere ungleich grosse, dunkel gerandete, blassgrünliche »Oeltropfen« (Fig. 5 A). Später beim Austreten des Eies in den Brutraum fliessen diese zusammen, wie dies von LEYDIG bei *Daphnia longispina* direct beobachtet wurde und bei allen Daphnoiden vorzukommen scheint.

Das fertige Sommerei ist länglich oval (Fig. 8 B), seine Schale, eine cuticulare Erhärtung seiner protoplasmatischen Rinde äusserst dünn und hell, in beiden Durchmesser misst das Ei 0,30 und 0,47 Millimeter.

Die Wintereier sind erheblich grösser und von Gestalt gedrungenener, sie messen 0,33 auf 0,47 Mm., somit also den dritten Theil der Länge des ganzen Thieres, welches 4 Mm. lang ist. Der Dotter erscheint bei durchfallendem Licht schwarz, bei auffallendem kreideweiss, so dass man an den weissen Streifen zu beiden Seiten des Darmes schon mit blossen Auge die Weibchen erkennen kann, die in Wintereibildung begriffen sind.

Sehr eigenthümlich verhält sich dabei das Ovarium in mechanischer Beziehung. Es wird durch die enorme Menge von Dotter, welche die wachsende Eizelle in sich abscheidet, dermassen ausgedehnt, dass es seine ursprüngliche cylindrische Form gänzlich einbüsst. Schon bei halbwüchsigen Wintereizellen sieht man, wie der Dotter nach oben wie nach unten kolbige Fortsätze in alle Zwischenräume entsendet, welche zwischen den Muskeln des Körpers übrig bleiben, später genügt aber auch dieser Raum nicht mehr; die schwellende Eizelle deckt von der Seite her den Darm vollständig zu und erstreckt sich nach abwärts nicht nur bis zur Basis der Füsse, sondern sie schiebt noch je einen langen, kolbigen Fortsatz in die Kiemenanhänge der Füsse (Fig. 7 A u. B), ja nach vorn überschreitet sie sogar die Grenze des Rumpfes und sendet einen bruchsackartig eingeschnürten Fortsatz in den Kopf hinein, so dass unmittelbar hinter den Oesophagus zwei grosse Dotterballen zu liegen kommen (D'), scheinbar ausser Zusammenhang mit dem Haupttheil der Eizelle.

Dass diese colossale Dottermasse nicht frei in der Leibeshöhle liegt, bedarf keiner Versicherung, es lässt sich aber auch ganz wohl die dünne Wand des Ovariums als Hülle derselben erkennen, besonders in den Kiemen, wenn durch Druck des Deckglases die dünne Ovarialhaut an einer anderen Stelle geplatzt ist und der Dotterfortsatz in der Kieme sich ein wenig von der Ovarialscheide zurückgezogen hat (Fig. 7 B, Os).

Auch bei *Daphnella* fehlen dem Winterdotter gänzlich die »Oelkugeln«, ebenso aber auch alle grösseren Fettkugeln, er enthält nur sehr kleine, körnige Elemente. Ein Ehippium wird hier nicht gebildet, wohl aber eine derbere Eischale als bei den Sommereiern, die zudem noch durch kleine rundliche, flache Höcker rauh erscheint. Ich habe ihre Bildung, wie auch das Austreten des Eies aus dem Ovarium direct beobachtet.

Letzteres ist schon bei mehreren Daphniden gesehen worden, so von LEYDIG¹⁾ bei *Daphnia longispina*, von LUBBOCK²⁾ bei *Daphnia Schaefferi*, von MÜLLER bei *Leptodora*; wie ein »flüssiger Brei« (MÜLLER) strömt das Ei, welches noch von keiner Membran umgeben ist, in den Brutraum über. Ich selbst habe den Vorgang wiederholt bei *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia Pulex* und *Daphnella Brachyura* beobachtet und möchte dabei nur Eines noch hervorheben. Es ist ein Irrthum, wenn man glaubt, der Dotter ströme frei dahin, obgleich es in vielen Fällen ganz so aussieht, eine Hülle,

1) Daphniden p. 445.

2) a. a. O. p. 85.

d. h. eine eigentliche Schale, ist allerdings nicht vorhanden, wohl aber eine Hülle anderer Art, nämlich das Protoplasma des Eies. Dieses ist es, welches als zähe Rindenschicht den Dotter zusammenhält, der ohne diesen Halt auseinanderfliessen würde und auch wirklich auseinander fliesst und theils im Oviduct, theils im Ovarium selbst zurückbleibt, sobald die protoplasmatische Rinde irgendwo zerreißt (siehe: diese Schrift, Theil I). Diese Rinde ist freilich nicht immer so augenfällig wie bei den Wintereiern von *Leptodora*, auch bei *Daphnella* ist sie nur dünn und noch dazu durch Beimengung feinsten Dotterkörnchen theilweise getrübt. Fig. 6 A zeigt eine *Daphnella* von oben in dem Moment, wo bereits mehr als die Hälfte des ganzen Eies (*oh*) in den Brutraum getreten ist, der Rest (*ah*) aber noch im Ovarium liegt. Ein Fliessen der feinen Dottertropfen sah man nur an der Umbiegungsstelle. In dem Maasse, als das Ei in den Brutraum übertrat, verdünnte sich die Dottermasse im Ovarium, wurde heller, bräunlich statt tiefschwarz und rückte schliesslich — so wie dargestellt — von der nächstjüngeren Keimgruppe (*Kgr*) des Ovariums weg nach hinten. Dabei beobachtete man fortwährende Contractionen des Ovariums, welches nach der Entleerung zu einem faltigen Strang zusammenfiel. Niemals trat Discontinuität der Eimasse ein. Nach dem völligen Uebertritt erfolgte dann eine langsame Zusammenziehung des Eies, welche aber sicherlich nicht von den Dotterelementen, sondern von dem Protoplasma des Eies ausgeführt wird, d. h. von der mehr oder minder mit feinen Dotterelementen gemischten Rindenschicht. Das Ei nahm nacheinander die Form einer Wurst, eines Bisquits, eines länglichen Ovals an und zog sich schliesslich auf die Eiform zusammen (Fig. 6 B). Schon in der Bisquitform lässt dasselbe einen sehr zarten doppelten Contour erkennen, den ersten Anfang der cuticularen Schale, die von nun an stetig an Dicke zunimmt. Für das Genauere des Vorganges der Schalenbildung muss ich auf die bei *Polyphemus* gegebene Darstellung verweisen. Die oben erwähnten Rauigkeiten der Schale mögen damit zusammenhängen, dass während der Schalenbildung die ganze Protoplasmaschicht sich mit Dotterkörnchen erfüllt.

Der ganze Vorgang der Eientleerung bis zur vollendeten Zusammenziehung des Eies dauerte eine halbe Stunde.

2. Die Gattung *Sida*.

Ueber das Ovarium von *Sida* kann ich mich kurz fassen: es ist einfach ein vergrössertes *Daphnella*-Ovarium. Entsprechend der ungleich bedeutenderen Körpergrösse — *Sida* kann bis zu 4 Mm.

lang werden — besitzt auch der Eierstock eine viel grössere Länge, und da weder die fertigen Eier, noch die Keimgruppen, aus denen sie hervorgehen, in demselben Verhältniss grösser sind, so haben also mehr Keimgruppen und mehr reife Eier zu gleicher Zeit im Eierstock Platz, als dort. Auf diese Grössenverhältnisse müssen wohl alle Unterschiede in der Eibildung beider Gattungen zurückbezogen werden.

So zeigt schon das Keimlager eine viel grössere Anzahl von Kernen als bei *Daphnella*, es nimmt das vordere, nach hinten hornartig umgekrümmte Ende des Eierstocks ein (Fig. 4 A, *KZ*). Auch die darauf folgende Anzahl junger Keimgruppen ist hier immer grösser (*Kst*) und endlich die den übrigen Theil des Eierstockschlauches füllenden, zu Eiern heranreifenden Keimgruppen. Bei ganz jungen Siden sind deren gewöhnlich nur zwei in jedem Ovarium (Fig. 4 A), bei alten Thieren aber bis zu acht und zehn.

Was die Entwicklung eines Eies aus einer Keimgruppe betrifft, so kann auch hier das für *Daphnella* Angeführte gelten und ich erwähne nur solche Punkte, die hier vermöge der bedeutenderen Grösse des Thieres schärfer erkannt werden können.

Zuerst die Kerne der Keimzellen. Es kann kaum ein schöneres Object für das Studium des lebenden Kernes geben. Vor Allem ist festzustellen, dass kein Unterschied wahrzunehmen ist zwischen dem Kern der Nährzellen und dem der Eizelle und zwar weder vor, noch während der Dotterabscheidung. Das ungleiche Verhalten der Kerne einer Keimgruppe bei *Apus*, welches v. SIEBOLD¹⁾ und HUBERT LUDWIG²⁾ beschrieben haben, scheint demnach nicht auf einem allgemeinen Gesetz zu beruhen. Dort ist nur die Eizelle uninucleolär, die drei Nährzellen aber von vornherein, oder doch schon lange vor der Deutoplasma-Bildung multinucleolär. Bei *Sida* (wie auch bei *Daphnella* und nach P. E. MÜLLER's Abbildung bei *Holopedium*) sind die Kerne aller Keimzellen, auf jedem Stadium der Entwicklung stets nur mit einem Nucleolus versehen, dieser zeigt aber zu verschiedenen Zeiten ein abweichendes Verhalten.

In den jüngsten Zellen ist er einfach rundlich, fast kuglig, später aber beobachtet man häufig, dass er sternförmig in kleine, unregelmässige Spitzen ausgezogen ist (Fig. 4 B). Diese Spitzen wechseln, sie sind der Ausdruck langsamer, amöboider Bewegungen, von deren Vorkommen bei Nucleolen wir ja in neuerer Zeit von mehreren Seiten

1) Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 4874. Fig. 2.

2) Eibildung im Thierreich. p. 405 und Taf. 43, Fig. 44 u. 42.

ner Kunde erhalten haben. Dabei ist immer nur eine centrale, sternförmige Vacuole vorhanden, der sog. Nucleolus oder besser Nucleolus, und dieser zeigt, entsprechend den Bewegungen des Nucleolus, ebenfalls Gestaltveränderungen. Dass dies wirklich ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum, wie SCHWALBE annimmt, und kein festweicher Körper, lässt sich gerade hier durch Färbungs- und Lichtbrechungs-Differenzen mit unzweifelhafter Sicherheit feststellen. Vor dem Spiel amöboider Fortsätze ist er noch nicht einfach, sondern eine grössere Zahl (3—6) kleinster, heller Vacuolen durchsetzt die Kernsubstanz. Nach dem Aufhören der Bewegungen, d. h. mit Beginn der Dotterabscheidung in der Eizelle trennt er sich wieder meistens in mehrere, ungleich grosse und ungleich vertheilte Vacuolen. Die Zahl, Stellung und Grösse derselben ist jedoch auch jetzt noch einem langsamen Wechsel unterworfen (Fig. 4 A, Nz 1, 2, 3), ein Beweis, dass innerhalb des Nucleolus auch jetzt noch Bewegungen fortauern.

Deutlicher und zweifelloser, als bei anderen thierischen Zellen, tritt also hier die Thatsache hervor, dass auch der Kern seine Entwicklungsgeschichte besitzt, deren Anfang in der Bildung der Kernmembran besteht, ihr Höhepunct in den amöboiden Bewegungen und ihr Ende wahrscheinlich im Zerfall der Kernmembran und ihres Inhaltes. Bei den Nährzellen wenigstens kann man einen allmäligen Schwund des Nucleolus innerhalb der Kernblase beobachten, bei der Eizelle ist dies der grossen Dottermasse halber nicht möglich. Dem fertigen Ei fehlt ein sichtbarer Kern.

Das Sommer-*Sida* ist länglich oval, bei den Bewohnern des Bodensees misst es 0,35 auf 0,20 Mm., an anderen Orten fand ich dasselbe grösser: 0,38 auf 0,22, ja sogar 0,45 auf 0,25. Der Dotter ist entweder farblos oder hellgrünlich, in einzelnen Fällen sogar hellröthlich. Den grossen, centralen »Oeltropfen« sah ich immer farblos, nicht orangefarben, wie dies P. E. MÜLLER für die *Sida* Dänemarks angiebt¹⁾.

Winter-*Sida* scheinen bei *Sida*, wie überhaupt in der ganzen Familie der *Sidinen* nicht beobachtet worden zu sein. ZADDACH²⁾ giebt allerdings an, auch »die *Sida* sei im Frühjahr (!) mit einem »Sattel« (*Ephippium*) versehen«, was auf Winter-*Sida*bildung schliessen liesse, und auch LEYDIG glaubte den Anfang der *Ephippial*bildung bei *Sida* gesehen zu haben, allein beide Angaben beruhen auf Täuschung, da *Sida* überhaupt kein *Ephippium* bildet.

1) Danmarks Cladocera p. 303.

2) *Prodromus* p. 26.

P. E. MÜLLER erwähnt nur kurz, dass die Winter Eier der *Sida* des centralen Oeltropfens entbehren, sowie dass eine gewisse Unregelmässigkeit in dem Bildungsgang derselben vorkomme, indem hier öfters »eine der Aussenzellen den Dotter in sich bilde«.

Ohne bestreiten zu wollen, dass gelegentlich einmal nicht die dritte, sondern die zweite Keimzelle zum Ei wird, was ja auch für *Leptodora* als ein seltenes Vorkommniss angeführt wurde, glaube ich doch nicht, dass solche Abnormität irgendwie häufiger bei der Bildung der Winter-, als bei der der Sommereier vorkommt. Ich habe sie bei *Sida* überhaupt nicht beobachtet.

Winter Eier fand ich bei *Sida* nicht vor dem 5. October, erst später aber wurden sie häufig und im November liessen sich nur selten noch Weibchen auftreiben, welche in Sommereibildung begriffen waren. Sehr characteristisch für die Winter Eier ist die schön sepiabraune Färbung des Dotters (bei durchfallendem Licht), die dieselben schon sehr früh leicht kenntlich macht. Bei auffallendem Licht sehen die fertigen Eier lehmgelb aus. Sogenannte »Oeltropfen« fehlen allerdings, dagegen aber liegen eine Menge grosser hellbrauner Fettkugeln in der mit feineren Körnchen und Bläschen angefüllten Hauptmasse des Dotters.

Die Art und Weise, wie aus der Keimgruppe ein Ei hervorgeht, unterscheidet sich nicht von der Eibildung der Sommereier. Nur in einem Punkt ist eine Verschiedenheit zu bemerken: bei der Winter Eibildung nehmen auch die Nährzellen einen Anlauf zur Dotterbildung. Ich glaube wenigstens die feinen, dunkeln Körnchen, welche das Protoplasma der Nährzellen einer Wintergruppe durchsetzen, hier, wie früher schon bei *Daphnella* nicht anders deuten zu können (Fig. 3 Nz 1—3). Diese abortiven Dotterkörnchen, wenn man sie so nennen will, treten indessen hier nicht früher auf, als das eigentliche Deutoplasma der Eizelle, sondern später. In Fig. 2 ist eine junge Keimgruppe dargestellt, in deren Eizelle soeben die ersten Deutoplasmakörnchen (*D*) sich neben dem Kern ausgeschieden haben, das Protoplasma der Nährzellen aber ist noch ganz frei davon.

Das fertige Winter Ei ist gedrungener oval, als das Sommerei und misst im Mittel 0,36 auf 0,32 Mm. (Fig. 4 A). Bei frischen Eiern ist Deutoplasma (*Dp*) und Protoplasma (*Pp*) scharf von einander abgesetzt, wie in den Winter Eiern von *Leptodora*. Wie dort, wird auch hier der braune Dotter von einer farblosen, hellen Protoplasma-Rinde eingehüllt, welche sich mit Ueberosmiumsäure gelb färbt, während die Hauptmasse des Dotters braun bleibt und nur die grösseren Kugeln (Fett) schwarz werden. Durch Erhärtung der oberflächlichsten Schicht dieser Rinde entsteht die ziemlich derbe, aber glatte und durch-

sichtige Schale (Fig. 4 B, S). Sie bildet sich während der Zeit, welche die Eier noch im Brutraum zubringen. Nach einigen Tagen werden dieselben dann in's Wasser entleert, höchst wahrscheinlich bei Gelegenheit einer Häutung des ganzen Thieres. Sie sinken dann sofort langsam auf den Grund, wo man sie im Glasgefäss leicht auffinden kann, alle auf einem Häufchen beisammen. Sie kleben leicht am Boden an, denn jedes Ei besitzt einen dünnen Ueberzug eines gallertigen Schleimes, der im Wasser aufquillt und den ich für ein Secret des Receptaculum zu halten geneigt bin. Man findet nämlich regelmässig in den Receptaculis von Ovarien, welche reifende Wintererier in sich bergen, einen glas hellen, fadenziehenden Schleim, der die epitheliale Wandung desselben überzieht und oft in Gestalt glasartiger Fäden sich quer durch das Lumen hinspannt (Fig. 3 gs).

Bemerkenswerth ist die grosse Anzahl von Winteriern, welche ein Thier gleichzeitig hervorbringen kann. Ich habe öfters grosse Weibchen beobachtet, welche 20 Wintererier im Brutraum trugen; die Anzahl derselben steht in Beziehung zur Grösse des Individuums und bei jungen Thieren findet man oft nur zwei zu gleicher Zeit reife Eier.

Ich habe den Process der Eibildung bei *Sida* bisher ohne Rücksicht darauf geschuldert, ob hier eine jede Keimgruppe, welche sich vom Keimstock löst und in den Eibehälter vorrückt, ein Ei zur Entwicklung bringt, oder ob nicht vielleicht auch hier ausser den drei Nährzellen der Keimgruppe noch anderweitige Zufuhr von gelöstem Protoplasma der Eizelle geboten werden müsse, damit ein Ei zu Stande komme. Mit anderen Worten, ich habe die Frage noch nicht berührt, ob die Eibildung von *Sida* regelmässig mit der Resorption ganzer Keimgruppen verbunden ist, oder ob diese Erscheinung hier nicht vorkommt.

Leider bin ich auch nicht im Stande, darauf eine vollkommen sichere und präzise Antwort heute schon zu geben. Wohl kommt auch bei *Sida* die Resorption einzelner Keimgruppen (Nährkammerbildung) vor, ganz wie bei *Daphnella*, und ich habe sie sogar hier häufiger und schöner beobachtet, als bei *Daphnella*, dennoch aber getraue ich mich nicht, aus den zahlreichen Beobachtungen, welche mir vorliegen, ein bestimmtes Bild der Bedeutung dieser Vorgänge für die normale Eibildung zusammensetzen und zwar aus zwei Gründen. Einmal, weil die continuirliche Verfolgung der Eibildung an ein und demselben Individuum nicht möglich ist und weiter, weil dieselben Resorptionsprocesse auch pathologisch eintreten können, und weil es meist geradezu unmöglich ist, den normalen Vorgang vom pathologischen zu trennen.

Trotz aller Mühe ist es mir bis jetzt nicht gelungen, die schönen Thiere in Glas-Aquarien zu züchten; sie bleiben wohl 8—14 Tage am Leben, aber ohne sich fortzupflanzen und ohne hinreichend Nahrung zu sich zu nehmen. Während dieser Zeit der Gefangenschaft entwickeln sich zwar die Eier, die sie schon im Brutraum trugen, zu Jungen, aber in den Ovarien löst sich eine Keimgruppe nach der anderen auf und wird vollständig resorbiert, bis zuletzt der ganze Eierstock nur noch ein leerer, zusammengefallener Schlauch ist, in dem noch ein Rest der blasigen Resorptionszellen liegt.

Dieser Zerfall der Keimgruppen beginnt sehr bald, in der Regel schon 36 Stunden nach dem Einfangen der Thiere. Die normalen Resorptionsvorgänge, welche die Eibildung etwa begleiten, können somit nur auf dem Wege ermittelt werden, dass eine grosse Menge frisch eingefangener Siden untersucht, die Befunde notirt und aus ihnen der Zusammenhang der Erscheinungen erschlossen wird. Dass ich derartige Befunde nicht in genügender Menge besitze, hat seinen Grund in rein äusseren Verhältnissen, welche die Untersuchung zu unterbrechen geboten, als kaum erst der richtige Weg zu ihrer Fortführung gefunden war.

Aus den vorliegenden Daten glaube ich indessen Folgendes annehmen zu dürfen. Bei jungen Siden, welche zum ersten Male Eier hervorbringen, wird die Bildung der Eier von der Aufsaugung einer Keimgruppe begleitet. Bei solchen Thieren findet man in der grossen Mehrzahl der Fälle drei Keimgruppen den Eibehälter (Ovarialschlauch) anfüllen; davon sind die beiden hinteren, grösseren gleich gross, die vordere kleiner. Die ersteren entwickeln je 4 Ei aus sich, die letztere aber geht in Resorption über und zwar kurz vor dem Beginn der Dotterabseidung; sie verwandelt sich in eine Nährkammer und man findet diese, je nachdem man etwas früher oder später untersucht, auf den verschiedenen bekannten Stadien.

Sobald die Dotterbildung etwas weiter vorgerückt ist (vergleiche z. B. Fig. 4 A), so ist die Nährkammer schon in voller Rückbildung und besteht zumeist nur noch aus leeren, blasigen Epithelzellen (*Nk*).

Dieser Satz stützt sich auf 47 registrierte Fälle von Sommereibildung, welche 44—47 Stunden nach dem Einfangen der Siden untersucht wurden. Die Thiere waren alle nicht nur vollkommen munter, sondern ihr Darm war noch prall mit Nahrung gefüllt und die Darmwandungen strotzten von Fetttröpfchen; von irgend einem Grade der Inanition konnte demnach nicht die Rede sein.

Mit diesem Satz stimmt es vollkommen überein, dass junge Siden nicht mehr als 4 Eier oder Embryonen im Brutraum tragen, häufig aber nur zwei oder einen.

So findet man denn auch junge, zum ersten Male Eier producirende Thiere, in deren Eierstock nur zwei junge Keimgruppen liegen, und in diesem Falle entwickelt sich nur die eine von ihnen zum Ei. Die Resorption der zweiten Keimgruppe scheint aber immer oder doch häufig erst einzutreten, wenn die Dotterabscheidung in beiden Keimgruppen bereits begonnen hatte. In mehreren Fällen ging dies unzweifelhaft aus der Grösse der betreffenden Nährkammer, sowie aus der Anwesenheit jener »Oeitropfen« hervor, welche eben das Kennzeichen des Sommerdotters sind (Fig. 54 Nk).

Ich glaube auch noch den Verlauf des dritten möglichen Falles erschlossen zu haben. Wenn nämlich nur eine Keimgruppe aus dem Keimstock vorrückt, so kann diese zwar eine Zeit lang der Eibildung entgegenwachsen, aber noch ehe es zur Dotterabscheidung gekommen, verfällt sie der Resorption. Ich schliesse dies daraus, dass in einer Reihe von Fällen (5 registrierte und ziemlich viele nicht aufgezeichnete) ganz hinten im Ovarium eine Nährkammer im zweiten oder dritten Stadium lag, davor aber drei junge, offenbar kürzlich erst vorgerückte Keimgruppen.

Bei älteren Siden scheint die Resorption von Keimgruppen zu Gunsten der übrigen kein normaler Vorgang mehr zu sein; bei frisch eingefangenen ausgewachsenen Weibchen habe ich wenigstens niemals Nährkammern beobachtet; ein ganz sicheres Urtheil über diesen Punct wird man aber erst dann fällen können, wenn man gelernt haben wird, die Thiere ohne Schaden für ihre Eiproduction in Aquarien zu halten, wodurch allein es möglich werden wird, den Eibildungsprocess an einem Individuum zu verfolgen.

Dass bei der Winterei-Bildung ebenfalls Resorption einzelner Keimgruppen in den normalen Verlauf der Eibildung mindestens bei jungen Thieren gehört, lehrt Fig. 2, welche indessen nach der Natur aufgenommen und auch auf Stein gezeichnet wurde, als mir die Bedeutung der Nährkammern noch nicht klar war; sie bietet deshalb kein genügendes Bild des Resorptionsprocesses. Auch bei Weibchen, welche in Wintereibildung begriffen waren und zwar bei frisch eingefangenen Thieren, habe ich seitdem in zahlreichen Fällen die Resorption einzelner Keimgruppen beobachtet, immer aber nur an jungen Individuen. Der Process der Eibildung scheint in dieser Hinsicht bei beiden Eiarten sehr ähnlich zu sein, wie sich erwarten liess, da die Wintereier bei Sida nur um ein Geringes grösser sind, als die Sommer Eier.

Ich kann die Eibildung von Sida nicht verlassen, ohne noch etwas näher die oben erwähnten pathologischen Resorptionsvorgänge in's Auge zu fassen, die in mehrfacher Beziehung von bedeutendem Interesse zu sein scheinen.

Zuerst ist es gewiss bedeutsam genug, dass man hier sieht, wie die Folgen des Hungerns zu allererst sich an den Fortpflanzungskörpern geltend machen.

Lange bevor die Thiere anfangen, sich matt in ihren Bewegungen zu zeigen, bei voller Munterkeit und Behendigkeit, während im Darm noch erhebliche Nahrungsreste vorhanden sind und eine Masse von Blutkörperchen auf's lebhafteste die Körperhöhle durchkreist, während selbst die Embryonen — deren Wachsthum abhängig vom Blute der Mutter ist (siehe die Abhandlung II) — sich ungestört weiter entwickeln, zeigen sich im Eierstock schon die ersten Zeichen ungenügender Ernährung: Eine Keimgruppe zerfällt, d. h. sie macht genau den Process durch, den ich in seinem normalen Auftreten als Nährkammer-Bildung bezeichnet habe; blasige Epithelzellen hüllen die sich lösende Keimgruppe ein, ihr Protoplasma wandert in die Blaszellen hinein und löst sich auf.

Der zweite Punct von Bedeutung scheint mir darin zu liegen, dass eine ganz bestimmte Reihenfolge eingehalten wird in Bezug auf den Eintritt der Auflösung. Ohne alle Ausnahme löst sich stets zuerst die vorderste Keimgruppe, d. h. diejenige, welche unmittelbar auf den Keimstock folgt. Dies ist nur dann nicht der Fall, wenn diese Keimgruppe noch ganz jung ist, also eigentlich dem Keimstock selbst noch zugerechnet werden muss.

Wenn aber auch zwei oder mehr gleich weit entwickelte Eigruppen den Eibehälter füllen, so beginnt der Zerfall ausnahmslos immer an der vordersten Gruppe und schreitet von da nach hinten voran. Es hat mir dabei so geschienen, als ob auch die Dotter-Elemente mit ins Innere der Epithelzellen gelangten, jedenfalls nur passiv durch das Ei-Protoplasma mit hineingezogen. Die Auflösung schreitet aber nicht continuirlich fort, sondern etappenweise, der unsichtbare Feind — Nahrungsmangel — zehrt zuerst das eine Vorraths-Magazin auf, erst, wenn er mit diesem fertig ist, macht er sich an das zweite. Wenn irgend etwas, so beweist dieser Umstand, dass das aufgelöste Protoplasma zuerst wieder als Nahrung für die anderen Eigruppen verwandt wird, denn wie sollte es denkbar sein, dass von zwei gleich weit entwickelten Eigruppen die eine hinreichende Nahrung im Blute fände, die andere nicht? Dasselbe wird auch durch die weitere Beobachtung bestätigt, dass bei hungernden Thieren dem

Zerfall und der gänzlichen Resorption mehrerer Eigruppen niemals sogleich auch der Zerfall des Keimstockes noch folgt, dass vielmehr dieser Letztere wächst, neue Keimgruppen in den Eibehälter vorschiebt, die freilich dann nicht mehr lange fortwachsen, sondern bald auch in die allgemeine Auflösung hineingezogen werden.

Während dieser Vorgänge leidet das Allgemeinbefinden des Thieres nicht bedeutend, soweit sich dies aus seinem Benehmen schliessen lässt: allerdings werden seine Bewegungen nicht mehr so rapid ausgeführt, wie früher, aber sie sind immer noch lebhaft genug und auch die Blutcirculation ist noch vollkommen ungestört. Teleologisch aufgefasst würde man also sagen, bei Nahrungsmangel löste sich zuerst der nahrungsreiche Inhalt der Fortpflanzungsorgane auf, um dadurch das Leben des Individuums zu erhalten und über die gefährdende Hungerzeit hinweg zu bringen. Richtiger wird man natürlich auch hier nach den Ursachen fragen, die es mit sich bringen, dass gerade die Fortpflanzungsorgane zuerst von dem Mangel betroffen werden, und die Antwort darauf kann nicht schwer fallen.

Ein Wink für dieselbe liegt in der Thatsache, dass — soweit meine sehr zahlreichen Beobachtungen reichen — niemals das Keimlager selbst der Auflösung verfällt, sondern immer nur die Keimgruppen und zwar zuerst die in den Eibehälter bereits vorgerückten, d. h. die am weitesten in der Eientwicklung vorgeschrittenen. Man wird es kaum eine Hypothese nennen wollen, wenn man annimmt, dass der Stoffwechsel in der dotterabscheidenden Eizelle ein lebhafterer ist, als in der jungen Ei- oder Keimzelle; das enorme Wachsthum, die rasche Abscheidung von Deutoplasma-Elementen sind ohne gesteigerten Stoffwechsel überhaupt nicht möglich. So würden wir denn dahin geführt, wohin die Beobachtungen an *Leptodora* früher schon geleitet hatten, zu der Annahme, dass in der wachsenden Eizelle ein labiles Gleichgewicht besteht, welches durch die kleinste Ernährungshemmung sogleich zerstört wird und zum Zerfall der Zelle, zur Rückbildung führt. Wie bei *Leptodora* und vielen andern Daphnoiden die Eizelle nur dann zum Ei heranwachsen kann, wenn ihr zur rechten Zeit eine intensive Ernährung zu Theil wird durch das aufgelöste Protoplasma anderer Keimzellen, wie sie aber, wenn diese ausbleibt, nicht auf dem einmal erreichten Grössenstadium stehen bleibt, sondern der Auflösung verfällt, so scheint auch bei dem endlichen Auswachsen der schon reichlich dotterhaltigen Eizelle von *Sida* ein bestimmter Concentrationsgrad des Blutes ihre Weiterentwicklung zum reifen Ei zu bedingen. Wird ihr statt dessen, wie

beim Hungern der Fall sein muss, nur ein Blut von geringerer Concentration geboten, so ist sie unvermögend nicht nur weiter zu wachsen, sondern auch auf dem einmal erreichten Stadium zu verharren, das labile Gleichgewicht ihrer chemischen Constitution ist zerstört, sie verfällt der Resorption.

Leicht verständlich erscheint ferner von diesem Gesichtspunct aus, dass die übrigen Keinzellengruppen nicht sogleich auch sich auflösen, sondern so lange noch wachsen, als ihnen durch die Auflösung der grossen Eigruppen noch Nahrung zufliesst, dass sie dann aber, wenn dieser Zufluss aufhört, auch ihrerseits nicht im Stande sind, im Wachs- thum einfach stehen zu bleiben, sondern nun denselben Process der Rückbildung eingehen, den jene bereits durchlaufen haben.

Wenn aber gefragt wird, warum nicht auch das Keimlager zuletzt ebenfalls sich auflöst, so kann die Antwort darauf nur lauten: weil das Thier früher stirbt, und auch dies lässt sich verstehen, denn wenn die Ernährung vom Blute aus bei andauernder Inanition so mangelhaft wird, dass selbst der relativ schwache Stoffwechsel in dem Keimlager nicht mehr genügend vor sich gehen kann, dann leidet auch die zellige Structur anderer Organe, die für die Erhaltung des Lebens wichtig sind, und das Leben des Thieres wird unmöglich.

So dürften vielleicht diese Beobachtungen an einem kleinen, fast mikroskopischen Kruster einiges Licht auf die bekannte Thatsache werfen, dass bei vielen hochorganisirten Thieren (besonders Raubthiere unter den Säugern) der Einfluss der Gefangenschaft stets zuerst sich in einer mangelhaften Thätigkeit der Geschlechtsdrüsen, in mehr oder weniger absoluter Sterilität geltend macht.

3. Die Gattung *Latona*.

Auch die zuerst von O. F. Müller in dänischen Seen aufgefunden und neuerdings von P. E. Müller ebendaseibst wiedergefundene prach- tvolle *Latona setifera* fehlt nicht — wie bisher angenommen wurde — in Deutschland. Ich habe sie durch nächtliche Fischerei in zahlreichen Individuen beiderlei Geschlechts aus dem Bodensee erhalten.

Die Eibildung schliesst sich so genau an die von *Sida* an, dass ich dartüber nichts hinzuzufügen habe. Uebrigens habe ich nur Sommer- eier beobachtet, Winter Eier sind mir nicht zu Gesicht gekommen, da stürmisches Wetter die Herbeischaffung der Thiere zur muthmass- lichen Zeit ihrer Wintereibildung verhinderte (November). Man wird aber mit der Annahme nicht irre gehen, dass auch die Winter Eier sich ähnlich wie bei *Sida* verhalten und bilden.

IV. Familie der Polyphemidae.

Von den beiden hierher gehörigen Unterfamilien der Polypheminae und der Leptodorinae ist die Bildung der Wintereier bei der letzteren bereits in der ersten Abhandlung dieser »Beiträge« ausführlich dargelegt worden. Die Sommereibildung von *Leptodora* war schon vorher von P. E. MÜLLER geschildert worden.

Von der andern Gruppe, der der Polypheminae, hat MÜLLER die Gattung *Bythotrephes* untersucht, ohne indessen volle Sicherheit über den Modus der Eibildung erlangen zu können. MÜLLER hält es für wahrscheinlich, dass hier — wie er es auch für *Moina* vermuthete — die Sommereier aus je einer Keimzelle ohne Hülfe von Nährzellen hervorgehen, und die ungemaine Kleinheit der fast ganz dotterlosen Eier schien eine solche Vermuthung zu rechtfertigen.

Dennoch verhält sich die Sache nicht so, sondern die Sommereier der Polypheminen entstehen aus vierzelligen Keimgruppen, ganz ebenso, wie bei allen andern Daphnoiden.

Meine Beobachtungen sind an den beiden einzigen Süßwasser-Gattungen: *Polyphemus* und *Bythotrephes* angestellt, die marinen *Podon* und *Evadne* kenne ich nicht aus eigener Anschauung.

1. Die Gattung *Polyphemus*.

Bei *Polyphemus* erscheint der Eierstock, so lange die Dotterbildung noch nicht eingetreten ist, als eine rundliche, keulenförmige Masse, welche sich nach hinten in einen Oviduct von enormer Dicke fortsetzt; derselbe übertrifft nicht selten den darunter liegenden Darm an Durchmesser. Vom Keimlager ist nichts zu sehen, denn die Gruppe kleinerer Zellen, welche nach oben den grossen Keimzellen auflagern, sind nicht junge Keimzellen, sondern Theile eines Fettkörperstranges, der sich vor dem Eierstock in die Höhe schlägt und in späterer Zeit auch deutlich als ein vom Eierstock ganz getrenntes Gebilde sich kund giebt (Fig. 28 F). Das Keimlager selbst ist schwierig zu erkennen, doch glaube ich mit Sicherheit angeben zu können, dass dasselbe hier (wie auch bei dem verwandten *Bythotrephes*) nach hinten gerichtet ist und unterhalb des Oviductes der Wand desselben dicht angeschmiegt ist (Fig. 28, KI). Später, wenn das Thier mehr heranwächst oder wenn in Zusammenhang mit der Wintereibildung der Oviduct ein körniges Secret absondert, entzieht sich das Keimlager vollständig dem untersuchenden Blick.

An jüngeren Eierstöcken besteht die Hauptmasse des Organs aus ein-, zwei- bis viermal vier Keimzellen, je nachdem ein oder mehr Eier

gleichzeitig ausgebildet werden sollen (Fig. 28, Ov). Die Keimzellen liegen so nebeneinander, dass die Zusammengehörigkeit von je viieren sich nicht sicher erkennen lässt, und selbst nach erfolgter Dotterabscheidung in der Eizelle würde man bei dieser Art wohl schwerlich zum Begriff der Keimgruppen und Nährzellen gelangt sein, konnte man beide nicht schon von andern Daphnoiden her. Die Keimzellen rücken hier auch nicht in einer Reihe vor, und deshalb ist es schwer zu sagen, ob es stets die dritte ist, welche zum Ei wird. In Fig. 29 z. B. scheint zwar bei der untern Keimgruppe die dritte, bei der obern aber die zweite zur Eizelle geworden zu sein, doch könnte Letzteres wohl auf einer secundären Verschiebung beruhen. Im Uebrigen verhält sich die Weiterentwicklung des Eies ganz wie bei den übrigen Daphnoiden. Die Eizelle wächst, während die Nährzellen schwinden; soll ein Winterei gebildet werden, so lagern sich feine, dunkle, bei auffallendem Licht braunrothe Dotterkörnchen in der Eizelle ab (Fig. 29), vermehren sich stetig und lassen nur eine Randzone von Protoplasma ganz frei. Der Kern der Eizelle wird bald völlig verdeckt, und ich kann nichts über sein weiteres Schicksal aussagen.

Irrthümlich ist es, wenn LEYDIG angiebt, dass *Polyphemus* nur zwei Wintereier auf ein Mal zur Reife bringe. Bei *Bythotrephes* verhält es sich so, bei *Polyphemus* dagegen fand ich selten nur zwei, meist vier Eier im Brutraum, zuweilen aber auch mehr, bis zu sieben. Die Differenz zwischen meinen und LEYDIG's Beobachtungen wird darauf beruhen, dass LEYDIG Ende September, ich dagegen Ende November die Art zu Gesicht bekam. Jüngere Weibchen produciren vermuthlich¹⁾ nur je ein Ei in jedem Ovarium.

Ein Ephippium wird hier so wenig wie bei *Bythotrephes* gebildet, vielmehr erhalten die Eier auf ganz andere Weise eine schützende Hülle.

LEYDIG schon beobachtete häufig, aber doch nicht constant zugleich mit den Wintereiern eine graue, feinkörnige Substanz im Brutraum, deren Herkunft ihm unbekannt blieb. Diese Substanz ist ein Secret des Eileiters, wird schon lange vor Reifung der Eier in diesem angehäuft und zugleich mit den Eiern in den Brutraum entleert. Sie ist bestimmt, eine dicke, gallertige Umhüllung um die Eier zu bilden, welche ausserdem noch eine sehr derbe Dotterhaut erhalten.

Ich habe den ganzen Process genau verfolgt, nicht nur, weil er mir

1) Diese Vermuthung kann ich nach neueren Untersuchungen zur Gewissheit erheben. Unter sehr zahlreichen jungen Weibchen, welche zum ersten Mal Eier, und zwar Wintereier, producirten, befand sich nicht ein einziges mit mehr als einem Ei in jedem Ovarium. Schon bei der zweiten Trächtigkeit aber wurden je zwei Eier in jedem Ovarium gebildet.

an und für sich interessant schien, sondern auch, weil die Verschiedenheit oder Gleichheit der Hüllenbildung am ersten noch Auskunft erwarten liess über das relative Alter der ganzen Einrichtung der Wintereier.

Es war oben schon vom Eileiter die Rede, als von einem sehr voluminösen Organ, und in der That kann es keinen grösseren Gegensatz geben, als dieses darmartige Rohr mit dicker Epithelwandung, aussen von feiner Cuticula bekleidet, innen ohne Grenzmembran und den Eileiter der übrigen Daphnoiden. Nur *Leptodora* zeigt ebenfalls einen langen und geräumigen Eileiter, aber die Wandung desselben ist ungemein dünn, ohne geschlossene Epithellage, scheinbar nur aus Cuticula bestehend. Der Eileiter von *Polyphemus* macht zweimal eine scharfe Biegung und mündet dann ganz hinten in den Brutraum ein. Die Secretion der »feinkörnigen, grauen Substanz« geht von den Epithelzellen aus, in deren Innerem man feine dunkle Körnchen hofartig den Kern umgeben sieht, sobald die Dotterausscheidung in den Eizellen begonnen hat (Fig. 29, *Od*). Diese Körnchen treten dann sammt einer hyalinen, weichen Grundsubstanz in das Lumen des Oviductes ein und häufen sich dort als eine äusserst feinkörnige, gleichmässige graue Masse mehr und mehr an. Wenn die Eier nahezu fertig und zum Austreten bereit sind, bildet der Oviduct einen mächtigen retortenförmigen Beutel, der das Ovarium zur Hälfte bedeckt und prall mit dem grauen Secret gefüllt ist (Fig. 30, *Od* u. *Od'*). So indessen nur bei der Winterei-Bildung; bei Weibchen, welche Sommereier hervorbringen, ist der Eileiter ungleich kürzer und dünnwandiger (Fig. 28 *Od*).

Das Ueberfliessen der Eier habe ich bei *Polyphemus* nicht beobachtet; unmittelbar nach dem Uebertritt der Eier liegen diese, kuglig zusammengezogen, inmitten des ganz mit grauem Secret erfüllten Brutraumes und zwar immer unmittelbar aneinanderhängend (Fig. 34, *Ei*). In einer Bucht zwischen ihnen, oder auch etwas von ihnen entfernt, sieht man eine Gruppe von 10—12 kleinen, hellen kugligen Zellen (α), welche beim Austreten des Eies mit herübergerissen sein müssen. Sind es Samenzellen oder etwa die Reste der nicht vollständig verbrauchten Nährzellen? Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, darüber volle Sicherheit zu erlangen, doch neige ich, trotz der abweichenden Gestalt, dazu, sie für Samenzellen zu halten. Der Umstand, dass sie bald körnig zerfallen, spricht nur scheinbar gegen diese Deutung, da eine einzige Samenzelle zur Befruchtung nicht nur genügen muss, sondern eine doppelte Befruchtung überhaupt schwer denkbar ist. In Fig. 33 hat der körnige Zerfall dieser Zellen bereits begonnen.

An den frisch übergetretenen Eiern erkennt man keine helle Randzone, die ganze Kugel besteht aus braunrothem Dotter. So bleibt sie

über 24 Stunden lang. Unterdessen aber verändert sich die graue Substanz, in welcher die Eier eingebettet liegen, in sehr merkwürdiger Weise. Man bemerkt zuerst, wie rund um jedes Ei herum die Grundsubstanz sich aufhellt, es entsteht eine körnchenfreie, helle Zone und zwar nicht etwa durch Auflösung der Körnchen, sondern durch Auswanderung derselben in centrifugaler Richtung vom Ei aus. Wie wenn ein sanfter Wind in Nebelmassen eingreift und sie hier mehr, dort weniger zurückdrängt, so geht scheinbar vom Ei eine Kraft aus, welche die Körnchen wie Wolken zurückscheucht (Fig. 33 A). Sie häufen sich dann dicht an jenseits der hellen Zone und lagern sich schliesslich als dunklere, bräunliche Masse der Wand des Brutraums an.

Während aber zuerst die helle Zone unbestimmt wolkig begrenzt erschien, wird sie nach einigen Stunden ein scharf begrenzter kreisförmiger Hof (Fig. 33 B u. C), der nichts Anderes ist, als die Gallert-hülle, welche das abgelegte Ei umgiebt und welche bei der Berührung mit Wasser auf das vierfache Volum anschwillt.

Die Dotterhaut bildet sich erst nach der Gallerthülle. Am zweiten Tag nach dem Uebertreten der Eier fängt der Dotter an, sich von der Peripherie der Eikugel langsam zurückzuziehen. Sofort bildet sich auch eine feine Cuticula auf der Oberfläche des Protoplasma. Allein das Zurückdrängen der Deutoplasmakörnchen gegen das Centrum des Eies dauert fort und es entstehen Bilder, die einigermassen an die zurückweichenden Nebel der Gallertkörnchen erinnern. Das Zurückdrängen erfolgt auch hier ungleichmässig, und zwar geschieht es derart, dass zuerst helle, körnchenfreie Flecke auf der ganzen Oberfläche des Eies entstehen, zwischen welchen die Deutoplasmakörner wie Strahlen verlaufen, zuerst in Form breiter, bandartiger Streifen, die aber bald spitz werden, sich dann auch an der Basis verdünnen, sich von der Schale zurückziehen und schliesslich eine breite Zone hellen, körnchenfreien Protoplasmas zurücklassen, welche gleichmässig den ganzen Dotter umgiebt (Fig. 34 A u. B). Auf einem gewissen Stadium dieses Scheidungsprocesses von Proto- und Deutoplasma des Eies könnte man fast glauben, den Beginn embryonaler Entwicklung vor sich zu haben, denn im ganzen Umkreis des Eies zeigen sich mehr oder weniger regelmässig grosse helle Flecke in dunklerem, körnigen Grunde, etwa wie Kerne der ersten Zellen einer Keimhaut (Fig. 34 D u. E). Allein allmählig verziehen sich die feinen Körnerstreifen immer mehr (Fig. 34 C) und damit schwindet das Trugbild.

Auf diese Weise entsteht nicht nur bei Polyphemus, sondern auch bei *Sida* und *Daphnella*, wahrscheinlich sogar bei allen Wintereiern mit dicker Schale eine Schicht von Protoplasma an der Oberfläche des

Eies, durch deren theilweise Erhärtung die Schale gebildet wird. Bei *Polyphemus* wächst die Schale bis zu der erheblichen Dicke von 0,0066 Mm. an.

In diesem Zustand wird das Ei abgelegt, zuweilen — wenigstens in Gefangenschaft — auch schon früher und man findet dann je 2, 3, 4 oder noch mehr Eier auf einem Haufen beisammen am Boden des Gefässes und zwar mittelst der Gallerthülle diesem leicht anhaftend. Das fertige Ei sieht bei auffallendem Licht weiss aus, mit röthlich durchschimmerndem Dotter, die Schale selbst ist ockergelb, durchsichtig. Das Ei mit der Gallerthülle ist schwerer als Wasser und sinkt sofort zu Boden, ein Umstand, der vielleicht die Verbreitung der Art erschwert und es einigermassen verstehen lässt, dass dieselbe zwar über ein grosses Gebiet verbreitet ist, aber doch nur in wenigen Seen und Teichen vorkommt und oft nur in einem von vielen benachbarten, welche alle ihr einen ebenso passenden Aufenthalt bieten würden¹⁾. Doch gebe ich diese Vermuthung mit allem Vorbehalt, da ich Grund habe, zu glauben, dass das Vorkommen des *Polyphemus* sehr leicht übersehen wird und dass seine wahre Verbreitung deshalb nur sehr mangelhaft gekannt ist.

Es bleibt mir noch übrig, nachzuweisen, dass auch die kleinen, fast dotterlosen Sommereier aus je vier Keimzellen hervorgehen. Eine directe Verfolgung der Keimzellen bei ein und demselben Individuum vom Beginn der Dotterbildung bis zum Uebertritt der Eier in den Brutraum ist mir bisher nicht gelungen, ebenso wenig konnte ich mit Sicherheit erkennen, dass die äusserst minimale Dotterabscheidung nur immer in je einer von vier Zellen erfolgt. Die Zartheit der Thiere und andererseits die grosse Blässe des Dotters, sowie der Keimzellen selbst, in Verbindung mit ungünstiger Lagerung des Ovariums gerade über dem stets mit rothem Chymus angefüllten Magen vereitelte meine Bemühungen.

Dennoch kann ich mit Bestimmtheit angeben, dass auch hier je vier Keimzellen zur Ausbildung eines Sommereies verwendet werden müssen, ganz so, wie bei den übrigen Daphnoiden. Man findet nämlich stets viel mehr nahezu reife Keimzellen in jedem Ovarium, als Eier in den Brutraum treten, und zwar stets eine durch vier theilbare Zahl. So beobachtete ich Anfang Juni kein *Polyphemus*-Weibchen, welches mehr als 9 Embryonen oder Sommereier im Brutraum getragen hätte, wohl aber zahlreiche

1) Dr. Anton Fric fand z. B. den *Polyphemus Oculus* nur in einem von sieben genau durchforschten grossen Fischteichen Böhmens. Sitzungsberichte der k. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften, 7. Febr. 1873.

Thiere, welche deren nur vier aufwiesen. Nun enthielt aber das Ovarium nie weniger als acht der Reifung entgegengehende Keimzellen, nicht selten deren mehr, zwölf, sechzehn bis zwanzig. Da nun von einem Ovarium höchstens fünf Eier geliefert werden können, wenn nicht mehr als neun von beiden Ovarien zusammen gebildet werden, so ist der Schluss unvermeidlich, dass die grösste Anzahl der reifenden Keimzellen als Nährzellen functionirt. Hält man dann die kleinsten und grössten Ziffern der gefundenen Keimzellen des Ovariums und der Sommereier im Brutraum gegeneinander, so entsprechen je acht Keimzellen in jedem Ovarium genau dem geringsten Eiergehalt des Brutsackes, nämlich vier Eiern unter der Voraussetzung, dass je vier Zellen ein Ei bilden, und ganz ebenso entsprechen sechzehn Keimzellen im einen, zwanzig im andern Ovarium der höchsten beobachteten Eierzahl neun. So kann also wohl kein Zweifel sein, dass auch bei *Polyphemus* ein Ei aus vier Keimzellen hervorgeht.

Bythotrephes.

Bei dieser Gattung hält es wie bei *Polyphemus* nicht ganz leicht, Lage und Gestalt des Ovariums sicher zu erkennen. Am klarsten sieht man dasselbe bei ganz jungen Individuen oder bei reifen Embryonen. Hier erkennt man das Keimlager in der hintersten Spitze des Organes (Fig. 25 C), an der Stelle, an welcher der schon von P. E. MÜLLER abgebildete Oviduct abgeht, um in den hintersten Abschnitt des Brutraumes zu münden. Nach vorn zu folgen auf das Keimlager entweder direct zwei reifende Eigruppen, wie in Fig. 25 C, oder vorher noch eine als Keimstock zu bezeichnende Doppelzeile junger Keimgruppen. Das Organ stimmt also im Wesentlichen mit dem von *Leptodora* überein.

So sicher ich nun auch deutlich von einander abgegrenzte Keimgruppen bei dieser Gattung beobachtet habe, so gelang es doch nicht, die Entwicklung des Sommereies durch alle Stadien continüirlich zu verfolgen. Soviel kann ich jedoch mit Bestimmtheit angeben, dass — entgegen der Vermuthung von P. E. MÜLLER — auch hier aus je vier Keimzellen nur ein Ei hervorgeht.

Der Beweis dafür lässt sich auf ähnliche Weise, wie bei *Polyphemus*, führen.

Die Zahl der Sommereier, welche bei *Bythotrephes* gleichzeitig ausgebrütet werden können, schwankt zwischen sehr engen Grenzen. Ich habe auch in den grössten Mutterthieren nie mehr als vier Embryonen gesehen, häufig nur drei oder zwei, selten nur einen. Wenn LILJEBORG, der verdiente schwedische Forscher, ein *Bythotrephes*-

weibchen mit etwa zwanzig Embryonen im Brutsack abbildet¹⁾, so muss ich glauben, dass dies auf einem Irrthum beruht. Die Embryonen erreichen bei *Bythotrephes* eine so colossale Grösse, dass ihrer zwanzig den Brutsack mindestens zur fünffachen Grösse des ganzen Mutterthieres ausdehnen müssten, was doch niemals beobachtet wird und auch auf LILJEBORG's Zeichnung keineswegs der Fall ist. Derselbe ist vielmehr dort etwa so gross, als er bei vier nahezu reifen Embryonen zu sein pflegt.

Sollte aber auch eine grössere Anzahl von Embryonen, vielleicht bei alten Weibchen, vorkommen, so ist es doch bei jungen, zum ersten Mal trächtigen Thieren unzweifelhaft, dass niemals mehr als zwei Eier aus jedem Ovarium gleichzeitig austreten, dass somit niemals mehr als vier Embryonen zu gleicher Zeit im Brutsack enthalten sind. Nun enthält aber jedes Ovarium vor der Entleerung dieser ersten Eier in den Brutraum ganz regelmässig acht reife Keimzellen deutlich zu zwei Keimgruppen vereinigt (Fig. 25 C). Der obige Schluss, dass jedes Ei sich aus je einer Keimgruppe bildet, ist also unvermeidlich.

Es lässt sich aber auch weiter feststellen, dass nur eine der vier Zellen, und zwar die dritte vom Keimlager aus, zum Ei wird, da der äusserst spärliche Dotter (*Dp*) nur in dieser Zelle abgeschieden wird. Bilder wie Fig. 25 C sind für diesen Satz beweisend.

Auch für das Winterei ist die Herleitung von einer Keimgruppe sicher, dagegen ist es hier nicht leicht, sich ganz von dem ketzerischen Gedanken zu befreien, dass die vier Zellen durch Zusammenfliessen das eine und stets einzige Ei des Eierstocks bilden. Ich habe früher eine ähnliche Entstehungsweise der Eier für *Musca* angegeben, irrtümlicherweise, wie ich jetzt glauben muss, dass aber der Gedanke an die Möglichkeit einer solchen Eibildung theoretisch ungereimt sei, kann ich durchaus nicht zugeben. Das Ei ist allerdings immer und überall nur eine Zelle, aber verliert es dadurch seine Einheit, dass es bei allen Daphniden das gelöste Protoplasma der drei Nährzellen, bei *Leptodora* der sieben, bei *Daphnia* und *Moina* der über vierzig Nährzellen in sich aufnimmt? Oder ist es so ganz etwas Anderes, wenn es dieses Protoplasma durch directe Anlagerung sich zu eigen machen sollte? Ich glaube, nur die Thatsachen können entscheiden, ob so Etwas vorkommt oder nicht, wenn es aber wirklich vorkäme, so würden wir darin eine neue Ernährungsweise des Eies

1) Öfvers. Vetensk. Akad. Förhandl. XVII; eine Copie der Abbildung in BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreichs; Arthropoden von GERSTÄCKER, Taf. XX, Fig. 40.

erkennen müssen, Ernährung durch Apposition, die Eizelle würde aber dem unbeschadet Eizelle und eine Zelle bleiben. Nennt man doch auch die sogenannten Riesenzellen der Tuberkel deshalb nicht weniger Zellen, weil sie das Protoplasma einer Anzahl von weissen Blutkörperchen in sich aufgenommen haben und zwar nicht in Lösung, sondern in festweichein Zustand, wie dies die schönen Arbeiten von ZIEGLER ¹⁾ ausser Zweifel gestellt haben.

Was aber die Thatsachen betrifft, so kann ich sie leider nicht so vollständig vorlegen, als wünschenswerth wäre. Sicher ist, dass vierzellige Keimgruppen deutlich abgegrenzt vorhanden sind, ehe die Dotterbildung beginnt. Sicher ist ferner, dass anfänglich Dotterkörnchen in allen vier Zellen ausgeschieden werden. Sicher ist ferner, dass vor dem Austritt des Eies in den Brutraum vier grosse, deutlich durch scharfe Linien umrissene grosse Dotterballen den Eierstock füllen, und dass diese vier Ballen, von denen einer auf dem andern liegt, beim Ueberfliessen in den Brutraum ein einziges Ei bilden. Nicht sicher aber liess sich beobachten, ob etwa eine jede der vier Zellen zu je einem Dotterballen wird, und so scheint mir die andere Auslegung bei weitem wahrscheinlicher, dass zwar hier die Dotterbildung in den drei Nährzellen weiter vorschreitet als bei *Moina* und bei *Macrothrix*, dass aber doch später diese Zellen resorbirt werden, dass ihr Protoplasma und ebenso ihr Dotter in gelöstem Zustand von der Eizelle aufgenommen wird und nun diese allein die Dotterbildung fortsetzt. Die vier grossen Dotterballen am Ende der Entwicklung würden dann nur der Ausdruck der Buchten der Leibeshöhle sein, in welche sich die Eimasse hineindrängt, wie dies in ähnlicher Weise auch bei vielen andern Daphnoiden der Fall ist. Der Umstand, dass bei allen Daphnoiden, welche genaue Beobachtung zulassen, stets die drei Nährzellen gelöst werden, nicht aber mit der Eizelle direct verschmelzen, spricht entschieden für diese letztere Auffassung, so sehr man auch sonst Ursache hat, mit Analogieschlüssen vorsichtig zu sein, und dieser Schluss wird nur noch befestigt, wenn man weiss, wie schwierig es auch bei andern Arten manchmal ist, sich zu überzeugen, dass das Ei nicht durch Verschmelzung sondern nur aus einer Zelle gebildet wird (*Daphnia Pulex*, *Pleuroxus trigonellus*).

Es wird also, so lange nicht der bestimmte Nachweis für eine andere Bildungsweise geliefert ist, angenommen werden müssen, dass auch das Winterei von *Bytotrephes* wie das aller andern Daphnoiden entsteht, d. h. nur aus einer Zelle der Keimgruppe.

1) Experimentelle Untersuchungen über die Herkunft der Tuberkel-elemente, mit besonderer Berücksichtigung der Histogenese der Riesenzellen. Würzburg 1875.

Oefters konnte ich das Ueberfliessen des Eies in den Brutraum beobachten, und gewöhnlich strömt gleichzeitig je ein Ei aus jedem Ovarium über. Unmittelbar vorher ist der Brutraum nur eine enge Spalte, nach hinten von der eigentlichen Schale, einer Duplicatur der Haut, begrenzt, nach vorn von der in eigenthümlicher Weise umgewandelten und in den Brutsack vorgetriebenen Wand des Rückens. Dieselbe besteht aus einer äusserst feinen Cuticula und aus einer unmittelbar unter dieser liegenden mächtigen Schicht von Drüsenzellen (Fig. 26 A, D_z). Morphologisch sind diese Zellen nichts Anderes als Haut- oder Hypodermiszellen, wie später noch genauer begründet werden soll, ihre physiologische Rolle aber ist bei *Bythotrephes* weibchen, welche in Wintereibildung begriffen sind, die einer schalenbildenden Drüse, sie liefern den Stoff zur Bildung eines Theils der dicken gelben Schale der Wintererier.

Sobald die frisch in den Brutraum eingetretenen Eier sich kuglig zusammengezogen haben, beginnt die Bildung einer zuerst sehr feinen Dotterhaut durch Erhärtung der Protoplasmahülle des Eies. Diese ist hier lange nicht so hell und homogen wie z. B. bei *Leptodora*, sondern enthält viele feine Dotterkörnchen, die aber nicht in die Schale eingehen, sondern in dem Maasse centripetal zurückweichen, als die erhärtende Oberflächenschicht an Dicke zunimmt. Diese verdickt sich bald bis zu 0,032 Mm. und zeigt dann deutlich eine Spaltung in zwei Schichten oder Häute (Fig. 26 B u. C), eine innere feine und eine äussere von bedeutender Dicke und feiner Längsstreifung auf dem optischen Querschnitt. Die Schale ist in diesem Stadium grau von Farbe und muss trotz ihrer Zweischichtigkeit in ihrer ganzen Dicke als Dotterhaut, d. h. als ein Product des Eies selbst betrachtet werden. Ich kann P. E. MÜLLER nicht Recht geben, wenn er die äussere dickere der beiden Schichten als Product der Schalendrüsen ansieht. Erst auf diese doppelschichtige Dotterhaut lagert sich nun noch eine dritte Haut, eine secundäre Eihülle nach der Terminologie HUBERT LUDWIG'S¹⁾ ab, und diese ist das Product der eben erwähnten Drüse. Zur Zeit der Schalenbildung findet man in jeder der Drüsenzellen stark lichtbrechende gelbe Körner verschiedener Grösse, die, auf ein Häufchen zusammengedrängt, in der Nähe des Kernes liegen; sie lösen sich in verdünnter Salzsäure ohne Gasentwicklung auf. Diese Körnchen werden, wie ich direct sehen konnte, durch feine Poren in der die Drüsenzellen überziehenden Cuticula in den Brutraum gepresst (Fig. 25 A u. B), zertheilen sich dort in feinste Körnchen wahrscheinlich durch die heftigen Bewegungen des

1) Ueber die Eibildung im Thierreich. Würzburg 1874, p. 198.

unmittelbar anstossenden Herzens (*H*), welches das Fruchtwasser in steter Fluctuation hält, und lagern sich dann der Schale von aussen auf. Im Anfang des Processes ist die ganze Schale wie gepudert mit feinsten gelben Körnchen, allmählig aber häufen sie sich zu einer dickeren Lage an und bilden dann die äusserste völlig undurchsichtige, stark gelbe Schicht der Schale.

Das fertige Ei ist kuglig, gelb, 0,53 Mm. dick. Nur so lange die Schale noch farblos ist, erkennt man den Dotter, der bei auffallendem Licht kobaltblau, bei durchfallendem grünlich-schwarz erscheint; er besteht aus feinen Körnchen, grösseren und kleineren Fetttropfen, entbehrt aber hier wie überall bei den Daphnoiden der grossen »Oeltropfen«.

Das Epithel des Eierstocks spielt bei *Bythotrephes* keine hervorragende Rolle; weder als blutansaugender Apparat, noch als ein Mittel für möglichst rasche Auflösung von Keimgruppen wird es verwandt, wenigstens habe ich niemals blasig angeschwellte Epithelzellen beobachtet, hier so wenig als bei *Polyphemus*. Resorption ganzer Keimgruppen zu Gunsten des wachsenden Eies kommen als normale Entwicklungsvorgänge bei beiden Gattungen nicht vor.

Zusammenfassung der Beobachtungen über den Vorgang der Eibildung.

Bei allen der Untersuchung unterworfenen Daphnoiden geht die Bildung des Eies von einer Keimgruppe aus, d. h. von vier nebeneinander liegenden, ohne Zweifel genetisch zusammengehörigen Keimzellen. Bei allen Arten ist es stets die dritte Keimzelle, vom Keimlager aus gezählt, welche zum Ei wird, während die drei andern als Nährzellen functioniren, nur selten und stets nur als Ausnahmefall die zweite, niemals die erste oder vierte.

Niemals wird eine vereinzelte Keimzelle zum Ei, sondern auch bei solchen Arten, deren Eier äusserst klein und ganz oder fast dotterlos sind, geht die Bildung des Eies stets von einer vierzelligen Keimgruppe aus.

Die Bedeutung der drei sich auflösenden Zellen ist die von Nährzellen, keineswegs etwa bloss die rein passive von abortirenden Keimzellen, sie sind eine wesentliche Bedingung der Eibildung, die ohne sie nicht möglich wäre. Diese Behauptung stützt sich nicht nur auf die Allgemeinheit ihres Vorkommens, sondern vor Allem auf die in allen Fällen sich gleichbleibende Beziehung zwischen ihrem Wachsthum und dem der Eizelle und zuletzt noch auf die Eibildung mittelst secundärer Nährzellen.

Während die Sommereier der meisten untersuchten Daphnoiden sich nur aus einer Keimgruppe entwickeln, wird bei den Wintereiern vieler Gattungen (*Leptodora*, *Daphnia*, *Moina*, *Daphnella*, *Sida*) noch eine zweite oder auch noch mehrere Keimgruppen für die Bildung eines Eies in Anspruch genommen und zwar in der Weise, dass dieselben sich auflösen und ihr Protoplasma in gelöstem Zustande der eibildenden Keimgruppe (Eigruppe) zugeführt wird. Die Auflösung dieser secundären »Nährzellen« oder »Nährzellgruppen« geht stets derjenigen der drei primären Nährzellen voraus. Die Letzteren hören erst dann auf zu wachsen, wenn die Ersteren vollständig resorbirt sind.

Ein Unterschied in dem Auflösungsprocess der primären und dem der secundären Nährzellen findet in sofern statt, als die primären Nährzellen direct resorbirt werden. Das einzige Symptom ihrer allmäligen Auflösung ist die Verminderung ihres Volumens, sie verflüssigen sich an ihrer Oberfläche bis zu vollständigem Schwund und zum Zerfall des bis zuletzt persistirenden Kernes.

Die Resorption der secundären Nährzellen geht nur theilweise direct vor sich, zum grösseren Theil geschieht sie dadurch, dass die gesammte Protoplasma-Masse der betreffenden Nährgruppe sich zertheilt und die Theilstücke (secundäre Nährballen) sich einzeln auflösen. Die Zertheilung kommt dadurch zu Stande, dass das Epithel der Eierstockswand blasig anschwillt, genährt durch die superficielle Auflösung der betreffenden Nährgruppe, dass sodann aber die zu einem oder mehreren grossen Protoplasmaaballen zusammengezogenen Nährzellen in anöboide Bewegung gerathen, vermuthlich durch den Reiz, welchen die wachsenden Epithelzellen auf sie ausüben, dass stumpfe Fortsätze gebildet werden, welche in das Innere der Epithelzellen eindringen, sich dort abschnüren, kuglig zusammenziehen und sodann rasch auflösen. Bei allen Arten, bei welchen überhaupt secundäre Nährzellen vorkommen, ist dieselbe Form des Auflösungsprocesses constatirt worden. Das Ende desselben besteht darin, dass die mit Protoplasma-Lösung gefüllten Epithelzellen dieselbe durch Osmose wieder abgeben, und zwar sehr wahrscheinlich nicht an das Blut, sondern direct an die Parenchymsäfte des Eierstocks und durch diese an die Eigruppe. Der Umstand, dass bei einer sehr grossen Anzahl compact zusammengehäufter secundärer Nährzellen (*Moina*) stets diejenigen zuerst resorbirt werden, welche unmittelbar an die Eigruppe anstossen, spricht für diesen letzteren, kürzeren Weg, der auch dadurch nicht der unwahrscheinlichere wird, dass bei *Daphnella* nicht selten die von der Eigruppe am meisten entfernte Nährgruppe zuerst resorbirt wird. Denn hier

sind die Nährzellen selbst noch im Wachstum begriffen und es steht somit der Annahme nichts im Wege, dass die geöste Substanz zuerst den anstossenden Nährgruppen zu Gute komme und erst bei deren Auflösung der Eigruppe. Auch das Verhalten der Nährgruppen bei *Daphnia* bildet eher eine Bestätigung, als eine Widerlegung dieser Auffassung, denn obgleich auch dort die von der Eigruppe am weitesten entfernte Nährgruppe regelmässig zuerst sich auflöst, so ist doch gerade hier durch Anwesenheit einer grossen Menge blasiger Epithelzellen die Leitung der gelösten Stoffe zur Eigruppe ungemein erleichtert.

Wenn aber auch nicht zweifelhaft sein kann, dass diese »secundären Nährzellen« wirklich sind, was ihr Name besagt, dass sie die Function haben, durch ihre Auflösung das Eiwachstum zu fördern, ja dasselbe überhaupt erst bis zu dem verlangten Grade möglich zu machen, so ist es doch sehr schwer, die Verhältnisse anzugeben, unter welchen sie unentbehrlich sind. Ich habe in der ersten Abhandlung dieser »Studien« schon den Versuch gemacht, aus den bei *Leptodora* beobachteten Thatsachen auf die Ursachen zurückzuschliessen, welche die ganze Erscheinung der secundären Nährzellen und der Nährzellen überhaupt hervorriefen. Ich kam zu dem Schlusse, dass dieselben dann eintreten, wenn eine Eigrösse erreicht werden soll, welche von einer Zelle durch blosse Ernährung vom Blute aus nicht erreicht werden kann. Secundäre Nährzellen ausser den primären werden danach in solchen Fällen erwartet werden müssen, wo die Eier eine sehr bedeutende Grösse besitzen.

Im Allgemeinen stimmen nun die Thatsachen mit diesem Postulat der Theorie ganz gut. Vor Allem stimmt damit der Umstand, dass die Einrichtung der secundären Nährzellen vorwiegend bei der Wintereibildung auftritt, denn bei allen Daphnoiden sind — wie ich dies später noch näher begründen werde — die Wintereier grösser als die Sommerer, bei den meisten ist sogar der Unterschied im Volumen ein sehr bedeutender. Auf diesen Umstand ist um so mehr Gewicht zu legen, als man in diesem Fall ein *Tertium comparationis* hat, denn nicht die absolute Grösse des Eies kann über die Nothwendigkeit entscheiden, ob und wie viele Nährzellen der Eizelle zu assistiren haben, sondern die relative Grösse desselben, d. h. sein Verhältniss zur Maximalgrösse, welche die betreffende Eizelle bei blosser Ernährung vom Blute aus erreichen kann. Diese wiederum wird aber abhängen von dem Maassstab, in welchem die zelligen Elemente des Körpers überhaupt ausgeführt sind, bis zu einem gewissen Grade, innerhalb gewisser Grenzen also von der Grösse des ganzen Körpers. Nun ist aber die Körpergrösse, d. h. das Volumen des Körpers nur bei solchen Thie-

ren durch die Angabe der Länge oder Höhe zu vergleichen, welche nahezu die gleiche Gestalt besitzen, also etwa bei Arten derselben Gattung, die zum Theil doch als die grössere oder kleinere Ausführung desselben Modells gelten können, nicht aber bei Thieren von stark differenter Gestalt. Da nun aber bei Arten derselben Gattung selten die Körpergrösse hinreichend verschieden ist, so käme es hauptsächlich auf die Vergleichung des Ei- und Körper-Volumens differenter Arten an und da fehlt es an der Möglichkeit einer Volumbestimmung und wir müssen uns mit der nur sehr ungefähren Durchmesser-Vergleichung behelfen. Da ist denn offenbar von hohem Werth, dass bei den Daphnoiden von jeder Art zweierlei Eier gebildet werden, die man ohne Weiteres auf dieselbe Körpergrösse oder vielmehr direct auf dieselbe vitale Leistungs- und Wachstumsfähigkeit der Keimzelle beziehen kann. Die eine Keimzelle soll zu dem kleineren Sommer- und die andere zu dem viel grösseren Winter- und Wintereier werden; das Erstere wird möglich gemacht schon durch die drei primären Nährzellen, das zweite aber scheint bei Vielen erst durch die Zugabe secundärer Nährzellen möglich zu werden und zwar gerade bei Denjenigen, bei welchen die Differenz in der Grösse beider Eiarten bedeutend ist.

Von allen beobachteten Gattungen zeigt *Moina* die grösste Zahl secundärer Nährzellen, nämlich über vierzig, und gerade bei dieser Gattung ist die Grössendifferenz beider Eiarten erheblicher, als bei irgend einer anderen Gattung derselben Gruppe der Daphninae; beide Eier sind sphäroid, der Durchmesser des Sommer- und Sommereies beträgt 0,42, der des Winter- und Wintereies 0,29 Mm.

Auch bei *Daphnia* ist die Differenz noch gross; beiderlei Eier besitzen eine ovale Form; die Durchmesser des Sommer- und Sommereies betragen 0,25 und 0,49 Mm., die des Winter- und Wintereies 0,38 und 0,21 Mm.

Allerdings ist nicht zu übersehen, dass bei den Polypheminen die Differenz ebenfalls eine sehr grosse ist, ohne dass die Winter- und Wintereibildung von der Auflösung secundärer Nährzellen begleitet würde. Hier liegt es aber auf der Hand, dass diese Differenz gewissermassen künstlich hervorgerufen ist, dadurch, dass die Sommer- und Sommereier im Laufe der phyletischen Entwicklung weit unter ihr ursprüngliches Volumen herabgesunken sind. Die Sommer- und Sommereier von *Polyphemus* und *Bythotrephes* sind dotterlos und so klein, dass kein Embryo aus ihnen hervorgehen könnte, beständen nicht Einrichtungen, welche das Ei nach seinem Uebertritt in den Brutraum mit Nahrungsstoffen versorgen. Diese Einrichtungen kommen aber nur den betreffenden Gattungen zu, sind also ganz secundären Ursprungs und die Dotterarmuth der Eier kann erst entstanden sein, während die eigenthümlichen Apparate für

die Ernährung der Embryonen sich ausbildeten. So werden also die Sommereier der Stammformen dieser Gattungen viel weniger an Volumen hinter den Wintereiern zurückgestanden haben, als dies jetzt der Fall ist und es ist sehr denkbar, dass die Einrichtung der Keimgruppen für die Erzeugung von Sommereiern hier eigentlich ganz überflüssig geworden ist und nur beibehalten wird, weil sie eben von Alters her überkommen ist.

Dass die eigenthümliche chemische Zusammensetzung des Winter- eies mit der Nahrungszufuhr durch Nährzellen nichts direct zu thun hat, beweist der Umstand, dass diese auch bei der Bildung von Sommer- eiern vorkommen kann (*Daphnella*, *Sida*), dass dies aber stets mit bedeutender Grösse der Sommereier zusammentrifft, spricht für die versuchte Deutung des Vorganges. Hier kann nun freilich die Grösse des Sommer- eies nur durch Vergleich mit dem einer anderen Art beurtheilt werden, und da das *Tertium comparationis*, die Körpergrösse, nur ungefähr sich abschätzen lässt, so kann dieser Vergleich nur ziemlich ungenau ausfallen. Indessen stimmen die beiden *Siden*: *Sida* und *Daphnella* in der äusseren Gestalt ziemlich genau, *Sida* wird bis 4 Mm. lang, *Daphnella* nur 1 Mm., das Sommer- ei von *Sida* misst 0,35 auf 0,20 Mm. Durchmesser, das von *Daphnella* 0,30 auf 0,43; es ist somit keine Frage, dass im Verhältniss zur Körpergrösse das Ei von *Daphnella* sehr viel grösser ist, als das von *Sida*. Dementsprechend entwickelt sich das Erstere mit Hilfe secundärer Nährzellen, das zweite — soweit es wenigstens das erwachsene Thier betrifft — ohne solche. Ist meine, oben mit einigem Vorbehalt gegebene Darstellung der Ei- bildung bei jungen *Siden* richtig, so würde dies der denkbar schärfste Beweis für meine Theorie sein, denn danach entstünden die Sommer- eier der jungen *Siden* mittelst secundärer Nährzellen, nicht aber die der erwachsenen. Die Grösse der Eier ist bei jungen und alten Thieren genau dieselbe — wie sich dies auch kaum anders erwarten liess — das Verhältniss der Eigrösse zur Körpergrösse ist somit in der Jugend ein ganz anderes, als im Alter und es kann nicht Wunder nehmen, wenn bei jungen Thieren eine grössere Anzahl Nährzellen dem Ei zu Hilfe kommen müssen, als im Alter.

Ueber die Ursachen, welche die Auflösung einer Keimgruppe oder Keimzelle herbeiführen, haben die Beobachtungen an hungernden Thieren unerwarteten Aufschluss verschafft, sie zeigen, dass dem Zerfall eine Ernährungshemmung zu Grunde liegt. Obgleich sich dies im Allgemeinen auch schon im Voraus erwarten liess, so werfen doch die Beobachtungen an *Sida* ein neues Licht auf den inneren Zusammenhang der Vorgänge. Ich glaubte früher, nach den Erfahrungen

an *Leptodora* annehmen zu müssen, dass der Zerfall dadurch hervorgerufen werde, dass die betreffende Zelle oder Zellengruppe das »Maximum ihres Eigenwachsthums« erreicht hätte. Da sie auf dieser nicht verharren kann, sondern protoplasmatische Zufuhr erhalten muss, wenn sie noch weiter wachsen soll, so tritt also Auflösung ein, falls die Zufuhr ausbleibt.

Obgleich ich nun diesen Schluss auch jetzt noch für richtig halte — wird er doch von Neuem bestätigt durch den beobachteten Zerfall einzelnen vorrückender Keimgruppen bei *Daphnella* — so lehren doch die Beobachtungen an derselben *Daphnella*, dass auch Keimgruppen in Auflösung eintreten können, welche noch sehr klein, also noch sehr weit von dem Maximum entfernt sind, welches sie durch Ernährung vom Blute aus erreichen können, und zwar nicht bei pathologisch veränderter, sondern bei normaler Blutbeschaffenheit. Wenn nun — wie die Beobachtungen an hungernden Siden zeigen — eine Ernährungs- hemmung die Ursache der eintretenden Resorption ist, so drängt sich die Frage auf, wie es möglich ist, dass die eine Keimgruppe, welche doch von demselben Blute umspült wird, so viel schlechter ernährt werden kann, als eine andere, dicht neben ihr liegende, und die Antwort kann wohl nur die sein, dass einzelne Keimgruppen (die eibildenden) eine stärkere Anziehungskraft auf die Nahrungsstoffe des Blutes ausüben, als die anderen, denen sie dadurch entzogen werden. In dieser Annahme liegt durchaus nichts Mystisches, wir können uns sogar die Ursache einer solchen stärkeren Assimilationskraft ganz wohl in dem lebhafteren Stoffwechsel der einmal auf dem Wege der Eibildung begriffenen Zellgruppe vorstellen. Jedenfalls giebt es analoge Fälle genug und einige lassen sich direct beobachten, wie z. B. die Anziehungskraft der durch Copulation entstandenen wachsenden Spore der Schleimpilze (*Mucorineen*) auf das Protoplasma der Umgebung.

So möchte ich mich wohl geirrt haben, wenn ich früher annahm, dass diejenige Zelle einer Keimgruppe zur Eizelle werde, welche hinter den anderen um ein Geringes in der Entwicklung zurückgeblieben sei. Ich gründete diese Annahme auf den Satz, dass Zellen, die auf dem Maximum ihres Eigenwachsthums angelangt sind, sich aufzulösen beginnen, wenn ihnen nicht Protoplasma in Lösung zugeführt wird. Dies würde nun allerdings zu dem Schlusse führen, dass von zwei nahezu gleich weit entwickelten Keimzellen nur diejenige das Maximum überschreiten kann, welche hinter der anderen so lange zurückbleibt, bis diese das Maximum erreicht hat und nun beginnt, sich aufzulösen und dadurch protoplasmatische Lösung liefert für die im Wachstum

zurückgebliebene Zelle. Allein bei den Keimgruppen der Daphnoiden handelt es sich nicht um zwei, sondern um vier Zellen und es ist kaum denkbar, dass stets drei davon absolut genau gleichen Schritt halten sollten im Wachsthum und nur die vierte um ein (nicht zu beobachtendes Minimum) hinter ihnen zurückbliebe. Sobald aber dies nicht der Fall ist, sobald unter den vieren zwei etwas zurückbleiben, müssten auch zwei das Maximum überschreiten und einen Anlauf zur Eibildung nehmen. Dies kommt aber niemals vor.

Aus diesem Grunde gebe ich der entgegengesetzten Ansicht den Vorzug, dass nicht die etwas zurückbleibende, sondern vielmehr die den übrigen um ein Geringes vorausgeeilte Keimzelle zur Eizelle wird, und zwar dadurch, dass sie durch den in ihr lebhafter thätigen Stoffwechsel ein stärkeres Attractionscentrum bildet, welchem die Nahrungsstoffe reichlicher zufließen, als den drei anderen Zellen. Uebrigens ist es selbstverständlich, dass die Entscheidung darüber, welche der vier Zellen zum Ei werden soll, nicht allein von den jedesmaligen Wachstumsverhältnissen derselben abhängt, sondern dass dabei sehr wesentlich die überlieferte und durch lange Generationsreihen hindurch vererbte Gewohnheit der dritten Zelle in Betracht kommt. So gut wir instinctive Handlungen (Bewegungscombinationen) auf vererbte Prädispositionen gewisser Ganglienzellen für combinatorische Leitung der eintretenden Erregung auf gewissen Nervenbahnen beziehen, müssen wir auch annehmen, dass die durch alle die zahlreichen Glieder der Daphnoiden hindurchgehende Fähigkeit der dritten Zelle der Keimgruppen, zum Ei heranzuwachsen, nicht blos auf der in jedem einzelnen Falle neu zu prüfenden Ueberlegenheit dieser Zelle beruhe, sondern auf einer durch lange Vererbung allmählig fixirten Prädisposition zur Eiwerdung, die dann freilich wiederum eine solche Ueberlegenheit setzt. Rascheres Heranzuwachsen und energischerer Stoffwechsel dieser Zelle in Folge begünstigter Lage werden deshalb nur die letzten Ursachen sein, auf welche die heutige Ueberlegenheit dieser Zelle zurückzuführen ist und man darf wohl aus dem gelegentlichen, wenn auch seltenen Vorkommniss, dass die zweite Zelle zum Ei wird, den Schluss ziehen, dass ursprünglich ein Kampf zwischen zweiter und dritter Zelle stattgefunden und erst allmählig der Sieg sich auf Seite der dritten fixirt hat.

Genau dasselbe wird man auch für die drei Nährzellen zugeben müssen; es handelt sich hier um die Vererbung einer längst fest gewordenen Einrichtung, und wenn wir uns nach deren Ursachen umsehen, so kann es sich dabei nur um die letzten Ursachen handeln, um die-

jenigen, welche die Gewohnheit der Zellen, Ei- oder Nährzelle zu werden, hervorgerufen haben.

Man könnte nun vielleicht geneigt sein, die Ursache, warum bei den Nährzellen Auflösung eintritt, nicht in ihnen selbst zu suchen, dieselbe also nicht davon abzuleiten, dass sie auf dem erreichten Maximum ihres Eigenwachsthums nicht stehen bleiben können, sondern vielmehr in den Eigenschaften der Eizelle, in der für dieselbe postulirten Assimilationsenergie. Man würde sich dann also vorstellen, dass die wachsende Eizelle zersetzend auf die Nährzellen einwirke. Dagegen aber spräche entschieden die Beobachtung, dass bei *Daphnella* öfters, bei *Daphnia* sogar regelmässig nicht diejenige von mehreren Nährgruppen zuerst in Auflösung übergeht, welche unmittelbar an die Eigruppe anstösst, sondern vielmehr diejenige, welche ihr am fernsten liegt. Es kann aber unmöglich angenommen werden, dass eine Anziehungskraft irgend welcher Art in der Ferne stärker wirke, als in der Nähe.

Auf diese Weise würden, soviel ich sehe, die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen theoretisch in Einklang gesetzt: einerseits die Wachstums- und Resorptions-Erscheinungen bei der normalen Eientwicklung, andererseits die pathologischen Erscheinungen der Resorption, welche bei hungernden Thieren eintreten. Es erklärt sich so vor Allem auch die bei Letzteren sich stets wiederholende, auffallende Erscheinung, dass nicht alle Keimgruppen gleichzeitig sich rückzubilden beginnen, sondern dass der Auflösungsprocess successiv auftritt und in einer bestimmten Reihenfolge eine Keimgruppe nach der anderen befüllt, wie dies oben bei *Sida* im Näheren dargelegt wurde. Uebrigens betrachte ich auch diese theoretische Zurechtlegung nur als eine provisorische, da vor Allem erst eine breitere Basis von Thatsachen vorhanden sein muss, ehe sich mit Sicherheit eine Theorie aufbauen lässt.

Wenn aber auch die Allgemeinheit der Einrichtung der Keimgruppen auf ein sehr hohes Alter derselben schliessen lässt, so deuten doch gewisse Erscheinungen auf einen noch älteren Modus der Eibildung hin, auf den denkbar einfachsten, bei welchem jede Keimzelle Dotter abscheidet und zum Ei wird. Ich wüsste wenigstens dem vorübergehenden Auftreten von Dotterelementen in den drei primären Nährzellen, wie es bei mehreren Arten — *Daphnella*, *Sida*, *Moina*, *Macrothrix*, *Bythotrephes* — beobachtet wurde, keine irgend nennenswerthe physiologische Bedeutung zuzuschreiben und möchte es nur als phyletische Reminiscenz auffassen. In allen genau verfolgten Fällen handelt es sich immer nur um einen ersten Anlauf zur Dotterabscheidung, auf welchen dann Stillstand eintritt.

Bei den meisten der erwähnten Arten sind es immer nur die Wintererier, bei deren Bildung abortive Dotterkörnchen in den Nährzellen auftreten und man würde daraus wohl auf das höhere Alter der Wintererier schliessen dürfen, wenn nicht bei *Macrothrix* auch die Sommerkeimgruppen dieselbe Erscheinung zeigten.

Was schliesslich die Bildung der Eihüllen angeht, so ist auch hier eine Uebersicht der Erscheinungen nicht ohne Interesse.

Alle Daphnoiden-Eier besitzen eine Dotterhaut, d. h. eine cuticulare Erhärtung der äussersten Schicht des Eies, ein Umwandlungsproduct des Protoplasma. Diese Dotterhaut ist structurlos und sehr zart bei allen Sommereiern, sowie bei denjenigen Winteriern, welche nicht frei, sondern eingeschlossen in einer accessorischen, von der abgestreiften Haut des Mutterthieres gebildeten Hülle abgelegt werden.

Bei allen Daphnoiden, deren Wintererier frei in's Wasser abgelegt werden, ist die Dotterhaut derber, entweder nur einfach verdickt, oder aber doppelschichtig und häufig noch mit einer accessorischen Hülle umgeben.

So erhält das Wintererier der Polyphemiden eine doppelschichtige, sehr dicke Dotterhaut, deren Bildung durch einen Scheidungsprocess der vorher gleichmässig gemischten Eibestandtheile eingeleitet wird: das Protoplasma tritt an die Oberfläche, das Deutoplasma wird in die Tiefe gedrängt. Zu dieser derben Doppelhülle kommt dann bei *Bythotrephes* noch eine körnige, von drüsigem Hypodermiszellen gelieferte, harte Hüllschicht hinzu, bei *Polyphemus* eine in Wasser schwellbare, vom Eileiter abgeschiedene Gallertschicht von bedeutendem Umfang.

Aber nicht allein bei den Polyphemiden kommt es nicht zur Bildung eines sog. Ehippium, sondern auch bei dem grössten Theil der Daphniden fehlt dasselbe. So in der Subfamilie der *Sidinae*, in welcher (bei *Sida*) eine doppelschichtige Dotterhaut nebst dünner, klebriger, vom erweiterten Anfangstheil des Eileiters gelieferter Gallertschicht den einzigen Schutz der Wintererier bildet.

In der Gruppe der *Lynceinae* begegnen wir zuerst der Einrichtung, dass die Wintererier in der abgestreiften Körperhaut der Mutter, als in einer schützenden Hülle abgelegt werden. Dennoch kommt es hier noch nicht zur Bildung eigentlicher Ehippium, im dem Sinne wie bei *Daphnia* und Verwandten, wohl aber zeigen sich die ersten Schritte zu jener complicirten Umgestaltung der Schalendecke, indem

bei einigen Arten dieser Theil der Schale zur Zeit der Wintereibildung sich erheblich verdickt, bei einer sogar eine Art von Loge zur Aufnahme des einzigen Eies zeigt.

Erst in der Subfamilie der *Daphninae* findet sich jene complicirte und für den Schutz und die Verbreitung der eintrocknenden oder überwinternden Eier wirksamste Einrichtung der Ephippien. Auch hier aber kommt sie nur bei der einen Reihe von Gattungen (*Daphnia*, *imocephalus*, *Scapholeberis*, *Ceriodaphnia*, *Moina*) vor, fehlt aber bei denjenigen der zweiten Reihe (*Macrothrix*, *Pasithea*, *Bosmina*). Bei letzteren werden die Eier in der unveränderten Schalenhaut der Mutter abgelegt, wie bei den meisten *Lynceinen*, bei den ersteren aber, also bei der Gattung *Daphnia* und ihren nächsten Verwandten wandelt sich die Schale der Mutter zu einem förmlichen Eibehälter um, mit zwei oder (*Moina rectirostris*) auch nur einer Loge zur Aufnahme je einen Eies und mit einem aus sechseckigen zelligen Räumen gebildeten, später mit Luft sich füllenden Schwimmgürtel.

Interessant ist auch der offenbare Zusammenhang zwischen dem Ephippium und der Anzahl der gleichzeitig producirten Wintereier. Da die Loge des Ephippiums dadurch gebildet wird, dass die beiden Seitentheile des Schalenrückens aneinander schliessen und nur je eine flache Nische enthalten, welche mit der andern Seite zusammen gerade zur Aufnahme eines Eies gross genug ist, so können also nie mehrere Eier in der Querrichtung nebeneinander in das Ephippium aufgenommen werden, vielmehr nur in der Längsrichtung, hinter einander. Da indessen der Rücken des Thieres nicht lang ist, so bleibt höchstens für zwei Logen Raum, und so finden wir, dass alle Daphniden, welche eigentliche Ephippien hervorbringen, nur zwei Wintereier gleichzeitig zur Reife bringen, einige sogar nur eines (*Moina paradoxa*). Bei allen andern Daphnoiden wird die Anzahl der Wintereier nur durch die Leistungsfähigkeit des Thieres bestimmt, sie hängt wesentlich ab von der relativen Grösse der Eier; kleine Arten mit relativ grossen Eiern (viele *Lynceinen*) bringen nur ein Ei auf ein Mal hervor, grosse Arten mit relativ kleinen Eiern (*Sida*, *Eurycerus*), deren zehn oder selbst zwanzig, ja bei ein und derselben Art produciren junge Individuen bedeutend weniger Wintereier als alte (*Sida*).

III.

Die Abhängigkeit der Embryonal-Entwicklung vom Fruchtwasser der Mutter.

Wenn man Sommererier irgend einer Daphnide aus dem Brutraum herausnimmt, so entwickeln sie sich nicht weiter, zerfallen vielmehr nach kurzer Zeit in dem umgebenden Wasser und zwar nicht nur im Beginn der embryonalen Entwicklung, sondern auch in jedem späteren Stadium. Erst der reife, mit Chitinhaut bekleidete Embryo verträgt die Einwirkung des Wassers.

Es ist sonderbar, dass man dieser Thatsache bisher so wenig Aufmerksamkeit geschenkt hat. Der einzige der zahlreichen Schriftsteller über Daphniden, bei dem ich sie erwähnt finde, ist LUNNOCk. Er sagt darüber: Ich weiss nicht, ob die Berührung lebenden Gewebes (of living membrane) nothwendig ist für die Entwicklung dieser Eier, aber es ist sicher, dass keines von denjenigen am Leben blieb, welche ich behufs Ueberwachung (der Entwicklung) aus dem Brutraum entfernt hatte¹⁾.

Die Thatsache ist unzweifelhaft richtig, und ich kann noch eine zweite hinzufügen, die auf die Ursache derselben noch deutlicher hinweist. Wenn man ein trächtiges Weibchen von *Daphnia Pulex* längere Zeit unter sehr schwachem Druck des Deckgläschens beobachtet hat, so bleibt das Thier, wieder in frisches Wasser gesetzt, lebendig und erholt sich oft vollständig wieder, die Embryonen aber in seinem Brutraum sterben fast immer ab. Solche eingeklemmte Thiere suchen sich nämlich zu befreien und schlagen besonders mächtig mit dem Hinterleib auf und ab. Dabei aber öffnen sie jedesmal den Brutraum, und wenn dies oft hintereinander geschieht, so sterben die Eier ab.

Beide Thatsachen zusammen lassen schliessen, dass der Brutraum mit einer Flüssigkeit erfüllt ist, welche nicht reines Wasser ist, sondern sich in Dichtigkeit und Zusammensetzung, wie in ihrer osmotischen Wirkung auf zarte Gewebe anders verhält, als Wasser.

1) An account of the two methods of reproduction in *Daphnia* and of the structure of the ephippium. Philosoph. Transact. of Royal Soc. of London. V. 447, p. 94. 1857.

Dass dieser Flüssigkeit aber noch eine ganz andere, als bloss schützende Bedeutung zukommen muss, dass sie eine wesentliche Quelle der Ernährung für den sich entwickelnden Embryo ist, das lässt sich aus einer Reihe anderer Thatsachen ableiten.

Sommereier von *Bythotrephes* sind ungemein klein (Fig. 24, *Ei*), frisch in den Brutraum übergetreten, maassen sie bei einem jungen Weibchen 0,099 Mm. im langen Durchmesser, 0,082 Mm. im kurzen. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen maassen die Embryonen desselben Weibchens in der zusammengekrümmten Lage, welche sie im Brutraum annehmen, 0,99 Mm. in der Länge und etwa 0,49 Mm. in der Dicke, sie waren also um das Zehnfache in der Länge und das Sechsfache in der Dicke gewachsen, und dabei sind weder die Extremitäten, noch der lange Schwanz mitgerechnet! Das Auge des Embryo war fast genau doppelt so gross, als das Ei, aus welchem sich der ganze Embryo entwickelt hatte! Die Embryonen erreichen hier eine Grösse, welche der des Mutterthieres nicht sehr bedeutend nachsteht. Ein zum ersten Mal trächtiges Mutterthier maass in der Länge vom Auge bis zum After 2,3 Mm., seine beiden Jungen kurze Zeit nach der Geburt dagegen 4,8 Mm.

Ein so colossales Wachsthum wäre nicht möglich, wenn nicht das Ei eine stete Zufuhr von Nahrung bezöge, es muss also der Brutraum mit einer ernährenden Flüssigkeit gefüllt sein, deren feste Bestandtheile sich vom Blute der Mutter aus stets wieder ersetzen, ja man darf weiter gehen und schon aus den erwähnten Grössendifferenzen den Schluss ableiten: das Fruchtwasser muss in seiner Zusammensetzung und nährenden Kraft dem Blute gleich kommen oder dasselbe übertreffen.

Dies gilt natürlich nicht sofort für alle Daphnoiden, doch ist *Bythotrephes* nicht die einzige Gattung, bei welcher die Grössendifferenz zwischen Ei und Embryo so erheblich ist. Bei *Polyphe-mus Oculus* fand ich das frisch in den Brutraum übergetretene kuglige Ei nur 0,08 Mm. dick, während der reife Embryo in zusammengekrümmter Lage ohne den Schwanz 0,40 Mm. maass, mit diesem aber 0,50 Mm.

Auch bei der Gattung *Moina* ist die Differenz noch sehr erheblich. Das dotterarme Ei von *Moina rectirostris* misst 0,12—0,15 Mm. im Durchmesser, der reife Embryo mehr als das Dreifache: 0,43—0,65 Mm. Aehnliche Zahlen liefert *Moina paradoxa* n. sp.; das kuglige Ei misst nur 0,12 Mm., der Embryo dagegen 0,65 Mm. vom Kopf bis an die Basis der Schwanzborsten.

Weniger bedeutend, wenn auch immer noch erheblich genug, ist die Differenz bei denjenigen Daphnoiden, deren Eier eine bedeutende

Menge von Deutoplasma enthalten. Ein Sommerei von *Daphnia Pulex* misst 0,25 Mm. in der Länge und 0,49 Mm. in der Dicke, der Embryo dagegen 0,55 auf 0,25 Mm. Das Ei von *Simocephalus Vetulus* misst 0,22 auf 0,48 Mm., der Embryo 0,55 auf etwa 0,27 Mm. Dicke; das Ei von *Ceriodaphnia mucronata* 0,46 auf 0,42 Mm., der Embryo 0,32 auf 0,45 Mm.; das Ei von *Pasithea rectirostris* 0,48 auf 0,43 Mm., der reife Embryo dagegen 0,30 auf 0,46 Mm.; das Ei von *Bosmina longispina* 0,24 auf 0,47 Mm., der Embryo 0,36 auf etwa 0,24 Mm. Dicke.

Aus der Familie der Sidiinen misst das Ei von *Sida crystallina* 0,34 Mm. auf 0,20 Mm., der Embryo 0,74 auf 0,28 Mm.; das Ei von *Daphnella brachyura* 0,30 auf 0,43 Mm., der Embryo 0,45 auf 0,48 Mm.

Endlich mögen auch noch einige Daten aus der Gruppe der Lynceinen hier folgen. Das Sommerei von *Camptocercus macrurus* misst 0,17 auf 0,42 Mm., der Embryo 0,35 auf 0,46 Mm.; das Ei von *Pleuroxus trigonellus* misst 0,22 auf 0,41 Mm., der Embryo 0,27 auf 0,46 Mm.; das Ei von *Pleuroxus exiguus* 0,42 auf 0,08 Mm., der Embryo 0,24 auf 0,40 Mm.

Diese Zahlen genügen wohl, um zu beweisen, dass bei allen Daphnoiden eine erhebliche Volumzunahme die embryonale Entwicklung begleitet; es giebt indessen noch eine Erscheinung, welche dasselbe auf einfacherem Wege beweist. LEYDIG machte zuerst darauf aufmerksam, dass man »häufig« neben den Embryonen »leere und zusammengerollte Eischalen« im Brutraum beobachte. DOHRN hat dann später gezeigt, dass dieselben nicht von verdorbenen Eiern herrühren, wie LEYDIG meinte, sondern dass es die Dotterhäute der zu Embryonen entwickelten Eier sind, die zu einer gewissen Entwicklungsperiode abgestreift werden. »Da sich später eine Larvenhaut um den Embryo bildet, wird das Chorion (die Dotterhaut) überflüssig und zu eng für den Embryo; es platzt und rollt sich dann in eigenthümlicher Weise zusammen« u. s. w.¹⁾ Die Thatsache ist richtig, mit ihrer Erklärung bin ich nur in dem einen Punct nicht einverstanden, als es wohl nicht die Bildung einer Larvenhaut ist, welche die Dotterhaut zu eng werden lässt, sondern vielmehr die bedeutende Volumvermehrung des Embryo im Ganzen. Der Embryo schwillt dermassen an, dass er die Eihaut sprengt, und so dürfen diese zusammengerollten Eihäute uns als ein sicherer Beweis dienen, dass das Volum des Embryo sich über die Ausdehnungsfähigkeit der Eihäute hinaus sich vergrössert hat.

1) DOHRN, Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Arthropoden. Leipzig 1870, p. 54.

Wenn aber auch bei allen Daphnoiden ein Wachsthum die Embryonalbildung begleitet, so ist dies doch keineswegs überall gleich stark, vielmehr sehr verschieden, wie schon aus den angeführten Zahlen hervorgeht. Bei *Bythotrephes* übertrifft der Embryo das Ei um mehr als das Zehnfache, bei *Polyphemus* um das Fünf- bis Sechsfache, bei *Moina* nur um das Dreifache, bei *Daphnia* gar nur um das Zweifache seiner Länge¹⁾.

Berücksichtigt man nun, dass bei *Bythotrephes* (wie auch bei *Polyphemus*) kein Deutoplasma (Dotter) vorhanden ist, sondern das Ei nur aus Protoplasma besteht, dass ferner bei *Moina* zwar etwas, aber nur sehr wenig Dotter dem Sommerei beigegeben wird, bei *Daphnia* dagegen eine grosse Menge von Dotter, so stellt sich heraus, dass die Menge des Dotters im umgekehrten Verhältniss steht zur Grössendifferenz zwischen Ei und Embryo, oder mit andern Worten, dass der mangelnde Dotter durch Nahrungszufuhr aus dem Blute der Mutter ersetzt wird, dass diese Nahrungszufuhr eine um so intensivere ist, je weniger Dotter dem Ei beigegeben wird.

In bestem Einklang mit diesem Resultat steht nun die Thatsache, dass bei den Arten mit dotterarmen Eiern besondere anatomische Einrichtungen getroffen sind, um dem Fruchtwasser nährenden Bestandtheile zuzuführen.

Ich will zuerst diese Einrichtungen schildern und erst später dann zu der Frage übergehen, ob wir auch bei den übrigen Daphnoiden von einer Ernährung der Embryonen reden dürfen.

Zuerst fiel mir eine solche Einrichtung bei *Moina* auf und zwar bei *M. rectirostris*. Ich nenne dieselbe Nährboden. Bei allen Weibchen nämlich, welche Sommereier im Brutraum oder im Ovarium tragen, zeigt sich der grösste Theil des Bodens der Bruthöhle in sehr eigenthümlicher Weise angeschwollen und aufgewulstet; scharfe Ränder umsäumen diese Hautwucherung, welche wie ein Sattel dem Rücken des Thieres aufliegt (Fig. 48, Nb). Sie besteht nur aus der äussern Körperhaut, d. h. aus der an dieser Stelle sehr zarten Chitindecke und der Hypodermis. Letztere, als der lebendige Theil der Haut, spielt bei ihrer Entstehung die Hauptrolle. Dieser Nährboden entsteht durch eine eigen-

1) Es versteht sich, dass diese Zahlen nur relativen Werth haben. Genau genommen müsste nicht der Durchmesser, sondern das Volum gemessen und verglichen werden. Dies wäre zwar bei einem regelmässig gestalteten Ei wohl möglich, nicht aber bei dem in zahlreiche dünne Fortsätze auslaufenden Embryo. Es kommt indessen hier nicht auf mathematische Genauigkeit an, und die Vergleichung der Durchmesser genügt wohl vollständig, um eine bedeutende Volumdifferenz festzustellen.

thümliche Wucherung der Hypodermis. Dieselbe erhebt sich nämlich zu kleinen, in regelmässigen Abständen stehenden Säulen oder Pfeilern, welche zuerst ganz niedrig sind (Fig. 44, Nb), allmählig aber eine bedeutende Höhe (bei *Moina paradoxa* bis 0,06 Mm.) erreichen und welche oben durch kleine Rundbogen miteinander zu einem Hypodermisgewölbe verbunden sind, über welches dann die äusserst feine Chitinhaut hinläuft. Die Pfeiler entspringen natürlich ebenfalls aus einer Hypodermislage, und zwar verläuft diese gerade, nicht in Bogen, und muss keine geschlossene Platte darstellen, sondern von Lücken durchbrochen sein. Man kann dies zwar nicht direct wahrnehmen, muss es aber daraus schliessen, dass zwischen den Pfeilern eine lebhaftete Blutcirculation stattfindet. Der morphologische Vorgang der Nährbodenbildung besteht also in einer Spaltung der Hypodermis in ein oberflächliches und ein tiefes Blatt, hervorgerufen durch die Bildung von Pfeilern, welche durch ihr Wachsthum die beiden Blätter immer weiter auseinander treiben.

Diese Pfeiler chitinisiren so wenig wie die »Stützfasern« der Daphnidenschale, mit denen sie die grösste Aehnlichkeit haben; sie bleiben weich und zeigen eine zarte Längsstreifung, sowie einzelne bald dicht unter der Oberfläche des Nährbodens, bald in oder an den Pfeilern selbst gelegene Kerne (Fig. 37 A). Offenbar haben sie keine andere Aufgabe, als die rein mechanische, die beiden Blätter der Hypodermis auseinanderzuhalten und so Hallen herzustellen, in denen das Blut circuliren kann. Von der Fläche gesehen, erscheinen die Pfeiler im optischen Querschnitt als dreieckige oder sternförmige Figuren, welche in ziemlich regelmässigen Abständen liegen und durch feine Ausläufer (die Bogen der Arcaden) verbunden sind.

Die Structur des Nährbodens hat somit die grösste Aehnlichkeit mit dem Bau der Schale, die ja auch aus zwei Hypodermisblättern besteht, welche durch Pfeiler, wenn auch meist durch kürzere, auseinander gehalten werden (Fig. 46 von *Lyncceus lamellatus*). Auch die Genese beider Körpertheile ist im Grunde dieselbe, da auch die Pfeiler (Stützfasern) der Schale nicht etwa durch nachträgliche Verbindung der vorher getrennten Blätter der Haut entstehen, sondern vielmehr — wie ich an *Leptodora* gezeigt habe — durch unvollkommene Trennung dieser Blätter¹⁾. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen Nährboden und Schale besteht darin, dass ersterer nur auf der einen Seite

1) Vergleiche die Abbildung Fig. 25 der wachsenden Schale der jungen *Leptodora* in der Abhandlung I dieser »Beiträge«.

(gegen den Brutraum hin) von einer Cuticula überzogen ist, letztere aber auf ihren beiden Flächen.

Von der Seite betrachtet, zeigt der Nährboden von *Moina* eigenthümliche Ausschnitte an seinem untern Rande, vergleichbar etwa romanischen Fensterbögen. Es sind ihrer vier; sie rühren daher, dass an diesen Stellen die vom Rücken gegen die Beine herabziehenden Muskeln die Bildung des Nährbodens unterbrechen (Fig. 48).

Dass nun dieser »Nährboden« wirklich der Function vorsteht, welche der Name andeutet, kann aus verschiedenen Umständen erschlossen werden.

Zuerst aus der schon erwähnten Blutcirculation. Dieselbe lässt sich leicht constatiren, da auch an todtten Thieren stets noch viele Blutkörperchen im Innern des Nährbodens nachweisbar sind, theils in den Lücken des Gewebes, theils den Pfeilern anhaftend (Fig. 37 *A, B*). Uebrigens ist die Blutströmung keine rasche; man sieht im Gegentheil am lebenden Thier oft sehr deutlich, wie die einzelnen Blutkörperchen langsam und unstet in dem Labyrinth dieser Hallen umherirren, und es ist nicht selten möglich, einzelne unter ihnen einige Zeit hindurch zu verfolgen. Man gewinnt bei diesen Beobachtungen sehr bald die Ueberzeugung, dass im Innern des Nährbodens eine relative Stauung des Blutstromes stattfindet. Eine solche muss aber dem Durchtritt von Blutbestandtheilen in den Brutraum sehr günstig sein, denn sie setzt einen erhöhten Blutdruck voraus, und es ist bekannt, dass die Geschwindigkeit der Filtration in directem Verhältniss steht zu dem Druck, mit welchem die Flüssigkeit auf der Membran lastet.

Dass der Blutdruck in der That ein erhöhter, geht nicht nur aus der Verlangsamung des dem Herzen zustrebenden Blutstromes hervor, sondern auch noch aus der einfachen Thatsache, dass der Nährboden zusammenfällt, sobald man diesen Druck vermindert.

Dies kann einfach dadurch geschehen, dass man das Thier verwundet und somit einen Theil des Blutes ausfliessen lässt. Man erkennt dann, dass die Stütz Pfeiler des Nährbodens (wie übrigens auch die der Schale) nur eine sehr geringe Tragkraft besitzen, dass sie das Gewölbe zusammensinken lassen, sobald dasselbe nicht mit Blut geschwellt ist.

Damit wäre nun, streng genommen, nur bewiesen, dass überhaupt ein gewisser Blutdruck im Nährboden vorhanden ist. Man kann aber diesen Druck noch auf eine andere normale Weise vermindern, und diese lässt uns zugleich errathen, auf welche Weise ein höherer Blutdruck in diesem Theil zu Stande kommen kann, ja muss.

Ich muss vorausschicken, dass die Schale der weiblichen *Moina* zwar ganz wie die anderer Daphninen gebaut ist, dass aber durch ihren

Haupttheil, der die Decke der Bruthöhle bildet, nur so lange ein Blutstrom hindurchgeht, als das Thier nicht trächtig ist. Nur im Anfang der Trächtigkeit, so lange die kleinen, wenn auch zahlreichen Eier noch keinen erheblichen Druck auf die Schale ausüben können, sieht man noch einen lebhaften Blutstrom durch den medianen, von Stützpfählern freien Blutsinus derselben dem Herzen zueilen; sobald aber die Embryonen etwas heranwachsen, dehnen sie die Schale so mächtig aus, dass ihre beiden Blätter eng aufeinander gepresst werden und dass jede Circulation in ihr aufhört. Sie wird dabei so dünn, dass sie ganz den histologischen Character der Schale, als einer Hautduplicatur, verliert, dass weder ein Binnenraum, noch Stützfasern zu sehen sind, vielmehr nur bei starker Vergrösserung und mit Mühe die beiden äusserst dünnen und dicht aufeinander gepressten Hypodermisblätter erkannt werden können (Fig. 38). Wie zwei grosse ovale Säcke, die durch eine mediane Furche voneinander geschieden werden, so sitzen die beiden mit Embryonen gefüllten Schalenhälften dem Rücken des Thieres auf (Fig. 36).

Beobachtet man nun ein solches Weibchen bei schwachem Druck des Deckgläschens, so gelingt es leicht, in den Lücken zwischen den Embryonen bis auf den Nährboden zu sehen, und man erkennt dann, dass derselbe prall mit Blut gefüllt ist. Lässt man nun aber nach Entfernung des Deckglases durch leisen Druck auf den Brutsack mittelst einer Nadel und gleichzeitiger Abwärtsbeugung des Abdomens die Embryonen austreten, so fällt sogleich der Nährboden zusammen, verliert vollständig seine frühere Prallheit und gleichzeitig bahnt sich das Blut wieder seinen Weg durch die Schale.

Daraus geht also hervor, dass eine Art von Antagonismus besteht zwischen der Blutcirculation der Schale und derjenigen des Nährbodens. Dieselbe Quantität Blut, welche vor der Trächtigkeit die Schale durchströmt, muss während derselben ihren Weg zum Herzen durch den Nährboden nehmen; einen andern neuen Weg giebt es nicht. Nun ist aber der Binnenraum der Schale — soweit sich das abschätzen lässt — ein bedeutend grösserer Raum, als der Binnenraum des Nährbodens, so dass nothwendig im Nährboden ein erhöhter Druck herrschen muss, sobald dem Blute der Weg durch die Schale versperrt ist. Es mag sein, dass noch besondere Einrichtungen hinzukommen, etwa in der Zahl und Anordnung der Ein- und Ausflussöffnungen des Nährbodens, doch lässt sich darüber nichts in Erfahrung bringen, da man die untere Lamelle des Nährbodens nie von der Fläche zu sehen bekommt. Ich denke mir sie, wie die obere, als ein Netz mit grösseren und kleineren Maschen. Dass thatsächlich ein sehr

erheblicher Druck im Innern des Nährbodens bestehen muss und zwar ein stärkerer als im Innern des Brutraumes, geht schon aus der einfachen Thatsache hervor, dass der weiche, leicht zusammensinkende Nährboden vom Gegendruck der Embryonen nicht zusammengepresst wird! Daraus allein liesse sich schon mit Sicherheit ableiten, dass eine Filtration von Blutbestandtheilen in den Brutraum stattfinden muss.

Entscheidend für die physiologische Bedeutung des Nährbodens wird dann schliesslich die Thatsache, dass derselbe den Männchen fehlt und sich auch nur bei solchen Weibchen findet, welche Sommereier tragen, niemals bei solchen mit Wintereiern im Brutraum oder im Ovarium.

Bei den letzteren ist keine Spur eines Nährbodens zu finden, die Haut des Rückens (der Boden der Bruthöhle) verläuft gerade, ohne Verdickung oder Wulstung, ganz wie bei *Daphnia* oder *Simocephalus*. Der Unterschied zwischen Weibchen mit Winter- und solchen mit Sommerbrut ist in diesem Punct so scharf und constant, dass ich mich längere Zeit mit dem Gedanken trug, es habe hier eine vollständige Arbeitstheilung stattgefunden, es gebe bei dieser Gattung zweierlei Weibchen, solche mit geschlechtlicher und solche mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung, Wintereiweibchen und Sommereiweibchen, ähnlich den Aphiden. Ich überzeuete mich aber später, dass dem nicht so ist. Hier, wie bei *Daphnia*, welche bisher allein darauf hin untersucht worden ist, erzeugen dieselben Individuen, welche Winterei hervorgebracht haben, in der Regel später Sommereier, man kann sie sogar dazu zwingen, indem man sie von der Begattung fern hält. Wie in dem folgenden Abschnitt dargelegt werden soll, zerfällt dann (bei *Moina rectirostris*) das Winterei im Ovarium und gleichzeitig beginnt die Bildung von Sommereiern. Sobald dies geschieht, erkennt man auch die Bildung eines Nährbodens (Fig. 16, Nb) und in wenigen Tagen ist derselbe zum Empfang der Eier bereit, nimmt indessen auch während der Entwicklung der Embryonen noch stets an Dicke zu, wie er denn bei grossen Weibchen mit vielen Embryonen eine weit bedeutendere Dicke erreicht, als bei jungen Weibchen, die nur zwei Embryonen tragen, wie z. B. bei dem in Fig. 18 abgebildeten Thier der Fall war.

Das Umgekehrte, nämlich die Erzeugung von Wintereiern durch Weibchen, welche vorher schon Sommereier hervorgebracht haben, scheint bei *Moina* nicht vorzukommen, wenigstens habe ich es nie beobachten können, und so kann ich auch nicht sagen, ob in diesem Falle der Nährboden sich wieder zurückbildet.

Ein Nährboden von dem Bau wie bei *Moina* findet sich bei keiner

andern Daphnidengattung wieder, welche mir bekannt ist. Wohl aber finden sich andere Einrichtungen, die demselben Zweck der Ernährung der Embryonen dienen und zwar bei den Gattungen *Bythotrephes* und *Polyphemus*.

Ich wende mich zuerst zu *Polyphemus*. Hier hat LEYDIG bereits »eine grössere compacte Zellenmasse« beiläufig erwähnt, welche sich seitlich vom Eierstock gegen die Herzgegend zu erstreckt. LEYDIG hält sie »dem Fettkörper analog, obschon die Zellen ohne Fettgehalt sind. Die Zellenmasse scheint die Grenze zwischen dem Brut- und Abdominalraume zu bilden«. Letzteres ist vollkommen richtig, die Zellenmasse ist nichts Anderes als die Leibeswand des Thieres, die Haut des Rückens, damit aber, scheint mir, muss die andere, vorher von LEYDIG ausgesprochene Ansicht fallen, denn ein und dasselbe Gebilde kann wohl nicht zugleich Haut und Fettkörper sein.

Aus LEYDIG's Abbildung lässt sich nun das Characteristische des Gebildes nicht erkennen; dasselbe ist nur scheinbar eine »compacte Zellenmasse«, in Wahrheit vielmehr eine einschichtige Zellenlage, welche sich in Form eines hohen Gewölbes, vergleichbar etwa einer Schildkrötenschale, über den Magen wegspannt und deren obere (äussere) Fläche den Boden der Bruthöhle bildet (Fig. 32, Nb). Gegen diese hin, also auf der convexen Fläche, ist dieses Gewölbe — ganz wie der Nährboden von *Moina* — von einer sehr zarten Cuticula überzogen, die morphologisch natürlich nichts Anderes ist, als die Chitinhaut des Rückens, während die sie abscheidende Zellenlage die in eigenthümlicher Weise umgestaltete Hypodermis ist. Könnte dies noch zweifelhaft scheinen, so würde es durch den allmähigen Uebergang der gewöhnlichen Hypodermiszellen in diese mächtig angeschwellenen, drüsenartigen Zellen erwiesen werden, sowie durch die Entwicklung des Gebildes beim jungen Thier, wie später noch näher dargelegt werden soll.

Der feinere Bau des Organs, welches ich wie bei *Moina* als Nährboden bezeichnen will, lässt im Zusammenhang mit dem Bau im Grossen die Function desselben deutlich erkennen. Die Zellen, welche es zusammensetzen, unterscheiden sich von den gewöhnlichen Hypodermiszellen anderer Körperstellen vor Allem durch ihre bedeutende Grösse. Ihr Protoplasma, hell, farblos und völlig homogen, ist mächtig entwickelt und sie springen gegen die Leibeshöhle wie kleine Kissen rundlich vor (Fig. 32); bei jungen Weibchen, bei welchen gerade die ersten Eier in den Brutraum getreten sind, messen sie bis zu 0,05 Mm. in der Dicke bei entsprechender Flächenausdehnung. Ihre Anzahl ist dann noch relativ gering und sie sind in lebhaftem Vermehrungsprocess

begriffen, wie einmal ihre noch während der Embryonalentwicklung derselben Eier eintretende thatsächliche Vermehrung beweist, wie aber auch jetzt und noch später aus dem Umstande zu schliessen ist, dass in den meisten Zellen zwei Kerne liegen. Dieselben sind nicht wandständig, sondern mitten in das Protoplasma eingebettet. Der Nucleolus wiederholt ungefähr die ovale Gestalt des Kerns und zeigt in seinem Innern gewöhnlich nur eine rundliche Vacuole (Nucleolus). Alle Theile der Zellen sind ausserordentlich blass trotz starker Lichtbrechung des Protoplasmas in gewissen Lagen. Im Ganzen ähneln dieselben durchaus Drüsenzellen.

Von Gestalt sind diese Zellen rundlich polygonal, sie stossen nicht überall unmittelbar mit ihren Rändern aneinander, sondern es bleiben Spalträume zwischen ihnen übrig, welche also gegen den Brutraum hin nur von der feinen Cuticula überzogen sind.

Während nun von hinten her die gewöhnlichen Hypodermiszellen ziemlich allmählig in diese geschwellten übergehen, hört an der Seite über dem Magen der Nährboden mit scharfem Rande auf, und hier sind die Grenzzellen durch eine grosse Menge feiner Fäden am Darm und an der Schale befestigt. Hier kommt es auch leicht vor, dass zwei Lagen dieser Zellen sich übereinanderschieben, dann nämlich, wenn durch unvollkommene Füllung mit Blut das Gewölbe des Nährbodens mehr oder weniger zusammensinkt. Kommt noch ein starker Druck des Deckgläschens auf den Brutsack hinzu, so fällt das Gewölbe ganz zusammen; solche Bilder mögen der LEYDIG'schen Zeichnung zu Grunde gelegen haben. Im lebenskräftigen Thier ist das Nährgewölbe prall gefüllt, und zwar strömt das Blut von hinten und von den Seiten her frei ein und nach vorn dem Herzen zu, welches sogar selbst noch von dem Gewölbe gedeckt wird (Fig. 32, H). Der weitaus grösste Theil des nach dem Herzen rückströmenden Blutes muss das Gewölbe des Nährbodens passiren. Dasselbe bildet also einen geräumigen Blutsinus, den man wohl passend als Rückensinus bezeichnen kann. In dem vorderen Ende desselben liegt das Herz (Fig. 32, H), wie er denn überhaupt keineswegs blos bei Polypemiden sich findet, sondern in der bescheideneren Grösse eines Herzsinus bei allen Daphnoiden.

Welche Bedeutung hat man aber diesem Nährboden zuzuschreiben, wozu dienen die grossen Zellen, welche ihn zusammensetzen? Die Frage lässt sich durch eine einfache chemische Reaction beantworten.

Tödtet man ein mit Embryonen trächtiges Weibchen mittelst 2 proc. Osmiumsäure, so tritt sofort eine intensive Braunfärbung des Fruchtwassers ein, während das Blut noch völlig farblos bleibt. Erst nach einer Viertelstunde zeigt sich auch eine leichte

gelbliche Färbung des Blutes, die man am Herzen und vor demselben in dem grossen Blutsinus des Kopfes gut bemerken kann. Zu dieser Zeit aber ist das Fruchtwasser schon völlig schwarzbraun und die heilgelben Embryonen schimmern nur noch in verschwommenen Umrissen durch dasselbe hindurch.

Es ist somit einmal unzweifelhaft, dass das Fruchtwasser eine grosse Menge, die Osmiumsäure reducirende Bestandtheile gelöst enthält, und ferner ist erwiesen, dass dasselbe bei Polyphemus eine ganz andere Zusammensetzung hat als das Blut.

Es leuchtet ein, dass diese Verschiedenheit nur von der Beimengung eines flüssigen Secretes herrühren kann, welches von den Zellen des Nährbodens geliefert wird. Dieselben sind also thatsächlich, wofür sie ihr Aussehen schon nehmen liess: Drüsenzellen, zu Drüsen umgewandelte Hypodermiszellen, welche aus dem Blute eine Flüssigkeit bereiten, welche weit reicher an Proteinsubstanzen sein muss, als dieses selbst. Aus dem raschen Eintreten der Färbung darf vielleicht geschlossen werden, dass auch Fette in reichlicherer Menge als im Blute vorhanden sind. Doch bilden Proteinsubstanzen jedenfalls die Hauptmenge der reducirenden Bestandtheile. Concentrirte Salpetersäure färbt das Fruchtwasser gelb, Jod stark rothgelb, in Berührung mit Wasser scheiden sich feine Körnchen aus, die ein flockiges Gerinnsel bilden, welches indessen zu gering an Menge war, als dass ich es einer weiteren chemischen Prüfung hätte unterwerfen können.

Nicht zu jeder Periode der Embryonalentwicklung ist übrigens die chemische Zusammensetzung des Fruchtwassers die gleiche. Wenn die Eier noch in der Furchung begriffen sind, oder auch noch kurze Zeit nach Ablauf derselben färbt sich dasselbe durch Osmiumsäure nur leicht gelblich, ganz eben so wie das Blut des Thieres; die Eier selbst, sowie auch die Zellen des Nährbodens werden gelb, nach mehrstündiger Einwirkung schön braun. Etwas später, wenn die Eier sich zu einem länglichen aber noch gliedmassentlosen Embryo umgeformt haben, nimmt die Brutflüssigkeit durch Osmiumsäure sehr bald schon eine braungelbe bis braune Färbung an, und noch etwas später, im Nauplius-Stadium der Embryonen, wird sie in der nämlichen Zeit dunkelbraun. Von da ab steigert sich die Concentration noch mehr und nimmt erst ganz am Ende der Embryonalentwicklung wieder ab. Dann aber sehr rasch, die Thätigkeit des Nährbodens scheint dann ihr Ende erreicht zu haben, denn unmittelbar vor der Geburt der reifen Jungen

enthält das Fruchtwasser keine reducirenden Bestandtheile mehr, es bleibt farblos bei Zusatz von Ueberosmiumsäure.

Bei manchen *Polyphemus*-Colonien besitzt das Fruchtwasser eine röthliche Färbung, und dann lässt die allmälige Zunahme seiner gelösten Nährstoffe an der immer intensiver werdenden Färbung schon ohne alle Reagentien erkennen. Während der Dotterfurchung ist dann noch keine Farbe vorhanden, aber im Laufe der Entwicklung tritt zuerst ein schwacher röthlicher Schimmer auf, der sich bis zu entschiedenem Gelbroth steigert. Die Höhe der Färbung fällt in die Zeit der Abscheidung des Augenpigments, und die Embryonen mit ihren grasgrünen Augen stechen dann seltsam von dem orangefarbigem Fruchtwasser ab. Nach Vollendung der Entwicklung wird das Fruchtwasser wieder farblos.

Noch muss ich erwähnen, dass der Nährboden beweglich ist. Am besten sieht man dies bei jungen Thieren, die vom Deckglas nur leicht fixirt sind. Hier beobachtet man eine sehr energische und ausgiebige, in langsamem Rhythmus erfolgende Schaukelbewegung des ganzen Organes. Etwa wie eine Hängematte, die man seitlich angestossen hat, schwingt das Ganze hin und her. Dass diese Schaukelbewegungen während der ganzen Embryonalentwicklung regelmässig und rhythmisch andauern, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten. Bei Thieren, die unter dem Deckglas festgeklemmt sind, dauern sie nur kurze Zeit lebhaft fort und erinnern dann ganz an die rhythmischen Schaukelbewegungen des Uterus von *Branchipus*, dann aber werden sie unregelmässig und hören bald ganz auf. Sollten sie aber auch nicht ununterbrochen andauern, sondern nur periodisch eintreten, so sind sie doch sicher nicht bedeutungslos. Ich glaube, dass sie bestimmt sind, eine möglichst gleichmässige Mischung des Fruchtwassers herzustellen.

Dass eine gleichmässige Vertheilung der proteinreichen Bestandtheile für das normale Wachsthum der Embryonen sehr wesentlich sein muss, leuchtet ebenso sehr ein, als dass eine solche kaum zu Stande kommen könnte, wenn sie lediglich nur auf Diffusion beruhte. Die Drüsenzellen des Nährbodens scheiden ihr Secret zunächst unmittelbar auf der Bodenfläche des Brutraumes aus und eine gleichmässige Vertheilung desselben nach den entfernteren Stellen des Brutraumes wird um so schwieriger und langsamer möglich sein, je mehr die wachsenden Embryonen sich fest aneinander drängen und nur hier und da Spalten frei lassen. Wie langsam die Mischung des Fruchtwassers auf diesem Wege zu Stande kommen würde, davon kann man sich ein überzeugendes Bild an dem Fortschreiten der Osmiumsäure-Wirkung

verschaffen. Schon wenige Secunden nach Zusatz der Säure beginnt die Färbung der oberflächlichen Schicht des Fruchtwassers, aber lange Zeit nachher, oft erst nach Stunden, dringt die Osmiumsäure bis auf den Boden des Brutraumes und oft habe ich beobachtet, dass der Raum zwischen den nach aussen gerichteten Köpfen der Embryonen bereits ganz dunkelbraun war, während der Nährboden und die unmittelbar auf ihm ruhende Fruchtwasserschicht noch keine Spur von Färbung zeigten. Offenbar muss die gleichmässige Mischung dieser Flüssigkeit durch eine stete oder doch häufig eintretende Bewegung des Nährbodens, welche die Embryonen fortwährend gegen einander verschiebt, wesentlich befördert werden.

Welche Rolle spielt aber der Nährboden bei solchen Weibchen, welche in Wintereibildung begriffen sind? Oder fehlt er etwa dort ganz, wie bei der Gattung *Moina*?

Letzteres ist nicht der Fall, vielmehr lässt sich auch bei Weibchen, welche Wintereier im Brutraum tragen, eine Schicht ziemlich grosser Hypodermis-Zellen erkennen, welche den Boden der Bruthöhle bilden (Fig. 34). Genauere Betrachtung zeigt aber, dass die Zellen doch bedeutend kleiner sind, sowie weiter, dass sie sich strangförmig übereinander schieben und kein Gewölbe mehr bilden, sondern vielmehr einen flachen Boden, kurz, dass erhebliche Unterschiede obwalten zwischen dem Boden der Bruthöhle bei Weibchen mit Brut und bei solchen mit Wintereiern. Die physiologische Bedeutung scheint mir bei den Letzteren eine rein mechanische zu sein, der zellige Boden ist hier kein Nährboden mehr, sondern nur noch ein Tragboden, der die inneren Organe vor der Last der Eier zu schützen hat.

Anders verhält sich die Sache bei *Bythotrephes*. Auch hier findet sich ein Nährboden von ganz ähnlichem Bau und gleicher Function wie bei *Polyphemus*, derselbe spielt aber nicht nur bei der Ernährung der Sommerbrut eine secretorische Rolle, sondern auch bei der Wintereibildung, indem er dann ein körniges Secret zur Bildung einer äusseren Eischalenschicht liefert, wie in der Abhandlung II schon dargelegt wurde.

Bei erwachsenen Weibchen von *Bythotrephes*, welche Brut tragen, bildet der Nährboden, ähnlich wie bei *Polyphemus* ein Gewölbe, welches sich schräg von hinten und unten nach oben und vorn durch den sackförmigen Auswuchs auf dem Rücken des Thieres hinspannt (Fig. 23), den man gewöhnlich ganz als Brutsack bezeichnet (Matrix, P. E. MÜLLER). Genau genommen ist dies unrichtig, denn Brutraum kann nur die von der Schale bedeckte Höhle heissen, in welcher allein die Embryonen sich entwickeln. Der Raum dagegen, welcher

zwar auch in der sackförmigen Ausstülpung des Rückens liegt, aber noch unterhalb der Wurzel der Schale, ist einfach ein Theil der Leibeshöhle, vornehmlich zur Aufnahme des Herzens bestimmt (*H*); es ist der bei *Polyphemus* schon besprochene Rückensinus (Fig. 23, *RS*). Man wird sich darüber am leichtesten klar, wenn man *Polyphemus* mit *Bythotrephes* vergleicht. *Polyphemus* besitzt die ursprünglichere Form, bei ihm wiederholt der Nährboden noch ziemlich genau die Krümmung des Darmes (Fig. 32) und der Theil des grossen Rückensinus, der das Herz einschliesst, überragt noch nicht die Rückenlinie des Thieres. Die Wurzel der Schale (*SW*) liegt hier noch unmittelbar über und hinter dem Herzen, fast noch so wie bei *Daphnia* und Verwandten. Bei *Bythotrephes* dagegen ist die Schalenwurzel (Fig. 23, *SW*) in die Höhe gertickt an die Spitze einer sackförmigen Ausstülpung des Rückens, eines Höckers gewissermassen, welcher den grössten Theil des Rückensinus und des Herzens einschliesst; der Nährboden überwölbt daher nicht mehr einfach den Darm, sondern spannt sich schräg durch den Höcker hin.

Die Zellen des Nährbodens (Fig. 27) ähneln sehr denjenigen von *Polyphemus*. Es sind grosse, protoplasmareiche, blasse Zellen von rundlich polygonaler Gestalt, welche auch hier feine Spalten zwischen sich frei lassen, in welchen also die Leibeshöhle vom Brutraum nur durch die feine Cuticula geschieden wird. Die Kerne sind im Protoplasma eingebettet, kreisrund und mit sehr blassem rundlichem Nucleolus versehen. Die Dicke der Zellen ist bedeutend grösser an den Rändern des Organs, als in der Mitte (Fig. 23 *Nb'*, *Nb'*).

Auch hier gehen von den Rändern zahlreiche feine Fäden aus und zwar von jeder Zelle ein Faden, um die Leibeshöhle schräg durchsetzend sich entweder an einem benachbarten Punct der Haut (*Hypodermis*) zu befestigen (Fig. 23 oben), oder aber an der Oberfläche des Herzens, als Suspensorien desselben. Man erkennt sie schon an ganz jungen Thieren, in deren Brutraum zum ersten Male Eier eingetreten sind (Fig. 24, *F*).

Selbstständige Bewegungen des Nährbodens, wie sie bei *Polyphemus* vorkommen, habe ich bei *Bythotrephes* niemals gesehen, wohl aber passive Bewegungen. Durch die Befestigung des Herzens an dem Nährboden wird derselbe bei jeder Systole nach abwärts gezogen und bei jeder Diastole schnell er wieder zurück. Er wiederholt somit die Pulsationen des Herzens und bewirkt dadurch eine stete Fluctuation des auf ihm ruhenden Fruchtwassers. Eine Schaukelbewegung des ganzen Nährbodens war hier überflüssig. Bei *Polyphemus* war sie nothwendig, weil hier das Herz nur den vordersten

Theil des Nährbodens in Vibration versetzen kann (vergleiche Fig. 23 u. 32).

Durch Anwendung von Osmiumsäure lässt sich auch hier das Fruchtwasser als eine concentrirte Proteinlösung nachweisen. Nach längerer Einwirkung von nur 0,2 % Säure findet man den ganzen Brutsack schwarz und zwar erkennt man leicht, dass die Färbung hauptsächlich an der Flüssigkeit haftet, während die Embryonen noch goldgelb gefärbt sind. Auch hier nimmt die Concentration des Fruchtwassers mit dem Heranwachsen der Embryonen stetig zu; beim Eintritt der Eier in den Brutraum und kurz darauf während des Bildungsprocesses der Embryonalzellen färbt sich dasselbe mit Osmiumsäure nicht stärker, als das Blut, es nimmt nach längerer Einwirkung einen schwach gelblichen Ton an.

Fasse ich die bis jetzt gewonnenen Ergebnisse zusammen, so hat sich gezeigt, dass bei denjenigen Daphnoiden, deren Sommereier des Dotters entbehren oder doch nur ein Minimum desselben besitzen, besondere Organe vorhanden sind, welche das Fruchtwasser mit nährenden Bestandtheilen versorgen, sei es dadurch, dass Blutplasma in den Brutraum filtrirt, sei es dadurch, dass ausserdem noch besondere Drüsenzellen derartige Substanzen in den Brutraum hinein abscheiden. In allen diesen Fällen ist es somit wohl ausser Zweifel, dass der Embryo auf Kosten des mütterlichen Blutes sich ernährt und wächst, wie aber verhält es sich in jenen zahlreichen Fällen, in welchen ein besonderer Nährboden fehlt, in welchen die Eier ausserdem auch eine erhebliche Menge Dotter aus dem Eierstock mitbringen, in welchen endlich die Volum-Differenz zwischen Ei und reifem Embryo lange nicht so bedeutend ist, als in den bisher betrachteten Fällen?

Dürfen wir auch hier von einer Ernährung des Embryo vom Blute der Mutter aus reden? Genügen die beiden oben angeführten That-sachen des Absterbens der Embryonen, wenn man sie aus dem Brutraum heraus nimmt und der Volumdifferenz zwischen Ei und Embryo, um die Ernährung vom Blute aus auch hier als feststehende Thatsache zu betrachten? Ist nicht vielleicht gerade die Volumdifferenz doch zu gering, um nicht auch einer anderen Erklärung fähig zu sein? Könnte z. B. nicht allein durch Wasseraufnahme der Embryo das doppelte Volumen des Eies erreichen?

Ich glaube in der That, dass die beiden angeführten Thatsachen allein zu einem Beweise nicht genügen. Dass die Eier im Wasser absterben, beweist noch nicht, dass das Fruchtwasser ernährnde Be-

standtheile enthält und der ausschüpfende Embryo besitzt gegenüber dem Ei eine so unregelmässige Gestalt, dass eine Abschätzung seines Volumens nach seiner Länge und Höhe doch nur eine sehr approximative sein und nur bei sehr grossen Differenzen sicher verwerthet werden kann. Bei *Daphnia* und Verwandten besitzt aber der Embryo nur die doppelte Länge des Sommereies und die Möglichkeit, dass eine geringe Volumzunahme durch Wasseraufnahme zu Stande kommen kann, ist nicht in Abrede zu stellen.

Die chemische Prüfung des Fruchtwassers gewährt hier auch keine positiven Anhaltspuncte, wie sogleich näher gezeigt werden soll, aber es giebt einen anderen Weg, auf dem es gelingt, die Frage zu entscheiden und unzweifelhaft darzuthun, dass auch hier eine Ernährung vom Blute der Mutter aus stattfindet.

Dieser Weg knüpft an die Thatsache an, dass die Jungen der *Daphniae*, welche aus Sommereiern hervorgehen, in Gestalt und Grösse durchaus den aus Wintereiern hervorgegangenen gleich sind. Da nun die Wintereier keinerlei Nahrungszufuhr von aussen für ihren Embryo erhalten können, so müssen dieselben grösser sein als die Sommereier, falls unsere Voraussetzung richtig ist und die Sommer-Embryonen wirklich Nahrungsstoffe aus dem Blute der Mutter zugeführt erhalten.

Dies ist nun in der That durchweg der Fall. Das Winterei von *Daphnia Pulex* misst 0,38 Mm. in der Länge auf 0,24 Mm. in der Breite, das Sommerei 0,25 Mm. auf 0,49 Mm.; das Winterei von *D. hyalina* 0,38 auf 0,23 Mm., das Sommerei 0,28 auf 0,24 Mm.; das Winterei von *Sida crystallina* misst 0,39 Mm. auf 0,26 Mm.⁴⁾, das Sommerei 0,34 auf 0,20 Mm. Das Sommerei von *Clamptocercus macrurus* hat 0,47 und 0,42 Mm. im Durchmesser, das Winterei 0,33 und 0,43 Mm. Das Sommerei von *Pasithea rectirostris* 0,48 auf 0,43 Mm., das Winterei 0,24 auf 0,45 Mm., das Sommerei von *Daphnella brachyura* 0,30 auf 0,43 Mm., das Winterei 0,33 auf 0,47 Mm., das Sommerei von *Ceriodaphnia mucronata* 0,46 auf 0,42 Mm., das Winterei 0,24 auf 0,45 Mm.

Allerdings sind nicht immer die aus beiderlei Eiarten schlüpfenden Jungen ganz genau gleich gross. Bei *Daphnia Pulex* fand ich den Sommer-Embryo 0,55 Mm. lang (bis zur Basis des Schattenstachels), den Winter-Embryo aber 0,60 Mm. lang. Dieser Unterschied ist aber

4) Bei *Sida* schwankt die Gestalt des Eies etwas, sowie auch wohl das Volumen; ich fand folgende Durchmesser: Winterei: 0,37 auf 0,30; 0,34 auf 0,29; 0,36 auf 0,29; 0,38 auf 0,30; 0,36 auf 0,32; Sommerei: 0,34 auf 0,26; 0,35 auf 0,49; 0,38 auf 0,22; 0,37 auf 0,49 Mm.

doch allzu gering, als dass man aus ihm allein die ungleich bedeutendere Differenz in der Grösse beider Eiarten verstehen könnte; er ist so unbedeutend, dass er sogar auf rein individuellen Unterschieden beruhen könnte, da die Grössenangabe für den Winterei-Embryo nur auf eine Messung sich stützt. Die Längendifferenz zwischen Winterei und Winter-Embryo verhält sich wie 38 : 60, die Länge des Sommereies zum Sommer-Embryo wie 25 : 55. Baute sich der Sommer-Embryo wirklich nur aus dem im Ei enthaltenen Material auf, vergrösserte er sich also in demselben Maasse, wie der Winter-Embryo, so könnte er nur die Länge von 0,39 Mm. erreichen, während er thatsächlich die Länge von 0,55 Mm. erreicht. Der Stoff zu 46 Mm. des Längenwachstums muss somit anderswoher bezogen worden sein, als aus dem Ei, eine Nahrungszufuhr aus dem Blute der Mutter muss auch hier angenommen werden.

Es sei mir erlaubt, hier nochmals auf *Moina* zurückzugreifen. Auch dort gewähren chemische Reagentien keinen positiven Aufschluss über das Fruchtwasser und ein Beweis mehr für die nährnde Beschaffenheit desselben mag deshalb nicht überflüssig sein.

Bei *Moina paradoxa* misst das kuglige Winterei 0,29 Mm., das Sommerei 0,42 Mm. Dennoch ist die Länge der Sommer-Jungen grösser, als die der Winter-Jungen; erstere messen 0,65 Mm. bis zur Basis der Schwanzborsten, letztere nur 0,54 Mm.!

Wenn nun auch, wie bereits erwähnt, die chemischen Reactionen des Fruchtwassers bei *Moina* und den Daphniden ohne Nährboden kaum positive Ergebnisse zu Tage fördern, so lassen sich doch nicht unwichtige Schlüsse aus ihnen ableiten.

Ueberschüttet man eine lebende, mit Embryonen trüchtige *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Moina*, *Sida*, *Daphnella* oder einen *Simocephalus* mit 2 % Osmiumsäure, so erhält man keine Färbung des Fruchtwassers, wie denn auch das Blut selbst farblos bleibt. Nur bei *Scapholeberis mucronata* nahm das Fruchtwasser einen leicht gelblichen Ton an, der aber hier auch beim Blute eintrat. Ich schliesse daraus, dass bei allen diesen Arten das Fruchtwasser jedenfalls Nährstoffe nicht in grösserer Concentration enthalten kann, als das Blut, dass das Fruchtwasser hier höchstens die Concentration des Blutplasmas besitzt.

Möglicherweise erreicht es aber in manchen Arten diesen Grad der Dichtigkeit nicht einmal, oder es besitzt doch wenigstens eine andere, wenn auch vielleicht nicht minder dichte Beschaffenheit, als das Blut.

Man beobachtet nicht selten einzelne Individuen, zuweilen sogar ganze Colonien von *Daphnia Pulex*, deren Blut eine intensiv

rothe Färbung besitzt. Bei solchen erscheint nun die Bruthöhle nicht roth, wie die bluthaltigen Räume der Leibeshöhle, sondern nur schwach gelblich. Sehr auffallend tritt dies hervor, wenn man die zipfelförmigen Verschlussfalten des Brutraumes in's Auge fasst. Obgleich diese doch nur eine dünne Schicht von Blut enthalten können, schimmern sie doch entschieden röthlich und stechen auffallend von der doch ungleich mächtigeren Schicht des viel helleren Fruchtwassers ab. Der Farbstoff des Blutes transsudirt also jedenfalls nur in kaum merklicher Menge.

Anders verhält sich hierin die mit einem Nährboden versehene Gattung *Moina*. Auch bei *M. rectirostris* kommen zuweilen Individuen mit gefärbtem und zwar rosenrothem Blute vor und bei diesen schimmert auch das Fruchtwasser röthlich, was hier nicht etwa von einer Blutschicht im Binnenraum der Schale herrühren kann, da — wie gezeigt wurde — während der Trächtigkeit kein Blut die Decke des Brutraumes durchströmt.

Wenn es nun feststeht, dass das mütterliche Blut auch bei denjenigen Cladoceren, welche eines Nährbodens entbehren, dennoch nährende Bestandtheile an das Fruchtwasser abgibt, so fragt es sich, auf welchem Wege dies geschieht? Wie können Blutbestandtheile in den Brutraum gelangen?

Da Oeffnungen, welche aus der Leibeshöhle in den Brutraum führen, nicht vorhanden sind — es müssten ja in diesem Falle auch Blatkörperchen mit übertreten — so muss also eine Transsudation durch die Haut hindurch stattfinden. Es ist indessen nicht bekannt, dass andere, als gasförmige Bestandtheile des Blutes durch die Haut hindurch nach aussen dringen, oder eine irgendwie nennenswerthe Osmose stattfinde, und es liegt auch auf der Hand, dass eine allgemeine Durchgängigkeit der Haut für Blutbestandtheile wenig vortheilhaft für die Oeconomie des thierischen Körpers sein müsste. Wenn nun dennoch hier das in der Leibeshöhle circulirende Blut in irgend welchem Grade durch die Haut in den Brutraum durchschwitzt, so deutet dies auf besondere anatomische Verhältnisse hin, ohne welche dies nicht möglich wäre. Entweder muss die Chitinhaut, welche die Leibeshöhle vom Brutraum scheidet, so fein sein, dass bei gleichem Druck eine Osmose möglich wird, oder es müssen Einrichtungen bestehen, durch welche der Druck in der Leibeshöhle höher steigt, als in dem Brutraum, so dass also eine Filtration in den Brutraum hinein zu Stande kommen muss.

Ich glaube, dass letzteres der Fall ist und zwar aus folgenden Gründen.

Gegen einfache Osmose spricht die Dicke der Chitinhaut, welche zwar sowohl auf dem Boden, als an der Decke des Brutraumes sehr gering ist, aber doch bei manchen Arten nicht viel geringer, als an dem frei aus der Schale hervorragenden Abdomen. Da nun selbstredend an letzterem keine Osmose stattfindet, so ist ihre Annahme auch für den Boden des Brutraumes zurückzuweisen.

Es muss deshalb eine Einrichtung vorhanden sein, durch welche Blutbestandtheile mittelst local erhöhten Druckes in den Brutraum filtriren. Eine solche sehe ich in dem Bau der Daphnidenschale, der zwar als sehr bekannt gilt, der aber dennoch Eigentümlichkeiten darbietet, die mir nicht genügend gewürdigt zu sein scheinen.

Es ist bekannt, dass die Schale der Daphnoiden eine Hautduplatur ist, deren beide Blätter nicht unmittelbar aufeinander liegen, sondern durch Fortsätze der beiden Hypodermislagen, wie durch Pfeiler auseinander gehalten werden. So entsteht also ein Lacinensystem, in dessen vielverästelten Canälen eine lebhafte Circulation stattfindet und aus welchem das Blut schliesslich wieder dem Herzen zuströmt.

Man hat die Schale eben wegen ihrer lebhaften Blutcirculation als Respiurationsorgan aufgefasst und gewiss nicht ganz mit Unrecht. So sagt LEYDIG (Nat. Daphn. p. 58): »In sie (die Schalen) tritt eine grosse Blutmasse ein, die gewiss grösser ist, als sie zur Ernährung der Schalen nöthig wäre und sie durchläuft die Schalen in vielfach verzweigten Strömen.«

Wenn aber auch zugegeben werden muss, dass die Schale in irgend einem Grade respirirt, so glaube ich doch kaum, dass dies in irgend höherem Grade geschieht, als von der gesammten übrigen Körperoberfläche des Thieres. In diesem Sinne spricht sich auch GERSTÄCKER neuerdings aus und schon LEYDIG selbst hat darauf hingewiesen, dass es »Daphniden mit verkümmelter Schale« gebe, bei welchen also die Respiration ausschliesslich von der gewöhnlichen Hautoberfläche besorgt werden müsse. In Wahrheit ist nun zwar die Schale von *Polyphemus*, auf den LEYDIG anspielt, so wenig verkümmert, als die von *Bythotrephes* und *Leptodora*, für welche irrigerweise allgemein eine »Verkümmerung« derselben oder gar ein »vollständiges Fehlen« angenommen wird (vergleiche GERSTÄCKER a. a. O. p. 936), allein in Bezug auf die Respiration beweist allerdings das Verhalten der Schale bei einer Reihe von Daphnoiden, was LEYDIG mit Anführung des *Polyphemus* beweisen wollte. Wie oben bereits gezeigt wurde, wird der Binnenraum der Schale bei mehreren Daphnoiden durch die starke

Ausdehnung von Seiten vieler oder sehr grosser Embryonen derart zusammengedrückt, dass die Blutcirculation in demselben vollkommen aufhört. So bei *Polyphemus* und *Bythotrephes*, so auch bei *Moina*. Dieser Umstand spricht aber sicherlich nicht für eine besonders energische, respiratorische Thätigkeit der Schale. Wenn gerade zur Zeit der Trächtigkeit, zu der Zeit also, während welcher ein bedeutend erhöhter Stoffwechsel nothwendig stattfinden muss, auf die Schale als Respirationsorgan verzichtet werden kann, so beweist dies, dass dieselbe, oder doch der grösste Theil derselben für die Athmung sehr entbehrlich und also wohl ziemlich gleichgültig ist. Man wird sie wohl als einen respirirenden Theil bezeichnen können, gewiss aber nicht als vorwiegendes Respirationsorgan. Viel eher gebührt dem Darm diese Bezeichnung, da besonders dessen hinterer Abschnitt während des ganzen Lebens regelmässig Wasser aufnimmt und wieder ausstösst, ein Pumpenspiel, welches — wie *Lereboullet* zuerst nachgewiesen hat — nur dann sistirt wird, wenn ein Kothballen austritt¹⁾. Der Enddarm ist für seine respiratorische Thätigkeit sogar besonders organisirt, indem er nicht nur die gewöhnliche Ringmuskulatur, sondern besondere Dilatatoren besitzt.

Die Haupt- und ursprüngliche Function der Daphnidenschale scheint mir deshalb durchaus nicht die Vermittlung der Respiration zu sein, sondern vielmehr die Herstellung eines schützenden Daches für die aus dem Eileiter austretenden, einer jeden Hülle noch entbehrenden Eier, und zwar sowohl der Sommer- als der Winter Eier. Dieser Function, glaube ich, verdankt die Schale ihre Entstehung. Giebt es doch heute noch eine Art, bei welcher die Schale auf das weibliche Geschlecht beschränkt ist, während das Männchen nur einen ersten Ansatz dazu aufweist (*Leptodora*), und die Ontogenese bietet uns nicht den geringsten Anhalt, dies als Verkümmern eines früher in ausgebildetem Zustand vorhandenen Organes aufzufassen.

Wenn aber bei allen andern Cladoceren die Männchen ebenso wohl als die Weibchen eine Schale besitzen, so hat dies wohl vor Allem seinen Grund darin, dass bei den meisten von ihnen die Schale über ihre ursprüngliche Aufgabe hinausgewachsen ist, bildlich und wirklich, und so zu einer schützenden Hülle nicht nur für die Eier, sondern für das Thier selbst geworden ist.

1) Vergleiche die Darstellung von *GERSTÄCKER* a. a. O. p. 937 u. meine Schrift »Ueber Bau u. Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina*« Leipzig 1874.

Etwaige respiratorische Leistungen derselben ergaben sich dabei nebenher von selbst. Sollte die Schale ernährt werden, so musste sie einen Blutstrom erhalten, ihre beiden Blätter durften nicht mehr miteinander verwachsen, als es zur Herstellung eines offenen Binnenraumes nöthig war. Daraus ging das System der sog. Stützfasern hervor, die sich ja keineswegs bloß bei den Daphniden finden, sondern überall bei den Arthropoden, wo Hautduplicaturen zur Herstellung relativ harter, aber doch mit weicher, lebendiger Matrix versehener Schalen verwendet werden. Es mag wohl sein, dass gerade die Abtheilung des Binnenraums der Schale in unzählige kleine Maschenräume, wie sie durch die Stützfasern hervorgebracht wird, die respiratorische Function der Schale begünstigen.

Jedenfalls wirkt aber diese Vertheilung des Blutstroms in viele enge, aber über eine grosse Fläche vertheilte Bahnen noch in anderer Weise, wenn man berücksichtigt, was bisher unbeachtet blieb, dass der Rückfluss zum Herzen in einem relativ engen canalartigen Sinus geschieht, der, ohne von Stützfasern durchbrochen zu sein, in der Mittellinie des Rückens verläuft. Man kann sich leicht bei allen Daphniden überzeugen, dass in der Mittellinie des Rückens die Stützfasern vollständig fehlen (Fig. 44). Dass diese Einrichtung nicht ohne Einfluss auf die Schnelligkeit und die Druckverhältnisse des Blutstroms bleiben kann, liegt auf der Hand. In der That beobachtet man stets eine raschere Strömung in diesem medianen Sinus als in den verzweigten Bahnen der eigentlichen Schalenklappen. Dies beweist aber, dass die Ausflussröhre für das in der Schale circulirende Blut enger ist als die Summe der Zuflüsse, oder mit andern Worten, dass eine Stauung des Blutes in der Schale stattfindet, dass das Blut sich dort unter erhöhtem Druck befindet.

Somit würde also die Grundbedingung einer Filtration des Blutes durch die Schalenwand in den Brutraum erfüllt sein.

Es kommt aber dazu noch ein zweites rein anatomisches Moment, welches nicht zum Geringsten für das thatsächliche Stattfinden einer solchen Filtration spricht. Es besteht darin, dass bei allen Daphniden, in deren Schale während der Brutzeit Blut circulirt, die innere Chitinlamelle ungleich dünner ist, als die äussere, und ebenso auch das innere Hypodermisblatt erheblich dünner, als das äussere.

Wäre die Schale vorwiegend Respirationsorgan, so müsste es sich gerade umgekehrt verhalten, denn frischen Sauerstoff enthält nur das

Wasser, und dieses bespült, soweit der Brutraum reicht, nur die äussere Fläche der Schale.

Es ist aber nicht schwer, nachzuweisen, dass in der ganzen Gruppe der Daphninen, Lynceinen und Sidinen stets die äussere Chitindecke und das äussere Hypodermisblatt um das Vielfache dicker ist, als die entsprechenden Theile des innern Blattes. Fig. 46 stellt ein Stück der Schale von *Lynceus lamellatus* im optischen Querschnitt dar. Die äussere Chitinhaut (*Ch*) misst hier 0,04 Mm., die innere (*Ch'*) ist unmessbar fein und auf der Zeichnung noch zu dick angegeben, man wird sie etwa auf 0,0005 Mm. schätzen dürfen.

Ganz ähnlich verhält es sich bei *Daphnia Pulex*, wo ich in der Mittellinie des Rückens bei einem grossen Weibchen die äussere Chitinlage um das Zwanzigfache dicker fand, als die innere, und bei *Simonephalus Vetulus*, bei welchem sie das Sechsfache betrug.

Augenscheinlich spricht dieses Verhältniss nicht für eine sehr hervorragende respiratorische Thätigkeit der Schale. Nicht nur ist das Blut innerhalb der Schale nach aussen von einer viel dickeren Chitinwand begrenzt, sondern durch die gleichzeitig vorhandene Differenz in der Dicke der Hypodermis wird es auch bewirkt, dass der Blutstrom dicht an der innern Chitinlamelle vorbeifliesst, weit entfernt dagegen von der äussern.

Man kann nun freilich sagen, dass die Aussenwand zum Schutz gegen äussere Verletzungen dicker sein müsse, und das mag richtig sein, beseitigt aber nicht die Thatsache, dass die Verhältnisse für eine respiratorische Thätigkeit wenig günstig liegen. Jedenfalls würde die Schale als Ganzes die gleiche Festigkeit erhalten haben, wenn beide Lamellen gleich dick wären, und für die Athmung wäre dies schon ein bedeutend günstigeres Verhältniss. Es muss also doch seinen besondern Grund haben, dass die innere Lamelle so ausserordentlich zart ist.

Allerdings kann man mir einwerfen, dass auch die Männchen einen ähnlichen Bau der Schale besitzen. Allein da die Schale unzweifelhaft zugleich noch andere Functionen hat, vor Allem als schützende Hülle für den Körper des Thieres selbst dient und ausserdem ganz unentbehrlich für die Aufnahme der Nahrung ist bei allen nicht vom Raube lebenden Cladoceren, so liegen darin wohl Gründe genug, warum die Schale den Männchen nicht fehlen kann, ohne dass ihre gesammte Organisation, ja ihre Lebensweise geändert würde.

Dass auch Letzteres der Fall sein müsste, wird man zugeben, sobald man sich die eigenthümliche Ernährungsweise der Daphniden (*sensu strictiori*) klar macht. Die Thiere leben ausschliesslich von den

im Wasser suspendirten kleinsten Partikelchen, zumeist von den Zerfallproducten todtter thierischer und pflanzlicher Körper; sie können nicht ihre Nahrung packen und sind unfähig z. B. grössere Algenfäden anzufressen. Ihre Ernährung beruht lediglich auf dem Wasserstrom, der durch ihre Füsse erzeugt wird und ihnen die Nahrungstheilchen nach dem Munde führt; die blattförmigen Anhänge der Füsse dienen dabei als Strudelorgane, der kammartige Berstenbesatz aber als Sieb. Es kann nun nicht zweifelhaft sein, dass die Stetigkeit des erzeugten Strudels nicht blos von der Bewegungsrichtung der strudelnden Beine, sondern ganz wesentlich von der seitlichen Begrenzung des Stromes durch die beiden Schalenwände bedingt wird, welche wie die Wände eines Canals das Wasser in eine bestimmte Richtung zwingen. Wir finden deshalb auch nur bei solchen Daphnoiden eine sogenannte »verkümmerte«, d. h. eine nur als Brutsack functionirende, auf den Rücken des Thieres beschränkte Schale, welche vom Raube leben und nicht auf das Erzeugen eines regelmässigen Wasserstrudels angewiesen sind, sondern ihre lebende Beute packen können. So bei *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Polyphemus*, überhaupt bei allen *Polyphe-*
miden.

Was aber schliesslich dieser ganzen Beweisführung den Abschluss giebt, das ist die oben dargelegte Beobachtung an *Moina*. Sobald hier durch den Druck der sich entwickelnden Eier der Blutstrom im Binnenraum der Schale aufgehoben wird, bildet sich am Boden der Bruthöhle ein neues Organ, welches in seinem ganzen Bau die vollständigste Uebereinstimmung mit der Schale zeigt.

Dass dieser neuentstandene »Nährboden« in Beziehung zur Embryonalentwicklung und ohne allen Zweifel zur Fruchtwasserbildung steht, geht daraus hervor, dass er bei Thieren, welche noch nicht trüchtig sind, und bei solchen, welche Wintereier ausbilden, gänzlich fehlt. Ohnehin kann ja von einer respiratorischen Thätigkeit bei diesem in der Tiefe des Brutsacks versenkten Organ gar nicht die Rede sein. Darf also aus Gleichheit des Baues auf Gleichheit der Function geschlossen werden, so ist damit die der Schale zugeschriebene Thätigkeit erwiesen, und wir dürfen als feststehend annehmen, dass bei allen Daphniden, welche keinen besondern Nährboden besitzen, die Decke des Brutraumes, d. h. der betreffende Theil der Schale, der Abscheidung des Fruchtwassers vorsteht und zwar dadurch, dass das unter erhöhtem Druck stehende Blut durch die dünne innere Schalenwand hindurchfiltrirt.

Man kann aber den Satz auch umkehren und sagen, dass alle

diejenigen Daphnoiden einen Nährboden besitzen müssen, bei welchen die Schale während der Trächtigkeit ausser Function gesetzt wird, und auch dieses trifft zu. Der Nährboden ist ein Ersatz für die undurchgängig gewordene Schale, aber das Substitut entwickelt oft eine weit energischere Thätigkeit, als das ursprüngliche Organ. So mag schon bei *Moina* der Nährboden trotz seiner Aehnlichkeit mit der Schale ein gehaltreicheres Fruchtwasser hervorbringen, als diese es im Stande wäre; nachweislich ist dies der Fall beim Nährboden der Polypheminen, der sich von einem blossen Filtrirapparat zu einer secernirenden Drüse emporgeschwungen hat.

Noch ein Punct bedarf einer kurzen Berührung. Wenn bei den meisten Cladoceren (*Daphninae*, *Sidinae*, *Lynceinae*) die Schale Blutbestandtheile in den Brutraum durchtreten lässt, wie verträgt sich dies mit der thierischen Oeconomie, da doch nicht immer Eier oder Embryonen im Brutraum enthalten sind? Da ferner dieser Raum nicht ununterbrochen hermetisch nach aussen geschlossen ist, sondern durch jedes heftige Abwärtsschlagen mit dem Abdomen geöffnet wird, so dass das nahrungsreiche Fruchtwasser ausfliessen muss?

Was den ersten Punct betrifft, so ist es durchaus irrig zu glauben, dass im normalen Leben eines Daphnidenweibchens Unterbrechungen in der Fortpflanzungsthätigkeit vorkämen. So lange die ungeschlechtliche Fortpflanzung andauert, folgt eine Brut unmittelbar auf die andere. Ich habe stets bei den verschiedensten Arten, unter andern z. B. bei *Moina paradoxa* und *rectirostris* beobachtet, dass unmittelbar nach der Geburt von Embryonen wieder neue Eier in den Brutraum treten, und zwar fand dies bei demselben Individuum fünf Mal hintereinander statt. So ist also hier gar keine Zeit dafür, dass irgend erhebliche Mengen des Fruchtwassers nutzlos verloren gingen.

Dies könnte nur während der sehr langsam erfolgenden Wintereibildung geschehen. Hier findet man in der That bei älteren Thieren den leeren Brutraum weit ausgedehnt, nur bei jungen zusammengefallen; allein hier ist zu bedenken, dass ziemlich früh schon die Schale selbst ihre Structur verändert, dass die Blätter derselben ganz bedeutend in die Dicke wachsen zur Bildung des Ehippium, so dass wohl bezweifelt werden darf, ob dann noch Blutfiltration durch sie hindurch stattfinden kann.

Nun werden freilich nicht bei allen den betreffenden Daphniden Ehippium für die Wintereier gebildet, aber geringere Veränderungen der Schale, soweit sie den Brutraum bedeckt, kommen doch auch hier

vor (Lynceiden). Sollte aber selbst zur Zeit der Wintereibildung bei manchen Arten ohne Ehippien keinerlei Einrichtung getroffen sein, welche das Durchschwitzen von Blutbestandtheilen sistirt, so wird doch der Stoffverlust, den das Thier dadurch erleiden könnte, nur ein geringer sein, da ein Verbrauch dieser Nahrungsstoffe nicht stattfindet, also auch ein steter Ersatz vom Blute aus nicht eintreten könnte.

Allerdings aber setzt dies einen hinreichenden Verschluss der Bruthöhle voraus, und dieser Punct soll im folgenden Abschnitt näher ins Auge gefasst werden.

Bei den Männchen ist eine eigentliche Bruthöhle zwar nicht vorhanden, allein dennoch liegt die innere Schalenfläche keineswegs immer dicht auf dem Rücken auf. Dass hier trotzdem kein Austritt von Blutbestandtheilen stattfindet, darf man wohl a priori annehmen, die Mittel aber, durch welche derselbe verhindert wird, sind mir nicht klar geworden.

Die Vorrichtungen zum Verschluss des Brutraumes.

Nachdem durch das Vorhergehende festgestellt ist, dass die Sommer Eier der Daphnoiden im Brutraum nicht blos Schutz vor äussern Schädlichkeiten finden, sondern dass sie dort Nahrungszufuhr erhalten, gewinnen die Vorrichtungen zum Verschluss des Brutraums eine ganz neue Bedeutung. Man glaubte sie hauptsächlich bestimmt, das Herausfallen der Eier und Embryonen zu verhindern, vielleicht auch das Eindringen gefrässiger kleiner Feinde, sie müssen aber offenbar noch eine ganz andere Bedeutung haben, nämlich die, die Bruthöhle nahezu hermetisch gegen das umgebende Wasser abzuschliessen und so eine Verdünnung des Fruchtwassers, einen Verlust desselben zu verhindern.

Bei solchen Arten, welche Fruchtwasser von concentrirter Beschaffenheit besitzen, wie Polyphemus, muss ein hermetischer Verschluss der Bruthöhle von der grössten Bedeutung sein und zwar in doppeltem Sinne, für die Mutter und für die sich entwickelnden Embryonen. Träte eine Vermischung mit Wasser ein, so würden letztere in ihrer Entwicklung gehemmt werden und bei starker Verdünnung absterben, die Mutter aber müsste, falls öfters ein Theil der von ihr abgeschiedenen Nährflüssigkeit verloren ginge, ohne Zweifel auch Schaden leiden und durch die immer wieder aufs Neue angestachelte Secretion zuletzt erschöpft werden. Weniger eingreifend würde ein unvollkommener oder öfters unterbrochener Verschluss auf solche Arten wirken, deren Fruchtwasser nur eine geringe Menge nährenden Substanz enthält.

Wir würden demnach erwarten müssen, die vollkommensten Einrichtungen zum Verschluss der Bruthöhle bei den Polypheminen zu finden, die unvollkommensten aber bei *Daphnia* und ihren nächsten Verwandten, bei den Sidinen und Lynceinen.

In der That verhält es sich auch so.

Die Verschlussvorrichtungen bei *Daphnia* sind unvollkommener als bei *Moina* und weit unvollkommener als bei den Polypheminen, dennoch aber stellen sie noch nicht die einfachste Methode des Verschlusses dar, sondern diese findet sich bei den Lynceinen und bei den der zweiten Gruppe angehörigen Gattungen der Daphninen.

Am einfachsten kommt ein Verschluss dadurch zu Stande, dass der Rücken des Thieres sich am Hinterende des Brutraums fest gegen die Schale anstemmt, und so finden wir es thatsächlich bei den meisten Lynceinen, sowie bei den Gattungen *Pasithea*, *Macrothrix*, *Acanthocercus*, *Bosmina* und Verwandten; *Camptocercus macrurus* (Fig. 9) mag hierfür ein Schema abgeben. Der Boden der Bruthöhle ist hier fast flach, wenn auch sanft gewölbt, und förmliche Falten zum Verschluss fehlen ganz. Ganz ähnlich verhält es sich bei *Bosmina* und den meisten Lynceinen. Von letzteren ist mir nur *Lynceus (Eurycercus) lamellatus* als im Besitze einer kleinen Verschlussfalte bekannt, wie dies auch von LEYDIG bereits so abgebildet und von P. E. MÜLLER in die Diagnose seiner »series prima generum« der Lynceinen aufgenommen wurde. In allen diesen Gattungen wird indessen der Verschluss nicht durch Muskelthätigkeit, durch actives Andrücken des Hinterleibes an die Schale erzielt, sondern die Theile passen so aneinander, dass bei ruhig ausgestrecktem Abdomen der Brutraum geschlossen ist. Bei vielen Formen ist nun eine Verbesserung der Einrichtung dadurch bewirkt, dass der Rücken schwach ausgehöhlt ist, so bei *Pleuroxus hastatus*, bei *Acroperus bucephalus* und auch bei allen mir bekannten *Bosmina*-Arten, wenn auch hier die Ausbuchtung schwächer ist.

Den vollkommensten, auf diesem Wege erreichbaren Verschluss zeigt aber die Gattung *Macrothrix*, bei welcher der Rücken tief sattelförmig eingesenkt ist und sich nach hinten zu einem wulstigen Rande erhebt, der genau an den ebenfalls wulstig aufgetriebenen Hinterrand der Schale sich anlegt.

Bei der Gattung *Pasithea* endlich ist der Rücken nicht concav, sondern gerade und ein sehr genauer Verschluss wird dadurch bewirkt, dass, wie bei *Macrothrix* die Schale über dem Brutraum ungemein dick ist, sich aber am Hinterende desselben plötzlich verdünnt, so dass ein nach unten gegen den Rücken einspringender Wulst entsteht. Dieser

passt nun genau in eine rinnenartige Vertiefung des Rückens, welche dadurch entsteht, dass das ungemein kurze Abdomen einen kegelförmigen, plumpen Fortsatz nach hinten sendet, der den beiden Schwanzborsten als Befestigungsstelle dient, wie es von LEYDIG bereits richtig gezeichnet wurde, mit Ausnahme der an seinem verstümmelten Exemplar fehlenden Schwanzborsten.

Alle diese Einrichtungen entsprechen wohl ihrem Zweck vollkommen, sie schliessen den Brutraum vollständig gegen das umgebende Wasser ab; eine Unvollkommenheit aber klebt ihnen allen mehr oder weniger an: sie schliessen nur so lange, als das Thier sein Abdomen ruhig hält, sobald dasselbe starke Bewegungen mit dem Hinterleib macht, öffnet sich der Brutraum.

Gegen diesen Uebelstand schützt die Einrichtung, wie wir sie bei *Daphnia* finden und wie sie gewöhnlich, aber irrthümlich als eine, allen Daphniden zukommende Eigenthümlichkeit angesehen wird. Es erhoben sich hier bekanntlich zipfelförmige Hautfalten von der Rückenhaut am Hinterende des Brutraumes, sie legen sich genau der Innenfläche der Schale an und ihr Werth besteht keineswegs bloß in der einfachen Herstellung eines hermetischen Verschlusses, sondern, wie mir scheint, wesentlich darin, dass dieser Verschluss beweglich ist, dass das Abdomen ziemlich stark sich auf und ab bewegen kann, ohne dass dadurch die Bruthöhle schon geöffnet würde.

Man sieht dann die zipfelförmige, nach vorn gerichtete Falte wie einen Schlitten an dem Gewölbe des Brutraumes vor- und zurückgleiten, immer dicht demselben anliegend.

Bei der Gattung *Daphnia* ist es die vorderste der Falten, welche den genauen Schluss bewirkt, bei *Simocephalus* dagegen besorgt, wie ich finde, die zweite Falte denselben, während die erste eine mehr accessorische Rolle spielt und nur mit der Spitze das Schalen gewölbe erreicht.

Alle Arten der Gattung *Daphnia* Schödler besitzen drei solcher Falten, von denen die hinterste für den eigentlichen Verschluss keine Bedeutung mehr hat, alle Arten der Gattung *Simocephalus* Schödler und *Scapholeberis* Schödler besitzen deren zwei, während die Arten der Gattung *Ceriodaphnia* nur eine Falte aufweisen.

Auch bei *Moina* ist nur eine solche Falte vorhanden. Sie ist nicht so langgestreckt, wie bei *Daphnia*, bewirkt aber dennoch einen weit sichereren Verschluss, weil sie sich nicht nur auf die Mittellinie des Rückens beschränkt, sondern sich an den Seiten des Thieres fort-

setzt bis nach vorn an die Basis des ersten Fusspaares (Fig. 18, V'' , V'''). Sie bildet also eine hufeisenförmig gekrümmte Leiste auf dem Rücken des Thieres. Es ist ein Irrthum, wenn die früheren Beobachter, zuletzt noch P. E. MÜLLER, der Gattung die Verschlussfalte des Rückens absprachen und ihr dagegen eine »hufeisenförmige gekrümmte Leiste auf der Innenfläche der Schale zuschreiben. Die Leiste oder besser Hautfalte gehört dem Rücken an, wie man leicht erkennen kann, wenn die Thiere das Abdomen nach abwärts schlagen (Fig. 17, V')¹⁾. Bei normaler Lage des Abdomens hält es dagegen sehr schwer, sich darüber zu entscheiden und der angeführte Irrthum ist um so verzeihlicher, als es Daphniden giebt, bei denen in der That die schliessende Leiste eine Verdickung der Schale ist und als bei *Moina* die Verschlussfalte des Rückens frappant die histologische Textur der Schale besitzt. Sie ist eben auch eine Hautduplicatur und ihr Binnenraum ist, genau wie derjenige der Schale, von Stützfasern durchsetzt. Besonders an den Seiten des Thieres tritt dies sehr deutlich hervor, wie es denn auch von LEYDIG in seiner Figur 40 richtig angedeutet wird.

Die Festigkeit des Verschlusses beruht aber nicht allein auf der bedeutenden Länge der Verschlussfalte, sondern ebenso sehr darauf, dass der Schalenrand bedeutend verdickt ist (Fig. 38, *SR*).

Solange der Brutraum nur Eier enthält, also noch nicht stark ausgedehnt ist, hat diese Verdickung noch keine grosse Bedeutung, später aber, wenn die Schale zu einem förmlichen Brutsack angeschwollen ist (Fig. 36), stellt er in Verbindung mit der Rückenfalte einen beinahe absoluten Verschluss her. Es stellt sich nämlich dann der Hinterrand der Schale, der früher in spitzem Winkel auf den Rücken aufsties, beinahe senkrecht zu demselben (Fig. 38), und die Rückenfalte wird nun durch den im Innern des Brutsackes herrschenden Druck gegen diese senkrechte Wand so angepresst, dass eine Steigerung des Druckes die Bruthöhle nicht öffnen, sondern sie nur um so fester verschliessen muss. In der That vermag auch das volle Gewicht des Deckgläschens nicht den Brutsack zu öffnen; ja man kann den Druck bis zum Bersten des Brutsackes steigern, ohne dass die natürliche Verschlussvorrichtung nur im Geringsten nachgiebt.

Dies gelingt aber nur dann, wenn das Thier verhindert ist, sein Abdomen stark nach abwärts zu schlagen, also vornehmlich bei frisch

1) Auch CLAUS hat zwar richtig die Falte auf dem Rücken gesehen, irrt aber, wenn er noch eine zweite »Leiste an der Innenfläche der Schale« annimmt (a. a. O. p. 398). Eine Verdickung der Schale besteht nur da, wo der Rand der Schale den Rücken berührt, d. h. in der Mittellinie.

getödteten Thieren. Sobald das Abdomen sich soweit nach abwärts bewegt, dass die Falte von der senkrechten Schalenwand heruntergleitet, ist die Oeffnung des Brutraumes erfolgt.

Es ist bekannt, dass bei den Sidinen der Verschluss des Brutraumes lediglich durch eine hufeisenförmige Leiste auf der Innenfläche der Schale zu Stande kommt, wie sie frühere Beobachter auch für *Moina* annehmen zu müssen glaubten.

LEYDIG hat zuerst diese Art des Verschlusses an *Sida crystallina* kennen gelehrt; sie findet sich auch bei *Daphnella* und *Latona*.

Es ist klar, dass eine solche Einrichtung weniger vortheilhaft sein müsste, als z. B. die Rückenfallen von *Daphnia*, wenn nicht die Sidinen ein relativ sehr kurzes Abdomen besäßen und dasselbe sehr wenig bewegten. Nur der hinter der Verschlussleiste gelegene Theil des Abdomen krümmt sich lebhaft auf und ab, der davor gelegene wird für gewöhnlich ruhig und gerade ausgestreckt gehalten. Der auf diese Weise bewirkte Verschluss mag an Güte etwa dem von *Daphnia* gleichkommen, steht jedoch dem von *Moina* bedeutend nach.

Bei Weitem die günstigsten Verhältnisse für vollkommenen Abschluss des Brutraumes von dem umgebenden Wasser bietet aber die Gruppe der Polypheninen dar. Bei *Polyphemus* wie bei *Bythotrephes* sind es drei Momente, welche vor Allem zur Erreichung eines absolut hermetischen Verschlusses für die ganze Dauer der Embryonal-Entwicklung zusammenwirken: eine Verschlussvorrichtung, ähnlich der von *Moina*, aus Rückenfalte und verdicktem Schalenrand bestehend, dann Verkürzung des Brutsackes in der Längsrichtung und Entwicklung desselben in die Höhe und endlich eine mehr oder minder ausgedehnte Verwachsung der Schalenränder mit der Haut des Rückens.

Was den ersten Punct betrifft, so sieht man bei beiden Gattungen vom Hinterrande des Nährbodens eine zipfelförmige Falte aufsteigen, welche sich aufs Genaueste einer Verdickung des Schalenrandes anschmiegt und wie bei *Moina* mit dem Reifen der Embryonen durch den wachsenden Druck nur immer fester gegen diese, auch hier senkrecht auf die Druckrichtung stehende Leiste angepresst wird. Auch bei diesen Arten steigert sich die Festigkeit des Verschlusses mit dem Anschwellen des Brutsackes, doch ist auf andre Weise gesorgt, dass auch im Beginn der Embryonal-Entwicklung nicht der kleinste Verlust von Fruchtwasser vorkommen kann. Bei *Polyphemus* geschieht dies dadurch, dass derselbe die Gewohnheit hat, sein dünnes, cylindrisches Abdomen stets nach aufwärts geschlagen zu tragen, so dass dasselbe die Oeffnungsstelle des Brutraumes von aussen her zudrückt.

Bei *Bythotrephes* ist dies nicht der Fall, hier aber tritt statt dessen eine andre, höchst interessante Einrichtung auf. Die Schalenränder verwachsen vollständig mit dem Rücken, und eine Oeffnung des Brutraumes ist somit überhaupt nicht mehr vorhanden.

Schon bei *Polyphemus* ist eine solche Verwachsung in weitem Umfange eingetreten: an den Flanken des Thieres sind keine Schalenränder zu sehen und die Oeffnung des Brutraumes stellt nur noch eine kleine quere Spalte dar, welche sich von der Mittellinie des Rückens bis zur Basis des letzten Fusspaares hinzieht. Aus diesem Spalt habe ich öfters die Jungen aus dem Brutraum austreten sehen.

Nicht so bei *Bythotrephes*. Es gelingt durch keinen, noch so starken Druck, die Embryonen an der entsprechenden Stelle austreten zu machen, viel eher platzt der ganze Brutsack!

Lange Zeit blieb mir dies ein Räthsel. Sollte hier eine völlige Verwachsung eingetreten sein, wo man doch ganz sicher dieselbe Verschlussfalte und Verschlussleiste beobachtet, wie bei *Polyphemus*? Wozu eine solche Verschlussvorrichtung, wenn gar keine Oeffnung da ist, welche verschlossen zu werden braucht?

Endlich überzeugte ich mich an Thieren, welche mit Essigsäure behandelt wurden, dass die Chitinhaut in der That geschlossen über die Stelle wegläuft, an der die Schalenöffnung liegen müsste, dass also in der That eine Oeffnung des Brutraumes nicht vorhanden ist.

Ich erwartete nun, dass die Geburt, die ja bei allen Daphniden stets von einer Häutung begleitet ist, nach Abwerfen der alten Chitinhaut erfolge und zwar noch ehe eine neue sich gebildet habe.

Aber der wirkliche Vorgang ist noch anders. Die Geburt erfolgt durch gänzlichen Zerfall des Brutsackes, nicht nur die Chitinhaut wird abgeworfen, sondern auch die darunter gelegene Doppelschicht der Hypodermis zerfällt, oder ist vielmehr schon zerfallen, wenn die Zeit der Geburt herannahet. An Thieren mit reifen Embryonen findet man statt einer lebendigen Hypodermis nur noch körnigen Detritus, formlos, theils noch der Chitinhaut anhaftend, theils schon zu flockigen Klümpchen geballt im Fruchtwasser schwimmend. Während sie im Beginn der Embryonal-Entwicklung noch deutlich aus zwei Blättern zusammengesetzt war, mit engem Binnenraum dazwischen (Fig. 47) verdünnt sie sich mit dem rasch wachsenden Volumen der Embryonen immer mehr und mehr, bis sie zuletzt vollständig zerfällt.

Man wird nun die oben schon aufgeworfene Frage wiederholen: wozu eine Verschlussvorrichtung bei einem ohnehin schon geschlossenen

Sack? Ist dieselbe nur eine historische Reminiscenz, einem rudimentären Organe vergleichbar?

Ich glaube nicht! Vielmehr scheint mir, dass gerade an dieser Stelle die Chitinhaut allein den von innen her wirkenden Druck nicht zu ertragen fähig wäre; die Verschlussleiste und -Falte sind unentbehrlich, damit nicht die Chitindecke des ganzen Rückens durch den Druck von ihrer Unterlage losgezerrt werde. Sie ist aber weiter auch deshalb nöthig, weil eine Verwachsung zwischen den aufeinandergepressten Flächen der Falte und des Schalenrandes, beides reine Hypodermisflächen ohne Cuticularbedeckung nicht stattfindet, noch stattfinden kann. Denn beide Theile haben ein sehr verschiedenes weiteres Schicksal. Die Falte hat noch weiter zu functioniren und auch der folgenden Brut zu dienen, die Schalenleiste aber zerfällt nach der Geburt, wie die übrigen Theile der Schale; an Thieren, welche reife Embryonen tragen, findet man sie in der Nähe ihres ursprünglichen Platzes, aber losgelöst und in Zerfall begriffen. Unter ihr aber liegt bereits eine neue Schale, unter dem alten Brutraum hat sich ein neuer gebildet und schon vor der Geburt der reifen Jungen sind neue Eier in ihn eingetreten.

Wie bei keiner anderen der mir näher bekannten Daphnoiden rücken hier die zwei aufeinander folgenden Bruten der Zeit nach übereinander: ehe noch die erste geboren ist, beginnt schon die Entwicklung der zweiten, ein Verhältniss, welches nur dadurch möglich wird, dass für jede Brut ein neuer Brutsack gebildet wird.

Am lebenden, unverletzten Thier kann man davon nichts sehen; man bemerkt nur, dass der Nährboden nicht mehr, wie in früheren Stadien der Embryonal-Entwicklung stark gewölbt in den Brutsack vorspringt, sondern glatt ist, herabgedrückt durch das Gewicht und Volum der mächtig grossen Embryonen. Zerreisst man aber dann den Brutsack und lässt die Jungen austreten, so wird man mit Erstaunen bemerken, dass sich dicht über dem Nährboden eine neue Schale gebildet hat, vorn über dem Herzen vom Nährboden entspringend und den ganzen Nährboden bis an sein hinteres Ende überdachend. Zwei oder vier Eier liegen in dem engen Lumen des neuen Brutraumes und oft ist die ganze vordere Hälfte desselben nur ideell vorhanden, denn die Schale liegt noch dicht der Oberfläche des Nährbodens auf (Fig. 47).

Auch über die Art und Weise, wie die neue Schale sich bildet, lässt sich leicht Aufschluss erhalten. Sie entsteht ganz so, wie die erste, beim Embryo sich bildende Schale als eine Duplicatur der Hypo-

dermis, welche von dem vordern Rande des Nährbodens aus nach hinten wächst. Wenn man den Brutsack eines Weibchens zerreisst, dessen Brut noch nicht die volle Reife erlangt hat, so findet man die neue Schale nur halb hervorgewachsen, ihr freier hinterer Rand, die Umschlagstelle der Hypodermis, hat den Hinterrand des Nährbodens noch nicht erreicht. Beide Blätter der Schale sind um diese Zeit noch sehr dick, besonders das äussere, welches eine regelmässige, senkrechte Streifung zeigt, von den langen, eng aneinander gepressten Zellen herührend, welche wie ein Cylinderepithel nebeneinander stehen. Eine Cuticula ist auf der äusseren Lamelle jetzt noch nicht abgeschieden, sie erscheint erst kurz vor der Geburt der Jungen.

Von allen der Untersuchung unterworfenen Cladoceren besitzt also *Bythotrephes* den vollkommensten Verschluss des Brutraumes, der freilich nur durch das Opfer einer bedeutenden Menge lebendigen Gewebes zu erzielen war. Ob bei den nächstverwandten, marinen Gattungen *Podon* und *Evadne* etwas Ähnliches vorkommt, müssen erneute Untersuchungen lehren.

Sehr auffallend ist es, wie weit sich die Gattung *Leptodora* in Bezug auf den Verschluss ihres Brutraumes von den übrigen *Polyphemiden* entfernt.

Man kann wohl sagen, dass sie den geraden Gegensatz zu *Bythotrephes* bildet, indem sie entschieden den schlechtesten Verschluss besitzt, der bei den Daphniden überhaupt vorkommt.

Die Schale liegt hier in Gestalt eines Napfes dem sehr beweglichen Rücken auf, ihre Wurzel ist sehr schmal, ihr freier Rand ungemein lang im Gegensatz zu allen übrigen *Polyphemiden* und es fehlt noch gänzlich die Verschlussfalte des Rückens, wie denn auch der histologische Bau des Rückens, soweit dieser den Boden der Bruthöhle bildet, sich in Nichts von der übrigen Haut unterscheidet, keine Spur eines Nährbodens, keine Spur auch nur einer Verdünnung der Chitinhaut des Körpers. Dennoch findet auch hier ein hermetischer Abschluss des Brutraumes gegen das umgebende Wasser statt und zwar dadurch, dass die breiten und schräg abgeschnittenen Ränder der Schale sich genau der Rückenhaut anlegen und durch Adhäsion an ihr festhaften. Auch entspringt vom Hinterrande derselben in der Mittellinie eine kurze, nach vorn gerichtete dreieckige Falte, welche der glatten Fläche des Rückens ebenfalls durch Adhäsion anhaftet und sogar auf dieser vor- und rückwärts gleitet, wie ich dies in Abhandlung I dieser »Beiträge« dargelegt habe¹⁾.

1) Diese Zeitschr. Bd. XXVII, p. 404 u. Taf. VII, Fig. 26. Im Separatabdruck p. 56 und Taf. III, Fig. 26.

Wie wenig diese Art des Verschlusses indessen Stand hält, wenn das Thier sich heftig bewegt, kann man an der äusserst geringen Anzahl von trächtigen Weibchen erkennen, welche in jedem Fange enthalten sind. Ich habe gar oft unter mehr als hundert Weibchen, welche alle in Sommerbildung begriffen waren, nicht ein einziges Thier mit Embryonen oder Eiern gefunden. Bei den meisten fallen Eier oder Embryonen aus dem Brutraum heraus, wenn das Thier, im Netze gefangen, vergeblich sich zu befreien sucht.

Wir sehen somit in dem Verhalten von *Leptodora* die primitivste Form einer Brutstätte für die Embryonen: eine Hautduplicatur gerade gross genug, um die Eier aufzunehmen und zu jungen Thieren sich entwickeln zu lassen, noch kein Schutz für das Thier selbst und noch nicht starker Ausdehnung durch eine grosse Anzahl wachsender Embryonen fähig. Man kann nicht sagen, dass irgend eine der anderen Gattungen sich unmittelbar an diese anschliesse, vielmehr stehen sie alle, sowohl was Bildung des Brutraumes angeht, als in vielen anderen Beziehungen des Baues weit von *Leptodora* ab. Wie überall in der organischen Natur, so sehen wir auch hier nicht eine einzige Entwicklungsreihe, sondern mehrere zugleich neben einander herlaufen. Die Verschlussvorrichtungen der *Sidinen* lassen sich nicht aus denen der *Daphninen* ableiten, oder umgekehrt, und ebensowenig die der *Polypheminen* aus denjenigen der *Sidinen* oder *Leptodorinen*, dagegen aber hängen *Lynceinen* und *Daphninen* und wiederum *Daphninen* und *Polypheminen* zusammen. Man kann somit drei Typen von Verschlusseinrichtungen aufstellen, den der *Leptodora*, den von *Daphnia* und den von *Sida*.

Sehr wohl lassen sich dann innerhalb dieser verschiedenen Typen Stufenreihen unterscheiden. So besonders in der Familie der *Daphniden*, in welcher die *Lynceinen*, sowie die Gattungen *Macrothrix* und *Bosmina* die niederste Stufe darstellen; der Verschluss beruht einfach auf dem Anpressen des Abdomens gegen den Schalenrand. Die Gattungen *Daphnia*, *Simocephalus*, *Ceriodaphnia* und *Scapholeberis* nehmen die zunächst höhere Stufe ein; eine oder mehrere Verschlussfalten treten auf. Die Gattung *Moina* zeigt dann die höchste Ausbildung innerhalb dieser Familie durch Verbindung einer Leiste des Schalenrandes mit der Verschlussfalte. Uebrigens wird auch innerhalb einer solchen Entwicklungsreihe die einmal eingeschlagene Richtung nicht immer beibehalten, wie wir an *Pasithea* sehen, deren Verschluss vielleicht ebenso vorzüglich, wie der von *Moina* ist, wenn er auch auf ganz verschiedenem Wege zu Stande gebracht wird.

Eine Steigerung des Daphnia-Typus tritt dann bei den Polypheminen auf, wo die Festigkeit des Verschlusses einerseits auf dieselbe Weise erreicht wird, wie bei *Moina*, andererseits aber durch weitere Mittel noch verstärkt wird, bei *Polyphemus* durch Anlegen eines Sperrbalkens (des Abdomens) vor die äussere Oeffnung, bei *Bythotrephes* durch Verwachsung dieser Oeffnung.

Zusammenfassung.

Die vorstehende Untersuchung hat vor Allem zu dem einen Hauptergebniss geführt, dass bei allen heute lebenden Cladoceren die Embryonalentwicklung der Sommerbrut nicht blos auf einer Umbildung und Neugestaltung des im Ei enthaltenen Materials beruht, sondern wesentlich zugleich auf einer Nahrungszufuhr vom Blute der Mutter aus oder anders ausgedrückt: dass die Sommereier der Cladoceren sich aus dem Fruchtwasser ernähren, in welchem sie schwimmen.

Die Zufuhr an Nahrungsstoffen ist um so stärker, je kleiner die Eier sind im Verhältniss zum reifen Embryo, sie ist deshalb am bedeutendsten bei den dotterarmen Eiern von *Moina* und den beinahe dotterlosen der Polypheminen.

In allen den Arten, welche dotterreiche Eier hervorbringen, geschieht die Absonderung des Fruchtwassers, oder doch die Beimischung nährenden Blutbestandtheile zu dem die Bruthöhle füllenden, von aussen eingedrungenen Wasser durch die Schale, deren innere Chitinlamelle ungleich dünner ist, als die äussere, und deren eigenthümliche Structur einen erhöhten Blutdruck hervorzurufen geeignet scheint.

So verhält es sich bei den Sidinen, Lynceinen, den meisten Daphninen und den Leptodorinen, und bei allen diesen Formen behält derjenige Theil des Rückens, welcher den Boden der Bruthöhle bildet, seine ursprüngliche Beschaffenheit. Die Haut dieser Gegend zeigt sich sowohl in der Dicke ihrer Chitinlage, wie in Dicke und Structur ihrer Hypodermis durchaus nicht verschieden von der hinter dem Brutraum gelegenen Rückenhaut.

Zwei Momente können eine Abänderung dieser Einrichtung erheischen: eine im Verhältniss zur Grösse des Thieres übermässige Ausdehnung des Brutraums und Reduction oder gänzlicher Mangel des Nahrungsdotters bei den Eiern. Das Erste bedingt eine Dislocation des Filtrationsapparates, das Zweite eine stärkere Ernährung der Embryonen und somit eine reichere Zusammensetzung des Fruchtwassers. In allen bisher untersuch-

ten Fällen wirken beide Momente zusammen, wenn auch nicht immer in gleicher Stärke.

Von einer »übermässigen Ausdehnung« des Brutraums kann dann gesprochen werden, wenn die grosse Anzahl der gleichzeitig sich entwickelnden Eier, oder aber das ungewöhnlich starke Wachsthum der Embryonen den Brutraum in rascherem Tempo vergrössert, als der übrige Körper wächst. Die allein dehnbare Decke des Brutraums, d. h. die Schale des Mutterthieres wird in diesem Falle kuglig vorgetrieben und ausgedehnt, sie verändert ihre äussere Gestalt, indem sie wie ein Sack dem Rücken aufsitzt (*Moina*, *Polyphemus*), während bei gleichmässigem Wachsthum des Brutraums, d. h. des Gesamtvolumens der Embryonen und des Mutterthieres die Gestalt der Schale und die relative Weite des Brutraums sich ganz gleich bleibt. So finden wir es bei der Mehrzahl aller Cladoceren, bei welcher höchstens die Schale während des Höhepunctes der Trächtigkeit eine etwas stärkere Wölbung annimmt, nicht aber sich sackförmig ausdehnt.

Bei »übermässigem Wachsthum« der Schale aber verändert sich nicht nur ihre äussere Gestalt, sondern auch ihr innerer Bau, und darin liegt der Grund, warum sie in diesem Falle nicht mehr im Stande ist, der Function der Fruchtwasserabscheidung vorzustehen. Ihre beiden Blätter werden durch die starke Dehnung und den Druck dünn ausgezogen und so gegeneinander gepresst, dass der Binnenraum schwindet und der Blutlauf innerhalb desselben aufhört.

In diesem Falle muss ein Ersatz für diese Function der Schale geschafft werden, und dies geschieht, indem der Boden des Brutraums durch eigenthümliche Wucherung der Hypodermis sich zu einem sattelförmigen Nährboden umgestaltet (*Moina*), einem Organ, welches fast genau die innere Structur der Schale aufweist, aber auf kleinerer Fläche, und deshalb wohl mehr in die Höhe entwickelt. Diese Art des Nährbodens ist ein schwellbares Gewebe, bestimmt, eine bedeutende Blutmenge fortwährend und zwar nachweislich unter gesteigertem Drucke durch sich hindurchzuleiten und so Filtration von Blutplasma in das Fruchtwasser hervorzurufen.

Die ganze Abänderung der ursprünglichen Einrichtung beruht also gewissermassen nur auf einer Verlegung des Filtrirapparates von der Decke an den Boden des Brutraums; eine bedeutende Erhöhung der Leistung scheint damit nicht erreicht werden zu sollen; das Fruchtwasser von *Moina*, bei welcher allein diese Form des Nährbodens gefunden wurde, scheint kaum viel concentrirter zu sein, als das der übrigen *Daphninen*.

Anders bei den *Polypheminen*. Hier handelt es sich darum,

aus ganz dotterlosen und deshalb sehr kleinen Eiern ein junges Thier zu bilden von mehr als dem zehnfachen Volumen. Dies konnte nur durch Herstellung einer dem Blute an Nährstoffen weit überlegenen Flüssigkeit geschehen, und es ist selbstverständlich, dass eine solche durch Filtration des Blutes allein nicht zu erzielen war.

Wir sehen deshalb hier ein besonderes Organ auftreten zur Secretion einer proteinreichen Flüssigkeit. Dass dasselbe, die Fruchtwasserdrüse, wie man sie nennen könnte, nicht in der Schale sich bildet, als in demjenigen Theile, welcher bisher der Fruchtwasserbildung vorstand, erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, dass bei den Polypheminen eine mindestens ebenso gewaltige Dehnung des Brutsackes stattfindet wie bei *Moina*, dass auch bei ihnen die Blutcirculation im Innern der Schale durch das Heranwachsen der Embryonen vollständig sistirt wird.

So bildete sich auch hier am Boden des Brutraums der Apparat zur Herstellung des Fruchtwassers, auch aus denselben Elementen wie bei *Moina*, aus den Zellen der Hypodermis, aber nicht durch Herstellung eines Schwellgewebes, sondern durch Bildung eines Gewölbes aus grossen Drüsenzellen, deren Aufgabe es ist, aus dem mächtigen unter ihnen vorbeistreichenden Blutstrom eine an nährenden Bestandtheilen reiche Flüssigkeit nach aussen in den Brutsack hinein abzuschneiden.

Im Beginn der Eientwicklung ruht die secretorische Thätigkeit dieses drüsigen »Nährbodens« noch beinahe vollständig, vielleicht im Zusammenhang damit, dass zu dieser Zeit noch ein Theil des zum Herzen rückkehrenden Blutes seinen Weg durch die Schale nimmt, somit also ein minder starker Strom am Nährboden selbst vorbeifliesst, jedenfalls in Uebereinstimmung damit, dass das Ei während der Furchung und der ersten Formirung der Embryonalzellen noch keine Zufuhr von aussen bedarf.

Die Vorrichtungen, durch welche der Brutraum vom umgebenden Wasser abgeschlossen wird, steigern sich mit zunehmender Concentration des Fruchtwassers, und es bedarf das kaum einer besondern Erklärung. Es liegt auf der Hand, dass ein, wenn auch nur kurzes Offenstehen des Brutraums um so nachtheiliger für das Mutterthier, wie für die Embryonen wirken muss, je mehr Nahrungsstoffe dasselbe enthält.

IV.

Ueber den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern.

Als ich vor mehreren Jahren den Bau und die Lebenserscheinungen jenes Riesen unter den Daphniden, der *Leptodora hyalina*, eingehender untersuchte, glaubte ich dabei Beobachtungen gemacht zu haben, welche sich mit unsern bisherigen Anschauungen über die Fortpflanzung dieser Ordnung nicht zusammenreimen liessen, ich glaubte die Männchen von *Leptodora* in reichlicher Menge zu einer Zeit beobachtet zu haben, zu welcher die Weibchen nur Sommereier hervorbringen. Die »Anwesenheit von Männchen mit ausgebildeten Samenelementen während mehrerer Monate, in denen nur oder doch bei weitem überwiegend Sommereier producirt werden«, schien mir schwer mit der allgemein angenommenen Anschauung zusammenzureimen, nach welcher die Sommereier sich stets ohne Befruchtung entwickeln, die Wintereier aber nur unter dem Einfluss der Begattung und Befruchtung, nach welcher also die doppelte Fortpflanzung der Daphniden zusammenfällt mit einem Wechsel von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung.

Diese Beobachtung war es, welche mir zuerst den Anstoss gab, die physiologischen Bedingungen, unter welchen die eine und die andere Art der Fortpflanzung bei den Daphniden eintritt, einer näheren Prüfung zu unterziehen. Allerdings stellte sich später heraus, dass das vermeintliche Ausbleiben der Wintereibildung bei *Leptodora* während der Anwesenheit von Männchen auf einem Irrthum beruht hatte, dadurch hervorgerufen, dass bei dieser Art Winter- und Sommereier nicht so auffallend von einander verschieden sind wie bei den übrigen Daphniden: es fällt thatsächlich auch hier die Bildung von Wintereiern mit dem Auftreten der Männchen zusammen. Wenn ich nun dennoch den einmal gefassten Plan nicht aufgab, so geschah dies, weil mich die irrthümliche Beobachtung zu einer kritischen Prüfung des bisher vorliegenden Beobachtungs-Materials veranlasst und sich dieses für eine klare und sichere Beurtheilung der Daphniden-Fortpflanzung als durchaus ungenügend herausgestellt hatte. Die allgemein als sicher begründet angesehenen Sätze, dass die Sommereier der Daphniden sich stets un-

befruchtet entwickeln, die Wintereier aber stets der Befruchtung bedürfen, sind beide gleich unbewiesen, gar noch nicht zu reden von der weiteren Frage nach dem etwaigen Einfluss der Begattung auf die Entstehung der letzteren.

Es kam dazu, dass die Ergebnisse der Untersuchung über den Saison-Dimorphismus des Schmetterlinge mich zu einer Anschauung über die Entstehung cyclischer Fortpflanzung hingeleitete, die es mir wünschenswerth machen musste, auch bei andern Thiergruppen eine derartige Fortpflanzungsweise genauer zu beobachten, und so entschloss ich mich dazu, die voraussichtlich sehr mühevollen, möglicherweise aber wenig lohnende Arbeit einer Revision der Daphniden-Fortpflanzung zu unternehmen.

Wenig lohnend konnte diese Arbeit insofern ausfallen, als es sehr möglich war, dass die bisherigen Anschauungen in der Hauptsache richtig waren und nur des scharfen Beweises bedurften, um als feststehend in die Wissenschaft aufgenommen zu werden. So weit meine Beobachtungen bis jetzt reichen, verhält es sich in der That so: die Fortpflanzung der Daphniden ist in der That ein strenger Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Dass aber die bisherige Annahme, dass dem so sei, nichts weiter als eine blosse Vermuthung war, wenn vielleicht auch eine sehr wahrscheinliche, dass der Beweis für sie fehlte, dass somit erneute Versuche und Beobachtungen durchaus nöthig waren, auch wenn es sich bei ihnen nur um diesen einen fundamentalen Punct gehandelt hätte, das beweist am besten eine kurze Uebersicht über die bisher vorliegenden Beobachtungen. In Wahrheit handelte es sich nicht nur um die Frage: werden die Sommerer niemals befruchtet und bedürfen die Wintereier stets der Befruchtung, sondern es knüpfte sich daran die weitere noch ganz unentschiedene Frage, ob die Erzeugung von Wintereiern etwa von der Anwesenheit der Männchen oder überhaupt von welchen physiologischen Bedingungen dieselbe abhängig sei.

Von den beiden Fortpflanzungsarten der Daphniden ist lange Zeit hindurch nur die eine als solche erkannt worden: die Fortpflanzung durch Sommerer. Zuerst sah man in dieser eine gewöhnliche geschlechtliche Vermehrung, dann wies J. C. SCHÄFFER¹⁾ an der nach ihm benannten *Daphnia Schaefferi* nach, dass die Weibchen auch ohne Dazwischenkunft von Männchen lebende Nachkommenschaft aus diesen Eiern hervorbringen können, fasste dies aber als Ausnahmefall auf und

1) Die grünen Armpolypen, die geschwänzten und ungeschwänzten zackigen Wasserflöhe u. s. w. Regensburg 1755.

schloss aus seinen Versuchen nur, dass »diese Wasserthierchen sich im Falle der Noth auch ohne Befruchtung vermehren können«.

Indessen hielt SCHÄFFER sowohl als sein nächster Nachfolger auf diesem Gebiete, der vortreffliche RAMDOHR¹⁾ diese ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Individuen für Zwitter, und erst JURINE²⁾ verschaffte der seither gültigen Meinung den Sieg, dass es sich hier nicht um Selbstbefruchtung, sondern um ungeschlechtliche Fortpflanzung handle.

Gerade JURINE aber verkannte gänzlich die Existenz einer zweiten Art von Eiern und stellte sich vor, dass dieselbe Art von Eiern (Sommereier) von den im Herbst auftretenden Männchen befruchtet würde. Obwohl dies ein Irrthum war, insofern eine besondere, in morphologischer und chemischer Hinsicht verschiedene Art von Eiern, die Wintererier, hauptsächlich befruchtungsbedürftig sind, so hat doch bis heute noch Niemand nachgewiesen, dass nicht auch Sommereier befruchtet werden können, und auch ich selbst bin dazu bis jetzt nicht im Stande und kann nur den entgegengesetzten Beweis beibringen, dass Wintererier zu ihrer Entwicklung der Befruchtung bedürfen.

Was diese letzteren anbetrifft, die Wintererier, so wurden sie zwar früh schon beobachtet, aber sehr spät erst gelangte die Erkenntniss ihrer wahren Natur zur Geltung in der Wissenschaft.

Schon 1785 beschrieb O. F. MÜLLER³⁾ die Dauereier der Gattung *Daphnia* und deren auffallende accessorische Hüllen sehr gut, führte auch für letztere den gut gewählten Namen des »Sattels« oder »Ephippium« ein, erkannte aber nicht die eigentliche Bedeutung der ganzen Bildung als eines Schutzapparates für eine zweite Art von Eiern. Zwar sagt er ausdrücklich: »Man möchte die zwei schwarzen Punkte im Ephippium für Ovarien oder für Eier halten, allein sie werden zusammen mit dem Ephippium und der übrigen Haut bei der Häutung des Thieres abgeworfen. Die wahren Eier aber, die sich zu Jungen entwickeln, sind sowohl zahlreicher als auch anders angeordnet« u. s. w. Die Beobachtungen sind völlig richtig, aber den Vorstellungen der Zeit lag die Idee einer doppelten Art der Fortpflanzung noch allzufern, als dass MÜLLER den richtigen Schluss hätte ziehen können. Hielt doch JURINE in seinem 1820 erschienenen Werk noch immer nicht die Ephippien mit ihren beiden »loges ovoides« für das, was sie sind, sondern

1) Mikographische Beiträge zur Entomologie und Helminthologie. 4. Beiträge zur Naturgeschichte einiger deutscher *Monoculus*-Arten. Halle 1805.

2) Histoire des Monocles, qui se trouvent aux environs de Genève. Genève et Paris, 1820.

3) Entomostraca seu Insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit Lipsiae et Havniae, 1785. 40. c. tab. 24. col.

erklärte sie für eine pathologische Erscheinung: »la maladie de la selle« und zerbrach sich den Kopf über die Ursachen dieser seltsamen Krankheit und über ihre Folgen für das betroffene Individuum! 1)

Dagegen hatte RAMDOHR, dessen Untersuchungen JURINE unbekannt geblieben waren, schon fünfzehn Jahre früher (1805) das Ephippium ganz richtig als einen Schutzapparat für das überwinternde Ei erkannt und eine Reihe der vortrefflichsten Beobachtungen über die Bedingungen ihrer Entstehung gegeben, auf welche ich in Folgendem noch öfters zurückkommen werde.

Wenn man das Thatsächliche unserer Kenntnisse über die Fortpflanzung der Daphniden in physiologischer und biologischer Beziehung geben will, kann man bei RAMDOHR's Beobachtungen stehen bleiben, denn in diesen Beziehungen sind seine Nachfolger nicht über ihn hinausgegangen. Anders in der Erkenntniß der morphologischen Verhältnisse, in welcher vor Allem die Forschungen LUBBOCK's neue Erkenntnisse im Gefolge hatten.

Aus RAMDOHR's Darstellungen aber lässt sich bereits das Bild von der Fortpflanzung der Daphniden ableiten, wie es bis in die neueste Zeit Gültigkeit behalten hat, sobald wir dieselben durch JURINE's Ansicht ergänzen, dass die Fortpflanzung ohne Männchen nicht auf einem Zwitterthum der betreffenden Weibchen beruht, sondern auf der Fähigkeit der Sommereier, sich ohne Befruchtung zu entwickeln. RAMDOHR wies einmal nach, wie ungemein stark und schnell die Daphniden sich auf ungeschlechtlichem Wege (nach seiner Auffassung durch Selbstbefruchtung) zu vermehren im Stande sind. Ein Weibchen von *Daphnia longispina*, welches isolirt gehalten wurde, lieferte in 49 Tagen etwa 440 Junge, und RAMDOHR berechnete daraus die gesammte Nachkommenschaft einer einzigen *Daphnia* für den Zeitraum von 60 Tagen auf 4294,370,075 Individuen, eine Zahl, die ich bei den sehr mässigen Voraussetzungen RAMDOHR's mit GERSTÄCKER eher für zu niedrig halte. RAMDOHR zeigte auch durch Versuche, in denen stets ein einzelnes Thier jeder Generation von der Geburt an isolirt beobachtet wurde, dass vom Juni bis in den September zehn auseinander hervorgehende Generationen rein weiblich (nach seiner Auffassung zwittrig) waren, dass aber die elfte Generation dann neben Weibchen auch Männchen enthielt, dass Mitte October Begattung eintrat und dass nun — nach RAMDOHR's Ansicht in Folge der Begattung — die Weibchen erst begannen, Wintereier hervorzubringen und zwar ein jedes Weibchen deren »mehrere Mal in wochenlangen Zwischenräumen«, um sodann

1) a. a. O. p. 421.

wieder mit der Erzeugung von Sommereiern zu beginnen. Werden die Weibchen »nicht sattsam befruchtet, so bringen sie nur ein- oder zweimal Wintereier hervor«, Weibchen aber, die in jener Jahreszeit gar nicht zur Begattung gelangen, bringen höchstens leere Ephippien hervor, nicht aber Wintereier (a. a. O. p. 29).

Daraus und aus allen im Allgemeinen damit übereinstimmenden späteren Beobachtungen hat sich denn die Anschauung gebildet, welche wir heute in allen Handbüchern der Zoologie vertreten finden und welcher z. B. CLAUS ¹⁾ in folgenden Worten Ausdruck giebt: »Im Frühjahr und Sommer sind es in der Regel nur die Weibchen, welche massenhaft unsere stehenden Gewässer bevölkern. Zu dieser Zeit pflanzen sich dieselben ohne Zuthun der Männchen durch sog. Sommereier fort«..... »Zur Herbstzeit produciren dieselben Weibchen aus dem nämlichen Geschlechtsorgan, wahrscheinlich in Zusammenhang mit der vollzogenen Begattung sog. Wintereier, welche nur zu zweien in den Brutraum eintreten und von einer festen Hülle der abzustreifenden Schale, dem sog. Ephippium, sowie von einem Chorion umgeben werden. Die hartschaligen Eier überdauern den Winter und lassen erst im nächsten Frühjahr die neue Brut zur Entwicklung kommen.«

Wenn man davon absieht, dass der grössere Theil aller Daphnoiden überhaupt niemals Ephippien bildet, wie im zweiten Abschnitt nachgewiesen wurde, sowie, dass zahlreiche Gattungen nicht blos zwei, sondern viele Wintereier gleichzeitig hervorbringen, wenn man vielmehr diesen Satz nur auf die Gattung *Daphnia* und ihre nächsten Verwandten bezieht, von deren Lebenserscheinungen er auch allein abgeleitet ist, so drückt er in der That genau den Standpunct der heutigen Erkenntniss aus. Es war einerseits sicher, dass die Weibchen längere Zeit sich parthenogenetisch fortpflanzen können, und stand andererseits fest, dass die Bildung von Wintereiern stets mit dem Auftreten von Männchen zusammenfällt. Es war aber weder bewiesen, dass Sommereier nicht befruchtet werden können, noch dass Wintereier zur Entwicklung des Embryo der Befruchtung bedürfen, und es fehlte weiter jeder bestimmte Anhalt, von welchen Einflüssen die Entstehung der Wintereier in den Ovarien der Weibchen abhängig ist, im Besondern war es durchaus nicht zu sagen, ob und in wie weit der Vollzug der Begattung dabei einen Einfluss ausübe.

Wenn CLAUS neuerdings aus den vorhandenen Beobachtungen die Sätze ableiten zu können glaubt, dass die Production von Ephippien nicht von dem Einfluss der Begattung abhängt und dass wahrscheinlich

1) Grundzüge der Zoologie. 3. Aufl. Marburg u. Leipzig 1875, p. 495.

auch die Erzeugung der Wintereier selbst unabhängig von diesem Einflusse ist, so hat er zwar damit die Wahrheit getroffen, möchte aber kaum zu diesem Ausspruch gelangt sein, wenn er die sehr zahlreichen und sorgfältig angestellten Beobachtungen des letzten Experimentators über Daphnidenfortpflanzung, Sir JOHN LUBBOCK's, dabei im Sinne gehabt hätte. Denn diese scheinen sehr für eine völlige Abhängigkeit der Wintereibildung von vorausgegangener Begattung zu sprechen. Unter vielen Hunderten von Versuchen ist es diesem ausgezeichneten Beobachter nicht ein einziges Mal gelungen, auch nur die Bildung von Ephippien, geschweige denn die von Wintereiern bei völlig isolirten, niemals mit Männchen in Berührung gekommenen Weibchen zu beobachten.

Dem gegenüber mussten die wenigen entgegengesetzten Beobachtungen RAMDOHR's mindestens als Ausnahmefälle betrachtet, wenn nicht ganz in Zweifel gezogen werden. Von den Angaben JURINE's aber werde ich später zeigen, dass sie für Entscheidung dieses Punctes überhaupt nicht herangezogen werden dürfen, da derselbe keinen Unterschied machte zwischen Ephippien und Wintereiern, da überhaupt seine an und für sich sehr genauen und zuverlässigen Beobachtungen erst an der Hand neuer Untersuchungen verständlich werden.

Neue Beobachtungen waren unerlässlich, wenn diese Fragen zur Entscheidung kommen sollten, denn Niemand konnte aus den sich widersprechenden Resultaten RAMDOHR's und LUBBOCK's mit Sicherheit entnehmen, wie der wirkliche Thatbestand sei.

Die Aufgabe, welche sich mir stellte, war daher die folgende. Zuerst musste ermittelt werden, ob die Vorgänge der Wintereibildung, inbegriffen die Bildung der Ephippien, in irgend einer Weise von vorausgegangener Begattung abhängig sei, sodann aber, ob die Wintereier zur Entwicklung eines Embryos der Befruchtung bedürfen, oder ob sie sich auch ohne eine solche entwickeln können. Die Verneinung der ersten Frage schloss natürlich nicht die der zweiten ein, es war sehr wohl denkbar, dass zwar die Bildung der Wintereier im Ovarium, sowie die Entstehung des Ephippium gänzlich von der Begattung unabhängig sind, dass aber die einmal gebildeten Eier sich nur unter dem Einfluss der Befruchtung zu Embryonen entwickeln. Ich will hier gleich im Voraus aussprechen, dass es sich sogar thatsächlich so verhält. A priori konnte aber auch das Gegentheil nicht undenkbar erscheinen. So wenig auch bisher irgend ein Fall bekannt geworden ist, in welchem die Beschaffenheit des werdenden Eies im Ovarium durch vorhergehende Begattung bestimmt würde, so konnte doch nur an der Hand der That-sachen die Möglichkeit eines solchen Vorkommnisses geleugnet werden.

Hat doch SCHNEIDER ⁴⁾ gezeigt, dass bei *Mesostomum Ehrenbergi* das Ausbleiben der Begattung allerdings einen Einfluss auf die Qualität des Eies ausübt, freilich erst auf das Ei der folgenden Generation, welche dadurch winterfrühtig wird. Hätte sich auch bei den Daphniden etwas Derartiges als wirklich bestehend herausgestellt, so wäre man daraus noch nicht berechtigt gewesen, die Möglichkeit einer parthenogenetischen Entwicklung eines solchen Eies zu leugnen. Denn Vollzug der Begattung und Befruchtung der Eier ist keineswegs ein und dasselbe, und es giebt eine ganze Reihe von Thatsachen, welche zwar die Entstehung des Winterettes von erfolgter Begattung abhängig erscheinen lassen, welche es aber zugleich sehr unwahrscheinlich machen, dass eine Befruchtung des Eies durch den Act der Begattung erfolge, welcher dessen Entstehung hervorzurufen schien. Es wurde nämlich häufig beobachtet (Lubbock), dass erst drei Wochen oder länger nach der Begattung ein Winteret zur Ausbildung gelangte, vorher aber mehrfach zahlreiche Sommeretier. Ein *Receptaculum seminis* besitzen aber die Daphniden nicht, und der Zweifel war deshalb vollkommen berechtigt, ob überhaupt so lange Zeit nach der Begattung Samen im Körper des Weibchens noch vorhanden sei.

Man stand hier zwischen verschiedenen Möglichkeiten. Man konnte mit Lubbock annehmen, dass die Befruchtung hier nicht am reifen Ei vor sich ginge, wie bei allen übrigen Thieren, sondern schon im ersten Stadium ihrer Entstehung; gewisse, später mitzutheilende Thatsachen gaben dieser Ansicht einen Schein von Berechtigung; oder man konnte vermuthen, dass eine zweite Begattung zur Befruchtung des durch die erste ins Leben gerufenen Eies eintreten müsse, falls dieses Ei entwicklungsfähig werden solle; oder endlich man konnte an die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung denken.

Ich erwähne dies Alles nur, um zu zeigen, wie unsicher und schwankend der Boden der Thatsachen war, auf dem unsere Kenntniss der Daphnidenfortpflanzung bisher stand.

Ist die Entstehung der Winteretier abhängig von der Begattung?

Der einzige sichere Weg, auf welchem die in der Ueberschrift enthaltene Frage beantwortet werden kann, ist der, dass man Daphnidenweibchen unmittelbar nach ihrer Geburt isolirt und später nach jeder erfolgten Geburt die Jungen entfernt. Werden von dergestalt isolirten Weibchen Winteretier gebildet, so ist damit bewiesen, dass dieselben

4) Untersuchungen über Plathelminthen. Giessen 1873.

auch unabhängig vom Einfluss der Begattung entstehen können, und gelingt es, bei einer grossen Anzahl isolirter Weibchen die Entstehung von Wintereiern zu beobachten, so wird der Schluss berechtigt sein, dass die Begattung mit der Hervorbringung von Wintereiern überhaupt nichts zu thun hat.

Derartige Versuche sind nun bereits — wie oben erwähnt wurde — von dem letzten Beobachter der Daphnidenfortpflanzung, LUBBOCK, in grosser Anzahl angestellt worden, aber ohne entscheidenden Erfolg. LUBBOCK erklärt ausdrücklich, dass es ihm niemals gelungen sei, »Wintereier von isolirten Individuen zu erhalten«, vielmehr waren alle diejenigen Weibchen, welche Wintereier hervorbrachten, zu irgend einer Zeit ihres Lebens mit Männchen in Berührung gewesen.

Vor LUBBOCK haben JURINE und RAMDOHR ähnliche Versuche angestellt, Ersterer indessen nicht nur in ganz anderer Absicht, sondern auch befangen in der irrigen Meinung, dass die Ephippien eine Krankheit seien. GERSTÄCKER taxirt deshalb die sonst vortrefflichen Versuche JURINE's in diesem Puncte zu hoch, wenn er meint, dieselben seien darauf gerichtet gewesen, »zu ermitteln, ob unbefruchtete Weibchen überhaupt, eventuell wie oft und in welchen Intervallen sie Ephippien zu produciren im Stande seien.«

JURINE dachte gar nicht daran, dass die »Maladie de la selle« in irgend einem Zusammenhang mit der Begattung stünde; er isolirte seine Weibchen vielmehr nur deshalb, um vor Verwechslung mit andern geschützt zu sein.

Nun würde man zwar aus seinen Beobachtungen, nach welchen bei isolirten Weibchen wiederholt die »Maladie de la selle« eintrat, schliessen dürfen, dass die Ephippien auch unabhängig von der Begattung entstehen können, keineswegs aber — wie GERSTÄCKER meint — denselben Schluss auch auf die Wintereier ausdehnen. Ob in den von JURINE an diesen isolirten Weibchen beobachteten Ephippien Eier enthalten waren, lässt sich aus seinen Angaben absolut nicht ersehen. Wenn JURINE von »deux loges ovoides« spricht »qu'on remarque ordinairement placées au centre de la selle«, so darf dies keineswegs als ein Beweis genommen werden, dass im Ephippium Eier enthalten waren; denn bei allen, nicht schon ganz tiefschwarz gefärbten Ephippien erkennt man die zwei Logen in denselben schon mit blossem Auge sehr gut und gerade am besten dann, wenn sie leer sind. Es wird sich übrigens aus dem Folgenden mit Sicherheit ergeben, dass bei der Art, mit welcher JURINE experimentirte (*Daphnia Pulex*), die Logen der Ephippien in seinen angezogenen Versuchen ganz bestimmt leer gewesen sein müssen.

GERSTÄCKER irrt deshalb ¹⁾, wenn er durch diese Versuche für bewiesen hält, dass eine ein- bis viermalige Production von Ephippialeiern auf spontanem Wege ²⁾ vorkomme, ein Irrthum, der nicht nur sehr verzeihlich, sondern sogar fast unvermeidlich war bei Jedem, der nicht auf eigenen neuen Beobachtungen fusste, sondern nur das vorhandene Beobachtungsmaterial kritisch sichten wollte. Ich bemerke dies ausdrücklich, um nicht in den Verdacht der Undankbarkeit zu fallen einem Schriftsteller gegenüber, der durch die vortreffliche kritische Sichtung und Zusammenstellung des bisher Geleisteten sich den Dank eines Jeden verdient hat, der auf dem Gebiete der Crustaceen vorwärts arbeiten will.

Wenn aber auch die Beobachtungen JURINE's unentschieden lassen, ob Wintereier von isolirten Weibchen hervorgebracht werden können, so beweisen sie allerdings, dass Ephippien unabhängig vom Einfluss der Männchen gebildet werden können, denn bei drei Weibchen trat ein- oder mehrmals die Bildung eines Ephippiums auf.

Dasselbe Resultat lieferte ein Versuch von RAMBOUR (a. a. O. p. 29), nach welchem ein isolirtes Weibchen ein Mal einen Sattel bekam, aber ohne Eier.

Stünden diesen Beobachtungen nicht die zahlreichen negativen Versuche LUBBOCK's entgegen, so hätte man aus ihnen schon den richtigen Schluss ziehen können, dass die Bildung der Ephippien überhaupt unabhängig von der Begattung ist, so aber konnten diese vier positiven Beobachtungen doch nur beweisend dafür gelten, dass in einzelnen Fällen die Ephippialbildung auch ohne Einfluss der Männchen eintreten kann, ohne dass damit schon gesagt war, dass dieselbe nicht für gewöhnlich durch die Begattung hervorgerufen wurde. Man musste diese Fälle als Ausnahmen auffassen, wie dies auch von GERSTÄCKER logisch vollkommen richtig geschehen ist ³⁾.

Ich selbst habe nun eine grosse Anzahl von Versuchen in der Art angestellt, wie sie von LUBBOCK, JURINE und RAMBOUR gemacht worden sind. Einzelne neugeborne Weibchen wurden in einem kleinen Glase isolirt aufgezogen und beim Absetzen von Brut dieselbe jedesmal sorgfältig entfernt. Um jeden Verdacht zu beseitigen, als könne etwa ein männliches Junge dennoch zurückgeblieben sein, wurde die Trennung von der Brut dadurch bewirkt, dass das Mutterthier aus dem alten in ein neues Gefäss übertragen wurde. In dieses wurden dann gereinigte

1) Und ebenso auch CLAUS, der in seiner oben angezogenen neuesten Schrift ebenfalls die JURINE'schen Versuche in diesem Sinne auffasst. Diese Zeitschr. Bd. XXVII, p. 397.

2) a. a. O. p. 977.

3) a. a. O. Bd. V. p. 978.

grüne Algenfäden zum Frischhalten des Wassers und frisches Futter gebracht. Damit aber auch dieses nicht etwa ein unbeachtetes junges Männchen mit einschleppen konnte, wurde es vorher einige Secunden lang gekocht.

Es dauerte indessen sehr lange, ehe ich zu einem positiven Resultat kam. Ich begann die Versuche mit *Daphnia Pulex*. Ueber 200 Versuche blieben resultatlos, d. h. es wurde zwar eine Brut von Jungen nach der andern hervorgebracht, aber nicht ein einziges Ephippium. Und doch wurden Ephippien mit Dauereiern zu derselben Zeit gebildet und mehr wie einmal fand ich Weibchen mit Ephippialeiern in solchen Versuchsgläsern vor, die ich längere Zeit nachzusehen versäumt und in denen sich nun eine zahlreiche Nachkommenschaft angesammelt hatte. Immer aber waren dann Männchen vorhanden!

Ich schloss daraus, dass — zur Zeit dieser Versuche wenigstens (Vorfrühling) — nur einzelne aus einer grossen Anzahl von Weibchen Dauereier hervorbrachten. Da es nun nicht möglich ist, Hunderte von isolirten Thieren gleichzeitig im Auge zu behalten, so modificirte ich den Versuch so, dass ich nicht mehr einzelne Weibchen von Männchen absperrete, sondern gleich eine grössere Anzahl derselben. Auch bei *Daphnia Pulex* ist es sehr leicht, schon unmittelbar nach der Geburt das Geschlecht zu erkennen; die stummelförmigen vorderen Fühler des Männchens lassen keine Verwechslung zu. So setzte ich nun bis zu 50 neugeborene Weibchen zusammen in ein Versuchsglas.

Nun wurden von einzelnen Weibchen Ephippien gebildet. Ich theile einige der Versuche hier mit.

Versuch 4. *Daphnia Pulex*.

25. März: Geburt von 20 Weibchen, welche zusammen aufgezogen wurden.
 17. April: 1 Ephippium abgelegt.
 19. April: 2 Ephippien abgelegt; 13 der Weibchen tragen Sommer Eier oder Embryonen im Brutraum.
 23. April: 4 Ephippium abgelegt.
 24. April: 3 Ephippien abgelegt.

Bei allen 7 Weibchen, welche Ephippien hervorbrachten, wurde vor dem Ablegen derselben auch schwarzer, von Oelitropfen freier Winterdotter in beiden Ovarien beobachtet; bei keinem derselben erfolgte später die Bildung eines zweiten Ephippiums, sie producirten vielmehr alle sieben später Sommer Eier.

Mir war das Resultat dieses Versuches nach so vielen vorherge-

gangenen, rein negativen Erfahrungen so unerwartet, dass ich im Gedanken an die von Kurz neuerdings beobachteten Daphnien-Zwitter alle 20 Individuen dieses Versuches auf ein etwaiges Zwitterthum untersuchte. Sie waren aber alle rein weiblich. So auch in allen folgenden Versuchen. Ueberhaupt habe ich niemals unter den vielen Hunderten von Daphnienweibchen, welche ich durchmustert habe, einen Zwitter gefunden. Dieselben müssen also doch wohl im Allgemeinen sehr selten vorkommen.

Versuch 2. *Daphnia Pulex*.

23. April: Geburt von 53 Weibchen (von verschiedenen Müttern) welche zusammen aufgezogen werden.
12. Mai: 37 Weibchen tragen Sommer Eier oder Embryonen, eines hat 2 Junge bereits geboren; 9 Weibchen tragen Winterdotter in beiden Ovarien und Ehippien, an welchen die Logen bereits schwärzlich gefärbt sind, sie werden von den übrigen getrennt; bei 2 Weibchen ist die Art der Eibildung noch unklar; 5 sind gestorben.
19. Mai: Die 9 Weibchen, welche Winterdotter im Ovarium trugen, haben 9 Ehippien abgelegt; diese sind jedoch leer; alle tragen jetzt Embryonen im Brutraum und Sommerdotter im Ovarium.

Versuch 3. *Daphnia Pulex*.

9. Mai: 42 neugeborene Weibchen werden zusammen aufgezogen.
24. Mai: 5 sind todt; von den 37 lebenden tragen 28 bereits Embryonen im Brutraum, 8 Sommerdotter im Ovarium und nur 4 Weibchen die Anfänge von Ehippien-Bildung.
25. Mai: Ein leeres Ehippien abgesetzt.

Versuch 4. *Daphnia Pulex*.

24. April: 29 neugeborene Weibchen (von 4 Müttern) werden zusammen aufgezogen.
19. Mai: 44 leere Ehippien abgelegt; 43 Weibchen tragen Ehippien und Winterdotter in beiden Ovarien; 46 Weibchen haben Sommer Eier im Brutraum; von 44 Weibchen, welche Winter Eier entwickelten, ging somit eines nach dem Ablegen des Ehippiens zur Bildung von Sommer Eiern über, während die anderen 43 zum zweiten Mal ein Ehippien bildeten.

Ich könnte noch eine Reihe von Versuchen mittheilen, die dasselbe beweisen, was diese vier, dass nämlich bei *Daphnia Pulex*

nicht nur Ehipprien, sondern auch Wintererier von Weibchen gebildet werden können, die niemals mit Männchen in Berührung kamen, dass aber die Eier im Ovarium liegen bleiben und nicht in das Ehippium eintreten.

In Versuch 4 finde ich allerdings nicht besonders in meinem Tagebuch erwähnt, dass Winterdotter in den Ovarien vorhanden war, ehe das Ehippium abgesetzt wurde, bei allen anderen, auch den hier nicht mitgetheilten, ist dies ausdrücklich festgestellt.

Sehr interessant war es mir, nach Feststellung dieses Thatbestandes die Beobachtungen JURINE's mit den meinigen zu vergleichen und sie in vollständigem Einklang mit den meinigen zu finden, wie denn auch die eine Beobachtung RAMBOUR's denselben nicht widerspricht, sondern nur die Anwesenheit eines Wintereris im Ovarium während der Bildung des Sattels übersehen wurde.

Die JURINE'schen Beobachtungen waren mir nun vollkommen verständlich, und ich kann nicht umhin, diesem feinen und genauen Beobachter volle Anerkennung zu zollen für die rein objective Darstellung des Gesehenen auch da, wo er in irrigen Vorurtheilen befangen, ganz andere und unrichtige Deutungen im Sinne hatte. Es wird dadurch möglich, dieselben auch heute noch für die Wissenschaft zu verwerthen, wo wir sie mit ganz anderen Augen ansehen. Sie bestätigen vollkommen meine oben erhaltenen Resultate.

JURINE beobachtete an Weibchen, die von der Geburt an isolirt gehalten wurden, mehrmals die Bildung einer Sella, welche stets verbunden war mit dem Auftreten einer grünen, undurchsichtigen Substanz in den Ovarien. JURINE glaubte, dass diese grüne Substanz es sei, welche durch ihren Uebertritt in den Brutraum die Bildung der Sella veranlasse, wenn er sich auch nicht zu erklären wusste, wie dies zugehen solle. »Qu'est donc cette matière verte? Si elle entre dans la matrice (den Brutraum), comment en sort elle pour former sur le dos de l'animal un corps dont la figure et le réseau sont invariablement les mêmes«. Ein wenig wurde seine Beobachtung allerdings auch durch die vorgefasste irrige Deutung der Erscheinungen beeinflusst, insofern er beobachtet zu haben glaubte, dass bei mehrmaliger, successiver Production von Ehipprien die grüne Substanz allmählig an Menge abnehme, in dem Maasse nämlich, als sie zur Bildung von Sätteln verbraucht werde: aber wenn dies auch unrichtig ist, so hat JURINE die Hauptsache doch richtig gesehen, dass nämlich die grüne Substanz so lange in den Ovarien vorhanden ist, als noch Ehipprien gebildet werden. Ich werde später zeigen, dass in der That neue Ehipprien so lange gebildet werden, als die grüne Substanz noch im Ovarium unverändert vorhanden ist,

dass also die Bildung von Ehipprien in der That in genauem Zusammenhang steht mit der Anwesenheit der grünen Substanz, wenn freilich auch in einem anderen, als JURINE meinte.

Die »grüne Substanz« ist nämlich gar nichts Anderes, als der bei auffallendem Licht grünlichweiss erscheinende Dotter des Wintereres. Die JURINE'schen Versuche bestätigen somit, dass bei isolirten Weibchen Winterereier in den Ovarien gebildet werden, gleichzeitig mit dem Ehipprium. Sie lassen aber auch weiter erkennen, dass diese Winterereier nicht in das Ehipprium eintraten, trotz der gegentheiligen Vorstellung JURINE's, der durch Austreten der grünen Substanz eben gerade den Sattel sich bilden liess. Es wird ausdrücklich bemerkt, dass ihm die völlig räthselhaften »loges ovoides« stets leer erschienen seien, solange noch Materie in den Ovarien zurückblieb, um neue Sättel zu bilden und dass diese Logen sich nur dann füllten, wenn die grüne Substanz ganz erschöpft oder ganz verschwunden war (par l'entière effusion ou la disparition de la matière verte) 1).

Aus der zweiten Hälfte dieses Satzes könnte es scheinen, als ob JURINE die Logen zuweilen mit Eiern gefüllt gesehen habe. Mir ist dies bei isolirten Weibchen nie vorgekommen, mir schien ausnahmslos bei *D. Pulex* das Ei im Ovarium zurückzubleiben und ich fand die Logen immer leer. Wäre die Angabe JURINE's bestimmter, so würde ich dennoch geneigt sein, anzunehmen, dass in selteneren Fällen der Uebertritt des Eies erfolgt, wie dies auch bei *Moina rectirostris* ausnahmsweise vorkommt, doch ist auch ein Irrthum von Seiten JURINE's möglich, da bei *D. Pulex* die Logen sehr bald tiefschwarz werden und dann leicht der Anschein einer Füllung mit Dotter entstehen kann.

Mag aber auch ausnahmsweise ein Uebertreten des Wintereres bei *D. Pulex* vorkommen, so bestätigen doch die Angaben JURINE's jedenfalls, dass zumeist die Ehipprien isolirter Weibchen leer abgelegt werden.

Warum tritt nun aber das im Ovarium fertig ausgebildete Winterereier nicht in die zu seinem Empfang bereit stehende Loge des Sattels ein? und was wird aus dem Ei, wenn es wirklich im Ovarium zurückbleibt? Die Antwort hierauf ist in den weiter unten folgenden Versuchen mit *Moina rectirostris* und *paradoxa* enthalten; hier sei nur hervorgehoben, dass nicht nur in den vier mitgetheilten, sondern in allen überhaupt mit *Daphnia Pulex* angestellten Isolirungsversuchen ausnahmslos die Ehipprien, welche abgelegt wurden,

1) a. a. O. p. 124.

leer waren. Längere Zeit hindurch hatte ich dies übersehen und als selbstverständlich angenommen, dass der in den Ovarien gesehene Winterdotter vor Ablage des Ephippiums in dasselbe eingetreten sei. Nur in seltenen Fällen kann man von aussen schon dem Ephippium mit Bestimmtheit ansehen, ob es Eier enthält oder nicht, nämlich nur bei schwach pigmentirten Ephippien; bei der gewöhnlichen tiefschwarzen Färbung derselben imponiren die Logen, wie oben bereits erwähnt, schon allein als Eier, auch wenn sie leer sind.

Ich lernte dies erst unterscheiden, als ich die bei Abschluss von Männchen entstandenen Ephippien zur Entscheidung der zweiten Frage benutzen wollte: können unbefruchtete Dauereier sich zum Embryo entwickeln?

Ich hatte alle in den vorstehenden Versuchen erhaltenen Ephippien und noch zahlreiche andere von ähnlichen Versuchen herrührende gesammelt und in stets frisch erhaltenem Wasser aufbewahrt. Als nun nach mehreren Monaten vergeblichen Wartens keine Jungen ausschlüpfen, schöpfte ich Verdacht, zerriss eines der Ephippien mit Nadeln und fand es vollständig leer, ebenso ein zweites und alle folgenden und auch in allen späterhin noch mit isolirten *Daphnia Pulex* angestellten Versuchen erhielt ich immer nur leere Ephippien.

Aus diesem Grunde durfte ich wohl oben behaupten, dass in den entsprechenden Versuchen JURINE's die Ephippien nicht nur meistens — wie JURINE selbst angiebt — sondern wahrscheinlich immer keine Eier enthielten.

In den vier angeführten Versuchen waren bei 1) sieben unter zwanzig Weibchen, welche Ephippien hervorbrachten, bei 2) neun unter achtundvierzig, bei 3) eines unter siebenunddreissig, bei 4) producirten von 29 Weibchen 44 Ephippien und zwar 43 von diesen zwei Mal hintereinander.

Das Verhältniss zwischen den Weibchen, welche Sommereier und jenen, welche Dauereier hervorbrachten, erscheint schon allein danach als ein sehr schwankendes, noch mehr aber, wenn ich hinzusetze, dass bei mehreren Versuchen auch nicht ein einziges Weibchen Ephippien producirte. Es kann somit nicht Wunder nehmen, dass die Versuche mit einzeln abgesperrten Weibchen nur selten zum Ziel führen, da die Sommereier producirenden Weibchen meist in der Majorität und häufig in einer sehr bedeutenden Majorität sind, und da es andererseits sehr schwierig ist, bei dieser Methode mit grossen Massen zu operiren.

Wenn aber auch aus diesen Versuchen mit *Daphnia Pulex* hervorgeht, dass sowohl Wintererier, als Ephippien unabhängig von männlichem Einfluss entstehen können, so ist doch — auch wenn ich die

nicht mitgetheilten Versuche mitrechne — die Zahl der Versuche doch wohl immer noch zu klein, besonders der grossen Zahl von Versuchen gegenüber mit rein negativem Resultat, um zu beweisen, dass dies nicht bloss Ausnahmefälle waren und dass stets die Winterei- und Ehippiumbildung unabhängig von der Begattung vor sich geht.

Beweisend für die Allgemeinheit dieser Unabhängigkeit sind aber die an zwei *Moina*-Arten angestellten Versuche. Ich experimentirte mit *Moina rectirostris* Jurine und mit einer bisher unbekanntem Art, die ich an anderem Ort genauer beschreiben und ihrer von den beiden anderen bekannten *Moina*-Arten auffallend abweichenden Samenelemente halber als *Moina paradoxa* bezeichnen werde.

Bei diesen beiden *Moina*-Arten gelingt es sehr leicht, die Entstehung der Wintereier als gänzlich unabhängig von der Anwesenheit der Männchen nachzuweisen und zwar vor Allem deshalb, weil hier die Wintereier in Masse zu jeder Jahreszeit producirt werden.

Aus einer grossen Reihe von Versuchen führe ich einige der instructivsten Fälle an:

Versuch 5. *Moina retrostris*.

30. April: Sieben Weibchen von *Moina rectirostris* haben im Verlauf von zwei Tagen 41 weibliche Junge geboren, welche zusammen aufgezogen werden.

6. Mai: 23 der noch sehr kleinen Thierchen lassen bereits die Bildung von Wintereiern an den spindelförmigen Massen kreideweissen Dotters in beiden Ovarien deutlich erkennen.

14. Mai: 34 Weibchen zeigen sich in Wintereibildung begriffen, die meisten haben bereits fertige Ehippionen, aber noch leere Logen darin, bei mehreren ist der Dotter schon in die Logen eingetreten, bei wenigen liegt zwar Winterdotter in den Ovarien, aber die Ehippiumbildung hat erst begonnen. Nur 5 Weibchen tragen Embryonen, 2 sind todt und lassen die Art der Eibildung nicht mit Sicherheit erkennen.

Sonach haben von 38 Weibchen nur 5 Sommereier producirt, 34 aber Wintereier.

Versuch 6. *Moina rectirostris*.

25. Februar: Getrockneter Schlamm, welcher Wintereier von *Moina rectirostris* enthielt, wurde mit Wasser angesetzt. Es entwickelten sich nur 2 Weibchen, welche bereits am 16. März zahlreiche

Embryonen im Brutraum enthielten. Die Mütter wurden getrennt und am

19. März: erfolgte bei der einen die Geburt von 20 Weibchen, welche getrennt von der Mutter zusammen aufgezogen wurden.
 28. März: 12 Weibchen todt; 4 mit Sommeriern oder Embryonen, 4 in Winterei- und Ephippiumbildung.

Versuch 7. *Moina rectirostris*.

4. April: Eines der 4 Weibchen des vorigen Versuchs setzt 9 weibliche Junge ab, die zusammen aufgezogen werden.
 14. April: Alle 9 zeigen Winterdotter in den Ovarien und Ephippiumbildung; ein Ephippium ist bereits abgelegt.

Versuch 8. *Moina rectirostris*.

21. Juni: 12 neugeborene Weibchen (von einer Mutter) werden zusammen aufgezogen.
 26. Juni: 6 Weibchen tragen in je einem Ovarium ziegelrothen Winterdotter, die 6 anderen tragen im Brutraum je 4—5 Embryonen.
 29. Juni: 6 leere Ephippien abgelegt; Winterdotter noch in den Ovarien.

Versuch 9. *Moina paradoxa* nov. spec.

12. Juni: 36 neugeborene Weibchen (von 3 Müttern) werden zusammen aufgezogen.
 17. Juni: 15 Weibchen tragen Sommerier oder Embryonen im Brutraum, 21 befinden sich in Wintereibildung, zeigen entweder weisslichgelben (bei durchfallendem Licht schwarzen) Dotter in beiden Ovarien und noch keine Ephippiumbildung, oder das Ephippium mehr oder weniger ausgebildet, oder das Winterei ist bereits in das Ephippium eingetreten.

Ich bemerke zu diesen und den übrigen Versuchen mit *Moina*-Arten, dass hier eine Verwechslung der Geschlechter bei neugeborenen Thieren selbst für einen nachlässigen Beobachter kaum möglich wäre. Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen auf den ersten Blick durch ihre enormen Fühler, die zwar bei Neugeborenen noch nicht den Kranz von Krallen tragen, den sie später erhalten, aber schon allein durch ihre Grösse von denen der Weibchen auffallend abweichen.

Ebenso ist an eine Verwechslung von Sommer- und Wintereiern nicht zu denken, da die beiden Eiarten in Farbe und Beschaffenheit des Dotters ungemein verschieden sind. Bei *Rectirostris* ist der Sommerdotter durchsichtig und hellblau, während der Winterdotter völlig undurch-

sichtig und bei auffallendem Licht kreideweiss, rosaroth oder lebhaft ziegelroth aussieht, bei durchfallendem Licht aber schwarz. LEYDIG bezeichnet den Winterdotter als »ockergelb oder gelbröthlich«, es scheinen also mannigfache Schattirungen der Farbe vorzukommen, wie man das übrigens auch beim Sommerdotter mehrerer Daphnia-Arten beobachten kann, so bei *D. Pulex* und *longispina*, bei *Simocephalus vetulus* und *serrulatus* u. s. w.

Diese neun Versuche werden genügen, um den einen Fundamentalsatz festzustellen, dass die Entstehung und Ausbildung von Winteriern im Ovarium, sowie die Bildung eines Ehippiums ganz unabhängig vom Einfluss der Männchen ist. Wer noch weitere Bestätigung derselben verlangen sollte, den verweise ich auf die weiter unten folgenden Versuche, welche alle, indem sie andere Fragen zu lösen suchen, zugleich immer wieder von Neuem diesen ersten Satz bestätigen.

Uebrigens bin ich bemüht gewesen, auch noch von einer anderen Seite her diesen Satz sicher zu stellen. Es wäre ja denkbar gewesen, dass die Anwesenheit von Männchen und der Vollzug der Begattung zwar durchaus nicht unerlässliche Vorbedingung für die Entstehung und Ausbildung von Winteriern wäre, dass die Begattung aber dennoch die Bildung von Winteriern fördere, sie bei solchen Weibchen hervorrufe, bei welchen sie sonst nicht eingetreten wäre.

Dies ist nun keineswegs der Fall. Ich habe eine grosse Zahl von Versuchen derart angestellt, dass ich Weibchen, welche in Sommerbildung begriffen waren, mit Männchen zusammenbrachte und dauernd zusammen liess, um zu sehen, ob nun nach einiger Zeit Winterier erzeugt werden würden. Alle diese Versuche aber hatten einen vollständigen Misserfolg. Nicht selten auch, dass in einer zusammen aufgezogenen, aus beiden Geschlechtern gemischten Brut, die Weibchen von vornherein Sommerier hervorbrachten und auch in den nachfolgenden Trächtigkeitsperioden niemals Winterier.

Ich setze einen solchen Fall hierher:

Versuch 40. *Moina rectirostris*.

28. März: 34 neugeborene Junge ein und derselben Mutter werden zusammen aufgezogen; es sind 27 Männchen und 4 Weibchen.
 14. April: Die Männchen alle am Leben und vollkommen reif, die Weibchen mit einer grossen Menge von Embryonen trüchtig.
 20. April: Die Weibchen zum zweiten Mal mit vielen Embryonen trüchtig.

3. Mai: Die Weibchen zum vierten Mal trächtig (die dritte Trächtigkeit wurde nicht genau notirt).

Wurden junge, zum ersten Mal Eier und zwar Sommereier hervorbringende Weibchen mit Männchen zusammengebracht, so erfolgte in keinem der zahlreichen Versuche die Bildung von Wintereiern. Der folgende Versuch 44 mag als Muster dienen.

Versuch 44. *Daphnia Pulex*.

44. März: Ein junges Weibchen mit Sommereiern in den Ovarien wurde mit einem reifen Männchen zusammengebracht.
 47. März: Geburt von 4 Jungen (Männchen).
 23. März: Zweite Geburt: sieben Weibchen.
 28. März: Dritte Geburt: neun Weibchen.
 2. April: Vierte Geburt: vier Weibchen und zehn Männchen.
 7. April: Fünfte Geburt: sieben Weibchen.
 13. April: Sechste Geburt: zwölf Weibchen.

Von etwa dreissig derartigen, mit *Daphnia Pulex* und *Simocephalus Vetulus* angestellten Versuchen ist in keinem einzigen Fall Wintereibildung bei dem Mutterthier eingetreten. Dies ist natürlich Zufall. Es hätte sich ebensowohl treffen können, dass eines der zu den Versuchen auserwählten Weibchen später zur Production von Wintereiern übergegangen wäre, wie dies auch bei isolirten Weibchen nach den oben mitgetheilten Versuchen eintreten kann. Dass es aber in so vielen Fällen trotz der Anwesenheit geschlechtsreifer Männchen nie geschah, beweist wohl unwiderleglich, dass diese durchaus von gar keinem Einfluss auf die Art der Eibildung ist.

Unter der Brut solcher mit Männchen zusammengehaltenen Mutterthiere befanden sich öfters einzelne Weibchen, welche Wintereier hervorbrachten, man würde aber sehr irren, wollte man dies in irgend welche Beziehung zu der Anwesenheit eines Männchens bringen. Ich könnte mehr als hundert Fälle anführen, in welchen vollständig isolirte Mütter eine weibliche oder gemischte Brut hervorbrachten, von welcher einzelne oder viele Weibchen sofort Wintereier erzeugten.

Zum Schlusse dieses Abschnittes muss ich noch einer sehr merkwürdigen und auffallenden Thatsache Erwähnung thun, welche zwar einerseits die behauptete Unabhängigkeit der Winterei-Anlage vom männlichen Einfluss aufs Neue darthut, andererseits aber ohne die vorher mitgetheilten Versuche eher dafür sprechen würde, dass die weitere Ausbildung der Eianlage zum wirklichen, fertigen Ei doch von diesem Einfluss abhängig sei. Sie besteht darin, dass bei zahlreichen

Weibchen von *Daphnia Pulex* in ihrer ersten Jugend die Anlage eines Winteresies in jedem Ovarium enthalten ist, dass aber diese Anlage bei den meisten unter ihnen (wenigstens zur Sommerzeit) nicht zu weiterer Ausbildung gelangt, sondern schrumpft und resorbirt wird.

Weibchen, welche unmittelbar nach ihrer Geburt isolirt worden waren, zeigten wenige Tage später schon die Anlage eines Winteresies in jedem Ovarium, leicht kenntlich an der im Abschnitt II beschriebenen dreieckigen Gestalt der Eizelle, sowie bald auch an der Ablagerung feiner Dotterkörnchen. Wie immer befand sich diese Winterkeimgruppe weit hinten im Ovarium über der Basis des fünften Beines, so dass ein Zweifel über ihre Natur durchaus nicht aufkommen konnte. Vor ihr lagen noch zwei oder mehrere Keimgruppen, wie sie zur Bildung der Sommerierer dienen, sowie mehr oder minder zahlreiche und verschieden grosse blasige Epithelzellen.

Ich verfolgte nun mehrere dieser isolirt gehaltenen Individuen, hauptsächlich in der Absicht, zu erfahren, was aus den Sommer-Keimgruppen vor der Wintergruppe werden möchte. Da bei der Entwicklung eines Winteresies der grösste Theil des ganzen Ovarium, jedenfalls aber der ganze vordere Theil desselben von der Winterkeimgruppe völlig ausgefüllt wird, so musste entweder eine Verdrängung der Sommerkeimgruppen durch das wachsende Winteresie eintreten oder eine Resorption. In der Abhandlung II wurde mitgetheilt, dass bei normalem Verlauf der Winteresie-Bildung letzteres thatsächlich eintritt: die Sommer-Keimgruppen functioniren dann als secundäre Nährzellen. Allein aus der Anwesenheit einer Winteresie-Anlage folgt noch keineswegs, dass dieselbe sich auch zum Ei ausbilden werde. Zu meiner Ueberraschung fand ich bei den erwähnten isolirten Thieren schon zwei Tage später die ganze Winter-Keimgruppe verschwunden, die ursprünglich vor dieser gelegenen Sommerkeimgruppen dagegen bedeutend gewachsen, mit Ablagerung von Sommerdotter in der Eizelle und in voller Entwicklung zu Sommeriern. Einige Tage später trug das Thier in der That eine Anzahl Sommerierer im Brutraum. So verhielt es sich nicht nur bei einem Weibchen, sondern bei allen, welche ich in diesen Tagen (Ende Juli) darauf untersuchte und isolirt verfolgte. Bei allen zeigte sich zuerst eine Winter-Keimgruppe, deren Zellen bedeutend an Grösse die der davor liegenden Sommer-Keimgruppen übertraf, bei allen aber entwickelte sich die Winterkeimzelle nur bis zu einem bestimmten Stadium, bis zur Umlagerung des Kernes mit dunklen, feinen Dotterkörnchen, dann aber trat Rückbildung ein, und nach sehr kurzer Zeit war nichts mehr von der Winter-Keimgruppe zu sehen.

Dabei war die Anzahl der vor dieser gelegenen und zu Sommereiern werdenden Keimgruppen ziemlich verschieden, zwei, drei aber auch fünf oder sechs.

Für die Fragen, welche an dieser Stelle behandelt werden, besitzt diese Thatsache vor Allem dadurch Bedeutung, dass sie die spontane Entstehung des Wintereikemes beweist, denn meine Weibchen waren von der Geburt an isolirt, also auch von jedem Männchen getrennt gewesen. Wie ist es aber aufzufassen, dass die meisten dieser Wintereikeme wieder zu Grunde gehen?

Hier muss ich einschalten, dass ich nicht der Erste bin, der die Thatsache beobachtet und mitgetheilt hat. In der von allen Schriftstellern über Daphniden citirten, jedenfalls ihrem Titel nach sehr bekannten Abhandlung Sir JOHN LUBBOCK'S ist sowohl die Beobachtung selbst, als eine Erklärung derselben enthalten. Merkwürdigerweise hat aber bis jetzt Niemand von diesen Angaben Notiz genommen und auch LUBBOCK selbst ist nicht wieder auf dieselben zurückgekommen. Dennoch beruhen dieselben keineswegs auf Irrthum, sondern sind wenigstens in dem Hauptpunkte vollkommen richtig.

LUBBOCK fand, dass unter 50 Fällen, in welchen er in Zwischenräumen von wenigen Stunden die frühen Stadien der Eientwicklung verfolgte, 43 Mal die Anlage eines Wintereies eintrat, es lagerten sich »braune Körnchen um das Keimbläschen« herum ab, um bei den meisten Individuen nach kurzer Zeit wieder zu verschwinden. Unter 70 Fällen, in welchen LUBBOCK die weitere Entwicklung der Winterei-Anlage verfolgte, verschwand »diese Ansammlung von Körnchen wieder« bei 67, nur bei Dreien bildete sich ein Winterei vollständig aus.

Wenn dieser ausgezeichnete Forscher meint, die sieben erwähnten Ausnahmefälle, in denen die Anlage eines Wintereies nicht beobachtet wurde, möchten nur scheinbare Ausnahmen sein und daher rühren, »dass die Thiere nicht zu rechter Zeit untersucht wurden«, so misstraut er mit Unrecht seiner eigenen Beobachtung; es werden in der That durchaus nicht von allen Individuen die frühesten Stadien der Wintereibildung durchlaufen. Auch irrt LUBBOCK, wenn er die Rückbildung lediglich auf Schwund der bereits ausgeschiedenen Dotterkörnchen beschränkt glaubt; es schwindet vielmehr die ganze Keimgruppe und macht den zusammenrückenden Sommerkeimgruppen Platz.

Der Schluss nun, den LUBBOCK aus seiner Beobachtung zog, war folgender. Wenn die Eibildung bei allen oder fast allen Individuen mit der Entstehung eines Wintereikemes beginnt, die völlige Ausbildung dieses Keimes aber nur bei wenigen Individuen zu Stande kommt, bei den übrigen vielmehr Rückbildung eintritt und Sommereier statt des

Wintereies gebildet werden, so »muss also gewöhnlich Etwas fehlen, was nöthig ist zu ihrer weiteren Entwicklung und ich wüsste nicht, was dies sein könnte, wenn nicht die Befruchtung«¹⁾. LUBBOCK nahm deshalb an, dass die Befruchtung der Wintereier schon in einem sehr frühen Stadium ihrer Entwicklung geschehen müsse und dass, wenn sie zu dieser Zeit ausbleibe, Zerfall der Eianlage die Folge sei.

Wenn nun auch aus den oben mitgetheilten Versuchen hervorgeht, dass dieser Schluss nicht richtig war, so wird man doch nicht verkennen dürfen, dass er zur Zeit von LUBBOCK'S Untersuchungen vollkommen berechtigt erschien, wenn auch natürlich nur als Hypothese. Die Thatsache, dass bei von der Geburt an isolirten Weibchen sich ebensogut Wintereier als Sommereier nicht nur anlegen, sondern auch bis zur vollen Ausbildung entwickeln können und dies nicht nur etwa als Ausnahme, sondern als Regel war dem englischen Forscher noch unbekannt. Aber erst diese Thatsache widerlegt die nabeliegende Vermuthung, dass zwar die erste Anlage des Wintereies spontan erfolge, seine Ausbildung zum wirklichen Ei aber nur unter dem Einfluss der Befruchtung erfolgen könne.

II. Können sich unbefruchtete Wintereier zu Embryonen entwickeln?

Die Frage wäre sehr einfach zu beantworten, wenn es sich bei den Moina-Arten eben so verhielte, wie ich es oben für *Daphnia Pulex* angab, dass nämlich bei Weibchen, welche einer Begattung nicht theilhaftig geworden sind, die Ehipprien stets leer bleiben.

Ich war längere Zeit der Meinung, dass dem wirklich so sei und glaubte den Eitluss der Begattung in erster Instanz darin zu erkennen, dass in Folge derselben der Dotter aus dem Ovarium in das Ehippium übertritt. Zahlreiche Versuche an *Moina rectirostris* ergaben stets dasselbe Resultat: Weibchen mit Winterei im Ovarium setzten leere Ehipprien ab, wenn sie unbegattet blieben, führte ich ihnen aber zu rechter Zeit Männchen zu, so erfolgte der Uebertritt des Eies in den Brutraum und sie setzten Ehipprien ab, in deren durchsichtiger hellgelber Loge man schon mit blossem Auge die meist ziegelrothe Eikugel zu erkennen vermochte.

Das Resultat blieb lange Zeit hindurch und in einer so grossen Zahl von Versuchen immer dasselbe, dass ich an meinen Aufzeichnungen aus früherer Zeit, die die Ablage von vollen Ehipprien bei unbegatteten Weibchen angaben, irre zu werden anfang, um so mehr, als es

1) a. a. O. p. 88.

sich bald zeigte, dass nicht etwa eine Ungleichzeitigkeit in der Entwicklung von Winterei und Ephippium die Ursache des Nichtübertretens sein konnte. Es kam nämlich oft, fast regelmässig vor, dass solche von Männchen abgesperrte Weibchen zwei Mal, ja drei Mal hintereinander leere Ephippien absetzten, während die Ovarien von Winterdotter strotzten.

Ich führe einige der Versuche hier an.

Versuch 12. *Moina rectirostris*.

9. März: ein neugeborenes Weibchen wurde isolirt.
 19. März: es zeigt in beiden Ovarien die mit kreideweissem Dotter erfüllte spindelförmige Wintereizelle.
 22. März: die weisse Dottermasse bedeutend gewachsen, zugleich Ephippiumbildung im Gang.
 25. März: Ephippium völlig ausgebildet, seine schwach gelblichen Logen aber noch leer.
 28. März: das leere Ephippium ist abgelegt, das Winterei aber noch im Ovarium.

Versuch 13. *Moina rectirostris*.

29. April: 8 neugeborne Weibchen (von einer Mutter) werden zusammen aufgezogen.
 11. Mai: 7 Weibchen zeigen ziegelrothe Winterdotter in beiden Ovarien; 3 davon tragen leere Ephippien, und 3 leere Ephippien sind bereits abgelegt auf den Boden des Gefässes; 4 Weibchen nur trägt Embryonen und wird entfernt.
 17. Mai: 6 weitere leere Ephippien sind abgelegt; nur 3 Weibchen leben noch, alle mit Winterei in einem oder beiden Ovarien.
 19. Mai: 2 weitere leere Ephippien abgelegt.

Sonach gingen von 8 Weibchen 7 in die Wintereibildung ein, 3 davon legten einmal ein leeres Ephippium ab, die 4 andern zweimal; bei keinem füllte sich das Ephippium mit einem Ei.

Versuch 14. *Moina rectirostris*.

30. April: 20 neugeborne Weibchen (von drei Müttern) werden zusammen aufgezogen.
 10. Mai: 5 Weibchen tragen dick von Embryonen geschwellte Brutsäcke, die 15 andern zeigen hell ziegelrothen Winterdotter in den Ovarien und mehr oder minder vorgeschrittene Ephippiumbildung. Die Weibchen mit Embryonen werden entfernt.

17. Mai: 47 leere Ephippien abgelegt.

26. Mai: noch 15 leere Ephippien abgelegt, nur noch 4 Weibchen am Leben, bei welchen Winterdotter in beiden, oder nur in einem Ovarium.

In diesem Versuch wurden von 15 Weibchen mit Winterdotter 32 leere Ephippien abgelegt, es müssen also viele zwei, einige aber drei Mal Ephippien producirt haben.

Dass umgekehrt bei Weibchen mit Wintereibildung, welche mit Männchen zusammengebracht werden, in der Regel volle Ephippien abgelegt werden, habe ich ebenfalls durch zahlreiche Versuche stets bestätigt gefunden. Einer derselben mag hier seine Stelle finden:

Versuch 15. *Moina rectirostris*.

15. Mai: Eine grössere Zahl junger Männchen und Weibchen werden zusammen aufgezogen.

2. Juni: Viele Wintereier (etwa 40) sind abgelegt, alle ohne Ausnahme mit einem rothen Winterei in der Loge; viele Weibchen tragen Ephippien, die ebenfalls bereits eine Dotterkugel enthalten, andere zeigen den rothen Dotter noch im Ovarium und sind noch in der Bildung eines Ephippiums begriffen. Von diesen letzteren werden 7 herausgenommen und zusammen separirt.

6. Juni: 4 todt, ohne ein Ephippium abgelegt zu haben; 6 leere Ephippien abgelegt.

Dieser Versuch beweist zugleich, oder deutet doch darauf hin, dass die Befruchtung des Wintereies jedenfalls nicht lange vor seinem Eintritt in das Ephippium, vielleicht während oder unmittelbar nach demselben vor sich gehen muss; denn wären die Eier der sieben Weibchen vor ihrer Absperrung von Männchen schon befruchtet gewesen, oder hätten die Weibchen bereits Samen in ihren Körper aufgenommen, der später zur Befruchtung des Eies hätte dienen können, so würde auch bei ihnen ein entwicklungsfähiges Ei in der Loge des Ephippiums zu finden gewesen sein, wie sogleich klar werden wird.

Man würde aber irren, wollte man aus diesen Versuchen den Schluss ziehen, dass unbefruchtete Wintereier niemals in das Ephippium übertreten. In dieser Beziehung verhalten sich die Arten verschieden, und es kann daraus erkannt werden, wie wenig richtig es ist, allgemeine Fragen an einer einzigen Species lösen zu wollen. Bei *Moina rectirostris* bildet der Uebertritt des Wintereies die Ausnahme, bei *Moina paradoxa* aber scheint es die Regel zu sein. Hier sah ich in einer langen Reihe von Fällen stets zwei kuglige Win-

tereier in das fertige Ephippium eintreten, auch wenn die Weibchen von der Geburt an isolirt gewesen waren. Trotzdem findet eine Entwicklung dieser Eier zum Embryo nicht statt, sondern nach kurzer Zeit — meist schon bevor die Häutung stattgefunden und das Ephippium abgelegt ist — fangen die Dotterkugeln an zu zerfallen; zuerst wird ihr Contour minder scharf, sie lockern sich und schwellen an, und bald erfüllen sie als feinkörnige undurchsichtige Masse den ganzen Hohlraum des Ephippiums. In diesem Zustand werden die Sättel gewöhnlich abgelegt, und lange Zeit, ehe ich die Bedeutung der Erscheinung verstehen lernte, waren mir schon solche Ephippien mit diffus verbreitetem Dotter aufgefallen. Sehr bald nach dem Zerfall der Eier ziehen sich dann die Dotterkörnchen in die feinen Spalten zwischen den beiden Blättern des Schwimmgürtels, während die Logen selbst dann wieder hell und leer werden. Diese letzteren erscheinen dann von einer Zone dunkler, feinkörniger Substanz umgeben, eben des zerfallenen Winterdotters, den man durch Zerreißen des Ephippiums zum Austreten bringen kann.

Das Wesen des ganzen Vorgangs beruht offenbar auf der Unfähigkeit des Eies, sich ohne Zutritt von Samen zum Embryo zu entwickeln. Schon der erste Schritt zu dieser Entwicklung kann vom unbefruchteten Ei nicht geleistet werden: die Bildung der Eischale. Der in Form eines dicklichen Breies in die Loge einströmende Dotter zieht sich zwar zusammen zu einem kugelförmigen Ei, allein er bildet dann keine Dotterhaut auf seiner Oberfläche, er kapselt sich nicht — wie man wohl sagen könnte — ein, sondern bleibt nackt und fällt dann bald in Körnchen auseinander.

Wenn man dieses Verhalten mit dem bei *Moina rectirostris* und *Daphnia Pulex* beobachteten zusammenhält, so darf wohl als feststehend und erwiesen angesehen werden, dass bei diesen Arten wenigstens eine Entwicklung des unbefruchteten Winterettes nicht vorkommt.

Ich lasse nun einige der Versuche folgen, auf die sich die eben gegebene Darstellung stützt.

Versuch 16. *Moina paradoxa*.

8. Juli: 18 neugeborne Weibchen werden zusammen aufgezogen.

13. Juli: 6 Weibchen tragen Sommereier im Brutraum; sie werden entfernt; 44 befinden sich in Winterbildung, davon tragen 7 bereits je 2 Dotterkugeln im Ephippium.

44. Juli: 7 Weibchen zeigen diffusen, das ganze Ephippium ausfüllenden Dotter; die andern aber scharf umrandete Dotterkugeln im Ephippium; eines von diesen wird isolirt.
45. Juli: Das isolirte Weibchen zeigt jetzt ebenfalls diffusen, das ganze Ephippium erfüllenden Dotter. Die übrigen Weibchen haben 8 Ephippien abgelegt, bei welchen die Logen selbst leer sind, während in den Spalten um sie herum feine, schwarze Körnermasse liegt (diffuser Dotter).
46. Juli: Das isolirte Weibchen todt, Dotter im Ephippium diffus verbreitet. Von den andern sind noch 3 Ephippien abgelegt mit leeren Logen und einem schwärzlichen Rand diffusen Dotters um dieselben herum.

Versuch 17. *Moina paradoxa.*

44. Juli: 16 neugeborne Weibchen werden zusammen aufgezogen.
44. Juli: 4 Weibchen tragen Embryonen im Brutraum und werden entfernt; die 12 andern zeigen beiderseitig Winterdotter in den Ovarien; eines dieser letzteren wird zusammen mit 2 Männchen in ein besonderes Glas gesetzt.
45. Juli: Das mit Männchen versehene Weibchen trägt 2 Dotterkugeln im Ephippium, die andern 11 Weibchen tragen alle auch Dotter im Ephippium, aber nur theilweise in Kugelform, zum andern Theil aber diffusen Dotter.
48. Juli: Alle Weibchen haben ihre Ephippien abgelegt, nur in dem des isolirten und begatteten Weibchens besitzt der Dotter noch die Kugelform, die übrigen 11 Ephippien zeigen alle leere Logen, enthalten aber in der Umgebung derselben noch diffusen Dotter, der beim Zerreißen ausfließt.

Alle 11 Weibchen zeigen wiederum in beiden Ovarien gelblichen Winterdotter, reif zum Uebertreten in das beinah fertig ausgebildete neue Ephippium. Ein Weibchen ist todt, die 10 andern werden jetzt mit 8 Männchen zusammengebracht. Schon nach 2 Stunden war bei 4 Weibchen der Dotter ins Ephippium übergetreten. Sie wurden nun von den Männchen getrennt und legten 4 Ephippien ab mit je 2 kugligen, mit einer Dotterhaut versehenen Wintereiern.

20. Juli: Die übrigen 6 Weibchen haben 3 Ephippien mit je 2 oder nur 1 kugligen, mit Dotterhaut versehenen Wintereiern abgelegt; 3 Weibchen sind todt, doch lässt sich bei dem einen davon fest-

stellen, dass auch hier entwicklungsfähige Wintereier gebildet worden waren.

Der letzte Versuch zeigt zugleich, dass von unbegatteten Weibchen zwei Mal hintereinander Wintereier und Ephippien gebildet werden können. Es ist dies sogar die Regel bei *Moina paradoxa*, bei welcher — soweit meine Beobachtungen reichen — stets das Ei aus dem Ovarium in das Ephippium übertritt und dadurch Raum für Bildung eines neuen Wintereies im Ovarium schafft. Ich konnte mehrmals sogar dreimalige successive Bildung von Wintereiern beobachten und einige Mal sogar viermalige. Sobald aber nicht Begattung dazwischen tritt, löst sich jedes Ei nach seinem Uebertritt in das Ephippium wieder auf.

Versuch 48. *Moina paradoxa*.

48. Februar: Ein neugeborenes Weibchen wird isolirt.
 3. März: Ein Ephippium mit 2 kreideweissen kugligen Wintereiern gebildet.
 7. März: Ephippium mit kreideweissem [diffusem?¹⁾] Dotter abgelegt.
 10. März: Ein zweites Ephippium mit 2 Dotterkugeln gebildet.
 11. März: Das zweite Ephippium mit (diffusem?) Dotter abgelegt.
 15. März: Ein drittes Ephippium mit Dotterinhalt gebildet.
 16. März: Dasselbe abgelegt.
 18. März: Thier sterbend; in beiden Ovarien ein viertes Winterei.

Was in allen solchen Fällen aus dem zerfallenen Dotter wird, ist leicht zu errathen. Infusorien und Räderthiere, die man um jede abgestorbene Daphnide in Schaaren versammelt sieht, werden auch ihn als willkommene Beute betrachten. Nicht so einfach lässt sich das weitere Schicksal des Wintereies bei solchen Arten feststellen, bei welchen dasselbe im Ovarium liegen bleibt, falls Begattung nicht eintritt.

Meine Beobachtungen beziehen sich in dieser Hinsicht ausschliesslich auf *Moina rectirostris*. Bei dieser Art bleibt das einmal gebildete, aber nicht befruchtete Winterei lange Zeit hindurch im Ovarium liegen, und während dieser Zeit bilden sich ein, zwei oder selbst drei Ephippien nacheinander und werden leer abgelegt, wie ich dies

1) Zur Zeit, als dieser Versuch angestellt wurde, war es mir noch unbekannt, dass unbefruchtete Eier sich im Ephippium wieder auflösen; deshalb findet sich in meinem Tagebuch keine Notiz über die Beschaffenheit des Dotters im abgelegten Ephippium.

oben durch Versuche belegt habe. Aber nur so lange kommt es zur Bildung neuer Ephippien, als das Winterei noch intact ist. Nach einiger Zeit zerfällt dasselbe im Ovarium, und sobald dies geschieht, hört die Bildung neuer Ephippien auf. Daraus muss geschlossen werden, dass die Anwesenheit eines Wintereies im Ovarium der Reiz ist, welcher den Organismus zur Sattelbildung veranlasst.

JURINE sah also ganz richtig, wenn er angab, dass die wiederholte Bildung von Sätteln in Zusammenhang stehe mit der Anwesenheit jener »grünen Substanz«, er irrte nur darin, dass er glaubte, diese »matière verte« trete in den Brutraum und bilde dort das Ephippium, und bilde so lange von Neuem Ephippien, als eben noch ein genügender Rest von ihr unverbraucht im Ovarium bleibe.

So direct ist der Zusammenhang zwischen der grünen Substanz — dem Winterei — und der Entstehung von Ephippien nicht, er ist vielmehr durchaus indirect und kann nur auf einem für uns noch völlig dunklen Zusammenhang der Nervenbahnen beruhen, auf reflectorischer Uebertragung eines Nervenreizes vom Ovarium auf die Hypodermis des Schalenrückens. Dass dieser Reiz nur durch Füllung des Ovarium mit einem Winterei, niemals durch die oft ebenso starke Ausdehnung mit Sommereiern ausgelöst wird, ist zwar Thatsache, liegt aber auch für jetzt noch jenseits unseres Verständnissvermögens. Niemand hat noch je beobachtet, dass Sommereier in ein Ephippium entleert worden wären, und auch das Umgekehrte gehört zu den grössten Seltenheiten, dass nämlich trotz dem Heraureifen eines Wintereies kein Ephippium gebildet wird. Ich habe es nur ein einziges Mal beobachtet, und in diesem Fall wurde das Winterei frei ins Wasser entleert.

Das Zerfallen des der Befruchtung harrenden Eies im Ovarium lässt sich bei *Moina rectirostris* direct verfolgen. Zuerst verändert sich die Gestalt des Eies. Während es vorher eine compacte Masse darstellte (Fig. 46), fängt es jetzt an, in mehrere grosse Stücke zu zerfallen. Es entstehen Lücken zwischen diesen grossen, mehr oder weniger kugligen, dunkel braunroth gefärbten, feinkörnigen Dotterballen, die wieder theilweise mit kleineren und kleinsten Dotterbrocken und -Körnchen ausgefüllt sind (*WD*). Während dies geschieht, schieben sich zugleich vom hintern Theil des Eierstocks neue Eizellen vor mitten in die Trümmer des Winterdotters hinein (*Sz*), und bald erkennt man dieselben als helle, noch farblose Zellen, welche dann rasch heranwachsen, einen sparsamen, durchscheinenden blauen Dotter in sich bilden — kurz sich zu Sommereiern entwickeln. Ehe noch der Winterdotter vollständig resorbirt ist, sind diese schon fertig und treten

in den Brutraum über, der inzwischen zu ihrem Empfang durch Bildung eines Nährbodens hergerichtet worden ist. Nicht selten reissen sie beim Uebertreten Theile des aufgelösten Winterdotters mit in den Brutraum hinüber. Nichts kann wohl schlagender die Unfähigkeit der Wintereier, sich ohne Befruchtung zum Embryo zu entwickeln, beweisen, als diese Resorption des Dotters zu Gunsten der gleichzeitig entstehenden, einer parthenogenetischen Entwicklung fähigen Sommereier.

Bei *Moina rectirostris* enthält das Ephippium nur eine Loge, begattete Weibchen legen in ihren Ephippien nur ein Ei ab, und so wird auch in der grossen Mehrzahl der Fälle nur in einem Ovarium ein Winterei ausgebildet. Die Erzeugung von Sommereiern findet dagegen gleichmässig in beiden Ovarien statt, aus beiden treten — wie dies wohl bei allen Daphniden die Regel ist — nahezu gleichviel Sommereier gleichzeitig in den Brutraum. oft in sehr grosser Anzahl, und füllen denselben meist vollständig aus.

Dies erleidet eine Ausnahme, wenn Wintereibildung vorausging, ohne dass Begattung eintrat. Die beiden Ovarien fahren dann noch eine Zeit lang fort, asynchronisch zu functioniren, und ich habe öfters beobachtet, wie im rechten Ovarium zerfallender Winterdottter lag, die rechte Hälfte der Bruthöhle leer war, während in die linke bereits eine Anzahl Sommereier eingetreten waren.

Zusammenfassung.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen darf wohl als sicher der Satz abgeleitet werden, dass in der That — wie man es bisher angenommen hatte — die Vermehrungsweise durch Wintereier bei den Daphniden eine rein geschlechtliche Fortpflanzung ist. Wintereier entwickeln sich nur dann zum neuen Thier, wenn sie befruchtet sind.

Dagegen ist die Entstehung derselben gänzlich unabhängig vom männlichen Einfluss, und das häufig so auffallende, gleichzeitige Auftreten von Männchen und von wintereibildenden Weibchen muss auf einem gemeinsamen, noch unbekanntem Grunde beruhen. Nicht nur bilden sich Wintereier bei von Männchen abgesperrten Weibchen ebenso oft aus, als bei solchen, welche mit Männchen zusammen aufwachsen, sondern es findet auch nicht die geringste Beförderung der Wintereibildung durch die Anwesenheit von Männchen statt.

Der männliche Einfluss beginnt erst mit der Befruchtung des Eies. Unbefruchtete Eier zerfallen bei einigen Arten schon im Ovarium, nachdem sie zu voller Grösse ausgebildet waren und das Keimbläschen be-

reits geschwunden ist, bei andern Arten erst nach dem Uebertritt in den Brutraum.

Die Vorbereitung und Ausrüstung dieses Raumes zum Empfang der Eier, wie sie bei einem Theile der Unterfamilie der Daphninae durchweg vorkommt, die Umbildung der Schale zum Ephippium, hängt offenbar mit dem Vorgang der Wintereibildung aufs Genaueste zusammen, so zwar, dass die Anwesenheit eines Wintereies im Ovarium den Anstoss zur Bildung eines Ephippiums giebt.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen.

<i>A</i> , After,	<i>Nb</i> , Nährboden,
<i>At</i> ¹ , vordere Antenne,	<i>NB</i> , Nährballen,
<i>At</i> ² , hintere Antenne,	<i>Ngr</i> , Nährgruppe,
<i>Br</i> , Brutraum,	<i>Nz</i> , Nährzelle,
<i>BS</i> , Binnenraum der Schale,	<i>Od</i> , Oviduct,
<i>C</i> , Kopf,	<i>Öl</i> , Oeltropfen,
<i>Ch</i> , Chitinschicht,	<i>Os</i> , Ovarialscheide,
<i>Dp</i> , Deutoplasma (Dotter),	<i>Pp</i> , Protoplasma,
<i>D</i> , Darm,	<i>R</i> , Rücken,
<i>Ep</i> , Epithel,	<i>Rs</i> , Receptaculum seminis,
<i>Eiz</i> , Eizelle,	<i>RS</i> , Rücken-Sinus,
<i>Eib</i> , Eibehälter,	<i>Sb</i> , Schwanzborsten,
<i>F</i> , Fetttropfen,	<i>S</i> , Schale,
<i>Fk</i> , Fettkörper,	<i>SR</i> , Schalenrand,
<i>H</i> , Herz,	<i>SW</i> , Schalenwurzel,
<i>Hyp</i> , Hypodermis,	<i>Sp</i> , Suspensorien des Herzens,
<i>K</i> , Kern,	<i>SRs</i> , Septum Receptaculi seminis,
<i>Kgr</i> , Keimgruppe,	<i>Vf</i> , Verschlussfalte.
<i>Kl</i> , Keimlager,	<i>VI</i> , Verschlussleiste,
<i>Kst</i> , Keimstock,	<i>Vv</i> , Vulva,
<i>M</i> , Muskel,	<i>Weigr</i> , Wintereigruppe,
<i>Mg</i> , Magen,	<i>Weiz</i> , Wintereizelle.

Alle Figuren, bei denen nicht das Gegentheil ausdrücklich angegeben ist, sind nach dem lebenden Thier gezeichnet; alle sind mittelst des Zeichnungsapparates entworfen und bei gleicher Vergrößerung direct vergleichbar.

Tafel VII.

Fig. 4A. *Sida crystallina*. Rechtes Ovarium. *Kl*, Keimlager, *Kst*, Keimstock, eine Grenze zwischen beiden ist nicht scharf zu erkennen, doch ist anzunehmen, dass schon bei *Kgr'* Keimgruppen gebildet sind, wenn ihre Grenzlinien auch noch nicht hervortreten. *Nk*, Nährkammer im Stadium der Rückbildung, *F*, Fetttropfen. Es folgen dann noch zwei grosse Eibildende Keimgruppen (*Kgr*), deren Eizelle (*Eiz*) bereits Deutoplasma-Elemente enthält, Dotterkugeln und grosse

Oeltropfen, letztere für das Sommerei charakteristisch. Der Zellkern ist durch den Dotter stark bedeckt (*n*), tritt aber bei tiefer Einstellung klar hervor (*n'*); *Nz 1, 2* u. *3*, die Nährzellen der beiden Eigruppen. *Rs*, der als Receptaculum seminis gezeichnete Abschnitt, hier gänzlich leer; *Od*, Oviduct. *Fk*, Fettkörperlappen, welche einen Anhang des Ovariums simuliren und von älteren Beobachtern auch so aufgefasst worden sind.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 1B. Aus dem Ovarium einer jungen *Sida*; eine Keimgruppe, in welcher die Dotterablagerung noch nicht begonnen hat. Die grossen, blasenförmigen Kerne zeigen hier einen sehr unregelmässig in feine Ausläufer ausgezogenen Kernkörper, der langsam seine Form änderte, wie auch die in seinem innern liegende Vacuole.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 2. Aus dem Ovarium einer jungen *Sida* zur Zeit der ausschliesslichen Wintereibildung (29 October). Nur die erste Keimgruppe ist gezeichnet, in deren Eizelle soeben die ersten Dotterkörnchen (*D*) aufgetreten sind. *Nk*, wahrscheinlich eine im Stadium der Rückbildung begriffene Nährkammer (die Zeichnung stammt aus früherer Zeit, als mir die Bedeutung der Nährkammern noch unbekannt war).

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 3. Vorgeschrittene Wintereibildung bei *Sida*. Nur die letzte Keimgruppe ist vollständig gezeichnet. In der Eizelle fehlen die grossen dunkeln Oeltropfen der Sommereier, Protoplasma der Nährzellen von feinen Körnchen durchsetzt (abortiven Dotterkörnchen). Ein glasiger Schleim (*gS*) spannt sich quer durch das Lumen des Receptaculum (*Rs*).

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 4. Winterei von *Sida crystallina*. A, Frisch gelegtes Ei.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

B, Stück eines Eies, welches bereits ein bis zwei Tage im Wasser gelegen hatte. *S*, Schale, *Pp*, Protoplasmaschicht, in welche spärliche Deutoplasmakörnchen eingetreten sind, *Dp*, Deutoplasma; optischer Querschnitt.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 5. *Daphnella brachyura*. A, Rückenansicht des ganzen Thieres. In der Mittellinie erblickt man den Darm (*D*), zu beiden Seiten desselben die Ovarien, welche bis auf das hornförmig gekrümmte Keimlager (*Kl*), welches nur rechts ganz sichtbar ist, von einer einzigen Keimgruppe ausgefüllt ist, deren Eizelle (*Eiz*) bereits die charakteristischen Theile des Sommereies erkennen lässt; die drei Nährzellen (*Nz 1, 2* u. *3*) sind rechts alle sichtbar, links nur die dritte. *Od*, Oviduct.

*At*², Ruderantennen, *Sb*, Schwanzborsten, *S*, Schale des Thieres.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 5 B. Hinteres Ende des linken Eierstocks von demselben Thier. Das Ei hat sich etwas von der Ovarialscheide (*Os*) zurückgezogen und man erkennt die protoplasmatische Rinde (*Pp*) und das deutoplasmatische (*Dp*) Innere der Eizelle, von der hier nur der hinterste Zipfel dargestellt ist; *Od*, Oviduct, *Nz*³, dritte Nährzelle.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 6. *Daphnella brachyura*, Wintereibildung. A. Das Thier vom Rücken gesehen (Kopf weggelassen). D, Darm, zu dessen Seiten das Ovarium, welches im Begriff ist, jederseits ein Winterei in den Brutraum zu entleeren. Dasselbe ist von wurstförmiger Gestalt und liegt mit seinem längeren oberen Schenkel (*oh*) bereits im Brutraum, während der kürzere untere Schenkel (*uh*) noch im Ovarium, respective im Oviduct sich befindet. Dass das ganze Ovarium sammt diesem Rest des Eies viel tiefer liegt, als der in den Brutraum bereits eingetretene Theil des Eies liess sich in der Zeichnung nur sehr andeutungsweise durch mattere Färbung der tieferen Theile andeuten, in Wahrheit macht das austretende Ei eine halbkreisförmige Figur. In beiden Ovarien erkennt man dicht hinter dem Keimlager (*Kl*) die junge Keimgruppe (*Kgr*), welche zunächst in den Eibehälter vorrücken wird.

Fig. 6 B, C u. D. Das eine der in den Brutraum übergetretenen Eier in verschiedenen Contractionszuständen; bei D hatte bereits die Erhärtung der Rinde zu einer Anfangs sehr feinen Cuticula, der Dotterhaut, begonnen.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 7. *Daphnella brachyura*, Wintereibildung.

A, Seitenansicht des ganzen Thieres. Das ganze Ovarium ist von einem einzigen Winterei (*Wei*) dermassen ausgedehnt, dass es sich in alle Buchten der Leibeshöhle hineingedrängt und sogar Fortsätze in die Kiemenanhänge der Füsse (*K*), und zwei, scheinbar von der Hauptmasse des Dotters getrennte Dotterballen (*Db*) in den Kopf gesandt hat; *at*¹ u. *at*², die Antennen, *M*, Muskeln zur Ruderantenne, *Mg*, Magen, *H*, Herz, *B*, Brutraum, *D*, Darm, *Sb*, Schwanzborsten.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

B. Einer der Kiemenanhänge der Füsse mit dem Fortsatz des Ovariums im Innern. *Ch*, Chitinskelet, *Hyp*, Hypodermis, *Ovs*, Ovarialscheide, von welcher sich das Ei etwas zurückgezogen hat durch Platzen derselben an einer andern Stelle; *Wd*, Wintereidotter.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 8. *Daphnella brachyura*.

A, Winterei in Schalenbildung begriffen, der Dotter zieht sich von der Peripherie zurück und lässt eine Protoplasmarine frei, welche hier noch in Gestalt getrennter heller Flecke erscheint.

B, Sommerei.

Beide Figuren sind zwar bei derselben Vergrößerung gezeichnet wie Fig. 7A, aber in kleinerem Maassstabe.

Fig. 9. *Lynceus (Camptocercus) macrurus*. Zwei Wintereier im Brutraum, die die helle Protoplasmarine zeigen, von welcher die Bildung der Schale ausgeht. Bezeichnungen wie bei Fig. 7.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 10. *Lynceus (Eurycercus) lamellatus*. Wintereier, die in der Schale der Mutter abgelegt sind. Loupenvergrößerung.

Fig. 11A. *Lynceus (Pleuroxus) trigonellus*. Ein Winterei aus dem Brutraum. *S*, Schale, *P*, protoplasmatische Rinde, von Dotterkörnchen durchsetzt, *D*, feinkörniges Deutoplasma des Eies.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 11 B. *Lynceus (Pleuroxus) trigonellus*. Ein in der abgestreiften Schalenhaut abgelegtes Winterei.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 12. *Daphnia Pulex*. Eine Wintereigruppe zur Zeit der beginnenden Dotterabscheidung. *Kl*, Ort des Keimlagers (hinteres Ende des Ovarium), *Weiz*, die langgestreckte, fast dreieckige Wintereizelle, *Nz 1, 2 u. 3*, die drei Nährzellen. Die Nucleoli der Kerne sind scheinbar ohne Vacuolen, das Thier war nicht durchsichtig genug, um sie an dieser Stelle zu erkennen, in den weiter vorn gelegenen Keimgruppen der Sommereier (*Kgr*), welche als secundäre Nährzellen des Wintereies functioniren, waren sie in der gewöhnlichen Weise vorhanden, dagegen liessen sich die Zellgrenzen nicht erkennen, die, um nicht zu schematisiren, auch nicht eingetragen wurden.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 13. *Daphnia Pulex*. Linkes Ovarium, aus welchem vor Kurzem ein Sommerei in den Brutraum übergetreten war. Die Epithelzellen (*Ep*) sind zu mächtigen Blasen angeschwollen, zwischen welchen vom Keimlager (*Kl*) her vorgeschoben fünf verschieden grosse Keimgruppen (*Kgr*) liegen. Zwei andere (*Kgr'*) stossen noch an das Keimlager an.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Tafel VIII.

Fig. 14. *Moina rectirostris*, Sommereibildung. Mittlerer Theil des Thieres mit dem Herzen (*H*), Darm (*D*), Brutraum (*B*), welcher letzterer an seinem Boden den Beginn der »Nährboden-Bildung« aufweist (*Nb*). Nach hinten ist der Brutraum geschlossen durch die auch bei dieser Gattung nicht fehlende Verschlussfalte (*Vf*). Auf dem Darm sieht man den vordern Theil des Eierstocks mit der Ovarialscheide (*Os*), dem blasigen Epithel (*Ep*) und einer einzigen Keimgruppe, deren tiefer liegende Eizelle (*Seiz*) bereits feine und sparsame Dottertröpfchen aufweist. Die drei Nährzellen (*Nz 1, 2 u. 3*), wie die Eizelle selbst, zeigen multi-nucleoläre Kerne.

Die Abbildung erläutert zugleich einen Theil des Blutkreislaufes, nämlich die Doppelströmung über dem Darm, welche durch eine (passiv) pulsirende, schon öfters gesehene Membran (*pm*) geschieden wird. Der ventrale, absteigende Strom führt das Blut dem Darm entlang nach hinten, der dorsale, aufsteigende dagegen fliesst in umgekehrter Richtung unmittelbar über jenem hin, um das Blut dem Herzen wieder zuzuführen. Auch die im Binnenraum der Schale (*BS*) und zwar in der Mittellinie des Körpers nach vorn ziehende Strömung ist durch Pfeile angedeutet. Nur bei jungen Thieren ist die pulsirende Membran so frei von Fettzellen. Da es bei *Moina* von besonderer Wichtigkeit war, den Nachweis zu führen, dass auch hier nur eine von je vier Zellen zum Ei wird, so bemerke ich, dass das hier abgebildete Weibchen zwei Tage später wirklich nur zwei Embryonen im Brutraum trug, entsprechend der einen in jedem Ovarium beobachteten Keimgruppe.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 15. *Moina rectirostris*. Linkes Ovarium eines Weibchens, welches am Tag vorher zahlreiche Junge geboren hatte und in dessen Brutraum darauf wieder von Neuem Sommereier eingetreten waren. Der grösste Theil des Ovariums

ist mit blasigen Epithelzellen (*Ep*) erfüllt. *Kl*, Keimlager. Nur am unteren Rande des Organs ziehen sich Keimzellengruppen (*Kgr*) hin, deren Abgrenzung gegeneinander übrigens ohne Kenntniss der späteren Zustände kaum erkennbar wäre.

Od, ein Fortsatz der Ovarialscheide, wahrscheinlich der Oviduct.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 46. *Moina rectirostris*. Ein Weibchen, dessen fertig ausgebildetes Winterei in Folge ausgebliebener Begattung im Ovarium zerfallen ist und welches nun zur Bildung von Sommeriern übergeht. *C*, Anfang des Kopfes, *H*, Herz, *B*, Brutraum, *S*, Schale, *Nb*, der sich zur Aufnahme von Sommeriern ausbildende Nährboden. *D*, Darm, *K⁴* u. *K⁵*, Kiemenanhang des vierten und fünften Fusses. *Ov*, Ovarium, in dem grosse und kleine Dotterballen des zerfallenen Wintereies (in Natur braunroth) zu sehen sind, zwischen ihnen aber auch schon einzelne Keimzellen für die Sommerbildung (*Sz*).

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 47. *Moina rectirostris*. Ein Weibchen mit nahezu ausgebildetem Winterei (*Wei*) im linken Ovarium. Durch den in Natur lebhaft ziegelrothen Dotter schimmert noch der Zellkern hindurch (*K*), das Thier ist mit stark abwärts gekrümmtem Hinterleib dargestellt, um einerseits die Verschlussfalte des Brutraumes (*Vf*) zu zeigen, welche auch schon während der Wintereibildung vorhanden ist, andererseits die völlige Abwesenheit jeder Spur eines Nährbodens. *Ephippium* (*Eph*) vollständig ausgebildet, *Schg*, sein Schwimmgürtel, *L*, seine einfache Loge zur Aufnahme des Eies.

G, Gehirn, *Oe*, Oesophagus, *A*, After, *md*, Mandibel, *lbr*, Oberlippe; Füße und Ruderantennen sind weggelassen.

Vergrößerung HARTNACK 4/IV.

Fig. 48. *Moina rectirostris*. Nährboden (*Nb*) in mittlerer Stärke entwickelt (das Thier trug nur zwei Embryonen, welche in der Zeichnung weggelassen wurden). Der Nährboden ist so dargestellt, als ob aus seinem hinteren Theil ein Stück herausgeschnitten wäre, so dass man an dieser Stelle den Querschnitt des Organs mit den Arkaden der Hypodermis erkennt, während sonst die äussere Oberfläche sichtbar ist mit den von oben gesehenen Ansatzstellen der Pfeiler an die Chitinhaut. *Nb'*, *Nb''*, der ventrale Rand des Nährbodens. *H*, Herz, *pm*, pulsirende Membran, welche durch den ganzen Nährboden hindurch zu erkennen ist, *Vf*, Verschlussfalte des Brutraumes (*B*), an der Flanke des Thieres bis weit nach vorn hinziehend (*Vf'*), *BS*, Binnenraum der Schale, *M*, *M'*, Muskeln der Rückenwand, *SR*, Schalenrand, *Oe*, Oesophagus, *D*, Darm, *A*, After, *C*, hinterer Theil des Kopfes.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 49. *Moina rectirostris*. Rechtes Ovarium eines jungen Thieres mit Winterei-Anlage. *Kl*, Keimlager (Hinterende des Ovarium), *sec Nz*, secundäre Nährzellen, welche den ganzen vorderen Theil des Ovariums einnehmen, und zwar so, dass eine Gruppenbildung nicht zu erkennen ist. Die Wintereizelle (*WEiz*) zeigt den Kern nur als hellen Fleck durchschimmernd durch die feinen Deutoplasmakörner; äusserer Rand (oder vielmehr Fläche) der Zelle wellig; die drei Nährzellen (*Nz 1—3*) zeigen multinucleoläre Kerne, sowie kleine unregelmässige Gruppen von abortiven Dotterkörnern.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 20. *Moina rectirostris*. Linkes Ovarium in Sommerbildung. *Kl*, Keimlager, davor junge Keimzellen, dann etwas ältere, zuletzt 12 gleichaltrige (es sind nur 11 gezeichnet) Keimzellen, alle mit multinucleolären Kernen. Diese 12 Zellen lassen durch ihre Anordnung nicht erkennen, dass sie drei Keimgruppen bilden und nur drei Eier liefern werden; dasselbe Weibchen trug aber zwei Tage später drei Sommer Eier in der linken Hälfte des Brutraumes.

Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 21. *Macrothrix rosea*. Rechtes Ovarium mit zwei (Sommer-) Keimgruppen. *Ep*, blasige Epithelzelle, welche zwischen den Keimgruppen eingeklemmt liegt, *Eiz*, Eizelle, in der feine Dotterkörner begonnen haben sich abzuschneiden; eben solche, wenn auch weniger zahlreich, bemerkt man in mehreren der Nährzellen (*Nz*).

Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 22. *Macrothrix rosea*. Eine einzelne Sommer-Keimgruppe, in deren Eizelle die Dotterbildung weiter vorgeschritten ist, während in allen drei Nährzellen ziemlich regelmässig vertheilt kleine Gruppen feiner Dotterkörnchen liegen. Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 23. *Bythotrephes*. Ein zum ersten Mal trächtiges junges Weibchen, Brutsack (*B*) mit Nährboden (*Nb*) und Herz (*H*). Letzteres in dem Rücken-sinus gelegen (*RS*). Der Nährboden wurde einmal im optischen Querschnitt gezeichnet (*Nb'''*), dann aber auch die abgewandte concave Fläche des Nährgewölbes hinzugefügt, auf welcher man die grossen sechseckigen Drüsenzellen erkennt (*Nb*). *RNb*, Rand des Nährbodens, *Nb'* u. *Nb''*, obere und untere Anschwellung der Nährbodenzellen. *S*, Schale, *Sw*, Schalenwurzel (Anfang der Schalenduplicatur), *iS*, inneres, *aeS*, äusseres Blatt der Schale. *Embr*, die im Brutraum liegenden Embryonen (im optischen Querschnitt gezeichnet), *SR*, Schalenrand, nur von der an dieser Stelle verdickten Hypodermis gebildet, während die Chitinhaut ohne Unterbrechung darüber hinläuft und continuirlich in die Haut des Rückens übergeht.

Vergrosserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 24. *Bythotrephes*. Zum ersten Mal trächtiges Weibchen mit vier Eiern im Brutraum (nur zwei gezeichnet), welche bereits Embryonalzellen erkennen lassen; das eine Ei ist in Oberflächenansicht, das andere im optischen Querschnitt dargestellt. Brutraum wie Eier noch ungemein klein (man vergleiche das Herz (*H*) und das noch theilweise in Contouren mit angegebene Auge (*Au*) des Thieres!).

S, Schale, *B*, Brutraum, *Hyp*, Hypodermis, *Nb*, Nährboden, *D*, Darm, *Km*, Kaumuskel, *K*, Kopf, *Au*, Auge.

Vergrosserung HARTNACK 3/IV.

Tafel IX.

Fig. 25 A. *Bythotrephes*. Brutsack mit zwei Winter Eiern, deren Schalenbildung nahezu vollendet ist; nur die gelbe Aussenschicht, das Secret der Drüsenzellen (*Dz*) des früheren Nährbodens, lagert sich als feinkörnige Schicht auf der Eischale ab. An vielen Drüsenzellen hängt aussen ein Klümpchen dieses körnigen Secrets (*kS*) an. *H*, Herz. Die Schale nur im Umriss angegeben.

Vergrosserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 25 B. Eine der Drüsenzellen mit der aufliegenden Cuticula (= Chitinhaut des Rückens) und dem Häufchen gelben Körnersecrets bei HARTNACK 3/VII.

Fig. 25 C. Linkes Ovarium eines jungen zum ersten Mal Sommereier ausbildenden Weibchen von *Bythotrephes*; von den beiden Keimgruppen (*Kgr*) zeigt die distale in der dritten Zelle bereits kleine blasse Dotterkörnchen (*Dp*). *Kl*, Keimlager; der bei älteren Thieren, besonders bei solchen, die in Winterbildung begriffen sind, sehr leicht erkennbare Oviduct war hier nicht sichtbar.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 26. *Bythotrephes*. *A*, Brutsack mit zwei Wintereiern (nur eines gezeichnet), deren Schale noch der gelben Schicht entbehrt. *S*, Schale, deren beide Blätter sehr deutlich sind und einen weiten Binnenraum (*BS*) erkennen lassen; *SW*, Wurzel der Schale, *SR*, Schalenrand, der aber nicht frei, sondern mit dem Rücken verwachsen ist. *Dz*, Drüsenzellen des Nährbodens, welche jedoch nicht einzeln sichtbar waren (am lebenden Thier). *H*, Herz; *Sp*, eines der Suspensorien des Herzens.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

B. Ein Stück der Schale des Eies im optischen Querschnitt; drei Schichten erkennbar.

Vergrößerung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 27. *Bythotrephes*. Ein Stück des Nährbodens von einem Thier mit halb ausgebildeten Embryonen.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 28. *Polyphemus Oculus*. Junges Weibchen nahe vor seiner ersten Trächtigkeit. Das Ovarium (*Ov*) enthält in seinem nach oben gekrümmten, vorderen Ende 16 gleichaltrige Keimzellen, deren Anordnung zu Keimgruppen indessen nicht hervortritt. Der hintere verschmälerte Theil des Ovariums enthält zugleich das Keimlager (*Kl*) und den Oviduct (*Od*), beide übereinanderliegend und letzterer mündet bei *Od* in den Brutraum. Dieser ist noch vollständig geschlossen (*Br*), die Schale (*Sch*) liegt noch unmittelbar der Haut des Rückens, dem späteren Nährboden (*Nb*) auf, der noch von sehr geringer Dicke erscheint, aber bereits seine Befestigung durch zahlreiche feine Fäden erkennen lässt. Nur der hinterste Abschnitt desselben (*Nb'*) zeigt stärkere Wulstung und strangartige Faltung der Zellenreihen.

H, Herz, *pm*, pulsirende Membran, *Sw*, Schalenwurzel, *Sr*, Schalenrand, *x*, drei blasse Kugeln unbekannter Bedeutung in der Leibeshöhle, *F*, Fettkörperlappen, an der Spitze durch feine Fäden an der Haut befestigt; *D*, Darm.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 29. *Polyphemus Oculus*. Ovarium eines jungen, in Winterbildung begriffenen Weibchens. Zwei Keimgruppen, deren Eizellen (*Eiz*) bereits mit Dotterkörnchen erfüllt sind. Nährzellen (*Nz* 1—5) nur an der oberen Gruppe alle sichtbar, an der untern ist die dritte versteckt. *Od*, Oviduct mit drüsiger Wandung, in welcher bereits feine Körnchen sich abzulagern begonnen haben. *F*, Fettkörperlappen vor dem Ovarium. Keimlager vom Oviduct verdeckt, der auch einen Theil der Keimgruppen bedeckt.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 30. Polyphemus Oculus. Weibchen in Wintereibildung.

Fertig ausgebildete Wintereier im Ovarium (*Ov*), deren dunkler Dotter so zusammengedrängt, dass ihre Anzahl nicht mit Sicherheit zu bestimmen ist. Ueber dem Ovarium liegt der retortenförmig angeschwollene drüsige Oviduct (*Od, Od'*), prall gefüllt mit äusserst feinkörnigem Secret zur späteren Bildung der Gallerthülle der Eier. Auch hier ist der Brutraum (*Br*) noch spaltförmig. *At*¹ u. *At*², Antennen, *Lbr*, Oberlippe, *Go*, Ganglion opticum, *Osg*, oberes Schlundganglion, *H*, Herz, *A*, After, *S*, Schale, *Sb*, Schwanzborsten.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 31. Polyphemus Oculus. Brutraum (*Br*) enthält 4 kuglige, frisch aus dem Ovarium übergetretene Wintereier, noch ohne alle Schale, schwimmend in dem feinkörnigen Secret des Eileiters; *x*, Samenzellen (?), *A*, After, *D*, Darm mit Änkelm, in Natur rothgelbem Inhalt, *Ov*, Ovarium, in welchem bereits wieder zwei Wintereizellen mit Dotter erkennbar, *F*, Fettkörperlappen, *H*, Herz, *Sb*, Schwanzborsten.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 32. Polyphemus Oculus. Weibchen, welches acht Embryonen im Brutraum (*Br*) trug. Optischer Durchschnitt des Nährbodens (*Nb*), von dem zugleich noch die innere Fläche der dem Beschauer abgewandten Hälfte eingezeichnet ist. *H*, Herz, *D*, Darm, *A*, After, *Sw*, Schalenwurzel.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 33. Polyphemus Oculus. Bildung der Gallerthülle der Wintereier. Die Eier eingebettet in die feinkörnige Masse. Bei *A* ist der Process der Bildung einer körnchenfreien Gallertzone um das Ei herum in Gang; bei *B* ist er abgeschlossen, die Körnchen sind zurückgedrängt und liegen dicht gedrängt ausserhalb dieser Zone; auf der untern Seite von *C* ist der Process der Auflösung der Körnchen bei *a* dargestellt. *Nb*, Nährboden, *H*, Herz; *x*, ein Haufen kugliger Zellen (Samenzellen?).

Die Figur ist insofern nicht genau nach der Natur, als die Bildung der Gallertzone bei allen Eiern ziemlich gleichzeitig voranschreitet.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 34. Polyphemus Oculus. Schalenbildung der Wintereier.

A. Frisch gelegtes Ei mit fertiger Schale. Unter derselben eine helle Protoplasma-Rinde, von der sich der zu Ballen zusammengedrückte Dotter scharf absetzt.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

B. Dasselbe Ei bei 3/VII. Schale doppelt geschichtet, eine sehr feine, innere und eine dickere, äussere Schicht.

C. Stück eines noch im Brutraum liegenden Eies. Schale (*S*) noch dünn, Protoplasma-Rinde des Eies (*P*) noch nicht völlig frei von Dotterstreifen.

D. Ei mit Gallerthülle (*G*) frisch abgelegt, auf einem noch früheren Stadium der Schalenbildung. Der Dotter hat begonnen, sich von der Schale zurückzuziehen, so dass ziemlich regelmässig gestellte helle Flecken entstanden sind.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

E. Dasselbe Ei bei 3/VII Vergrößerung.

S, die noch sehr dünne Schale, *P*, Protoplasma-Flecke, *D*, Dotter.

Fig. 35. *Polyphemus Oculus*. Vorderer Theil des Nährbodens von einem mit Embryonen trächtigen Thier. Oberflächen-Ansicht. *Ch*, Chitinhaut des Rückens (Boden der Bruthöhle), ventraler Rand des Nährbodens durch zahlreiche Fäden (*Sp*) an den Seiten des Thieres angeheftet. Zellen meist mit zwei Kernen; *L*, Lücken zwischen den Zellen.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Tafel X.

Fig. 36. Trächtiges Weibchen von *Moina paradoxa* n. sp. Die Decke des Brutraums ist sackförmig ausgedehnt und dieser »Brutsack« ist durch eine mediane Längsfurche oberflächlich in zwei Hälften *Br* u. *Br'* abgetheilt. Die Schale, *S*, soweit sie den Brutsack bildet, sehr dünn und ohne bluthaltigen Binnenraum, nur hinten ist sie am Schalenrand zu einer Verschlussvorrichtung, der Verschlussleiste (*Vl*) sehr bedeutend verdickt. *SR*, Seitentheile des hinteren Schalenrandes, *A*, After.

Vergrößerung HARTNACK 4/IV.

Fig. 37. Nährboden von *Moina paradoxa* n. sp. *A*. Im optischen Querschnitt, Osmium-Präparat; nur etwa zwei Drittel der Länge des ganzen Organes sind gezeichnet.

O, obere, *U*, untere Fläche des Nährbodens; *Ch*, Chitintlage, *Hyp*, oberes Blatt der Hypodermis, *Hyp'*, unteres Blatt der Hypodermis, *Pf*, Pfeiler, welche die beiden Blätter auseinander halten; *K, K*, Kerne der Hypodermis und ihrer Pfeiler, *Bl*, Blutkörperchen; *Hyp''*, die normale, nicht in zwei Blätter auseinander getriebene Hypodermis des Rückens hinter dem Nährboden; *M*, einer der Längsmuskeln des Rückens.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

B. Ein kleines Stück des Nährbodens in Oberflächen-Ansicht. Man sieht die Ansatzstellen der Pfeiler im optischen Querschnitt, oft innerhalb derselben einen Kern, *K*, sowie zarte Fortsätze, welche die Pfeiler untereinander verbinden (die Bogen der Arcaden); *Bl*, Blutkörperchen.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 38. Verschlussvorrichtung des Brutraums bei *Moina paradoxa* n. sp. Der hintere, absteigende Theil der Schale (Wandung des Brutsacks) ist im optischen Median-Längsschnitt gezeichnet, ebenso der Kopf eines Embryo (*Embr*) und die Verschlussfalte bei *Vf*; dagegen gehört das Stück des Schalenrandes von *SR* bis *SR'*, sowie die Verschlussfalte bei *Vf'* nicht mehr dem optischen Querschnitt an, sondern der linken Flanke des Thieres.

i Bl u. *ae Bl*, inneres und äusseres Blatt der Schale *S*, dicht aufeinander gepresst und ohne blutführenden Binnenraum; dieser (*BS*) tritt erst in dem dreieckig verdickten Schalenrand auf, in der »Verschlussleiste« der Schale, *Vl*, gegen welche von innen her die Verschlussfalte durch den Kopf des Embryo angedrückt wird. *M*, Muskeln des Rückens *R*.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 39—45 stellen die Entwicklung des Wintereies bei *Moina paradoxa* dar; mit Ausnahme von Fig. 39 u. 40 sind sämtliche Zeichnungen nach ein und demselben Individuum entworfen.

Fig. 39. Rechtes Ovarium eines drei Tage alten Thieres. Die unmittelbar vor dem Keimlager, *Kl*, gelegene Keimgruppe, aus welcher sich das Winterei ent-

wickeln wird (*Eigr*), ist jetzt schon aus bedeutend grösseren Zellen zusammengesetzt, als die den ganzen vordern Theil des Ovarium's füllenden Keimgruppen, welche später als »secundäre Nährzellen« (*sec Nz*) functioniren. Eine Gruppierung der Letzteren ist weder jetzt, noch später zu erkennen, wohl aber treten die Grenzen der einzelnen Zellen später deutlich hervor, welche jetzt noch nicht wahrnehmbar, wenn auch gewiss schon vorhanden sind.

Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 40. Rechtes Ovarium eines vier Tage alten Weibchens. In allen vier Zellen der eibildenden Keimgruppe, *Eigr*, haben sich feine dunkle Körnchen ausgeschieden, die Verläufer der beginnenden Dotterabscheidung.

Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 41. Linkes Ovarium einer fünf Tage alten Meina. Die eibildende Keimgruppe zeigt jetzt deutliche Zellgrenzen, in allen vier Keimzellen sind feine, dunkle Dotterkörnchen abgeschieden, weit mehr aber in der am ventralen Rande des Eierstocks gelegenen Eizelle (*Eiz*), als in den mehr dorsal gelegenen drei »primären Nährzellen« (*Nz 1, 2 u. 3*). Die gegenseitige Lagerung der vier Zellen zu einander ist übrigens hier nicht ganz die gewöhnliche, in der Regel liegen dieselben vielmehr so, wie in Fig. 49; in diesem Falle wird die Orientirung dadurch erschwert, dass die dritte Nährzelle (*Nz 3*) sich über die zweite hinüberschoben hat, ihrerseits aber wieder von zwei secundären Nährzellen halb bedeckt wird. *Kl*, Keimlager, *sec Nz*, secundäre Nährzellen, an Zahl noch nicht verringert; doch beginnt jetzt bereits ihr Auflösungsprocess, wie die bei *Ep* sichtbare, blasig aufschwellende Epithelzelle andeutet.

Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 42. Dasselbe Ovarium desselben Individuums 8 Tage nach dessen Geburt. Die Eizelle (*Eiz, Eiz', Eiz''*) bedeutend gewachsen und mit Winterdotter dicht erfüllt, ihre Ränder wellig gekräuselt, ihre Spitze bis *Eiz'''* nach vorn reichend. Auf ihr die drei primären Nährzellen, ebenfalls bedeutend gewachsen (*Nz 1, 2 u. 3*) und in jeder einige Klümpchen dunkler Körnchen (abortive Dotterkörnchen *Dp', Dp'*) um den Kern gelagert. Am dorsalen Raud des Eierstocks mehrere blasige Epithelzellen (*Ep*), in einigen von ihnen secundäre Nährballen (*sec NB*), vom Zerfall einiger der secundären Nährzellen herrührend.

Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 43. Dasselbe Ovarium desselben Thieres, neun Tage nach dessen Geburt. Die Eizelle nimmt vier Fünftel der ganzen Länge des Ovarium's ein, *Eizk*, Kern der Eizelle nur undeutlich aus der Tiefe durchschimmernd. Die drei primären Nährzellen liegen auf der Eizelle, ihre Umrisse lassen sich nicht erkennen, wohl aber ihre Kerne (*Nzk*). Die secundären Nährzellen sind bis auf einen kleinen Rest verschwunden, auch dieser aber ist in voller Auflösung begriffen und bildet in Gemeinschaft mit den wuchernden Epithelzellen eine »Nährkammer« (*Nk*). Im Innern der Epithelzellen (*Ep*) sieht man zahlreiche »secundäre Nährballen« (*sec NB*), zwischen ihnen aber auch noch einzelne zerfallende Kerne der Nährzellen (*K*).

Vergrosserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 44. Dasselbe Ovarium in demselben Stadium in halber Ventral-Ansicht. Man sieht in der Eizelle (*Eiz*) ihren Kern, und auf ihr ganz hinten das nur wenig in der vorigen Figur vorragende Keimlager (*Kl*), dann die

drei primären Nährzellen (deren Kerne nicht erkennbar waren in dieser Lage) und ganz vorn den Rest der secundären Nährzellen, die »Nährkammer« (*Nk*), in deren Centrum man als dunkleren Schatten die noch nicht in die umgebenden Epithelzellen eingewanderten Reste der secundären Nährzellen wahrnimmt, den sog. »primären Nährballen« (*prim NB*). Die Grenzlinien zwischen den einzelnen Nährzellen sind nicht erkennbar bei der schwachen Vergrößerung und schrägen Lage des Thiers, nur bei *z* sieht man, dass die Eizelle sich zwischen die Nährzellen hineingedrängt hat.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 45. Dasselbe Ovarium desselben Thieres, ebenfalls in halber Ventral-Ansicht, zehn Tage nach dessen Geburt. Die Eizelle nimmt die ganze Länge des Ovariums ein, keine Spur secundärer Nährzellen ist mehr sichtbar und auch die primären Nährzellen fangen jetzt an zu schwinden.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 46. *Eurycercus* (*Lynceus*) *lamellatus*. Optischer Querschnitt der Schale über dem Brutraum. *Ch*, äussere, dicke, *Ch'*, innere, sehr dünne Chitinalage; *Hyp*, äusseres, dickes, *Hyp'*, inneres, dünnes Hypodermis-Blatt; zwischen beiden die sog. »Stützfasern« und der Blutraum.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 47. *Bythotrephes longimanus*. Brutraum eines Weibchens, welches unmittelbar vorher zwei Junge geboren hatte. Von *SW*, der Schalenwurzel aus ist eine neue Schale hervorgewachsen; *SR*, Schalenrand mit der Haut des Abdomens (*Abd*) fest verwachsen. *BS*, Binnenraum der Schale, jetzt noch der Blutcirculation offen; *Br* Brutraum, in den durch den bei *OeB* einmündenden, aber hier nicht sichtbaren Oviduct drei Sommer Eier eingetreten sind. Von *Br'* bis *Br''* ist der Brutraum noch ganz zusammengefallen, oder vielmehr der Nährboden, *Nb*, ist hier noch nicht durch die Eier herabgedrückt worden. *RS*, Rücken-Sinus (Blut-Sinus), *C*, hinterer Theil des Kopfes, *H*, Herz, *Sp*, Suspensorien desselben.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 48. Ovarien reifer Embryonen: *A* von *Sida crystallina*, *B* von *Daphnia Pulex*.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Tafel XI.

Fig. 49. *Daphnella brachyura*. Linkes Ovarium, in welchem drei Sommergruppen lagen, von welchen hier indessen nur die dritte Nährzelle (*Nz 3*) der hintersten Eigruppe zu sehen ist. *Nk*, Nährkammer im zweiten Stadium, secundäre Nährballen (*sec NB*) theils noch deutlich mit dunkeln Körnchen, theils schon sehr blass (*sec NB'*) oder selbst zusammengefallen; *Öl*, ein grosser »Oeltropfen«, der darauf schliessen lässt, dass in der aufgelösten Keimgruppe die Dotterabscheidung bereits begonnen hatte. *Ngr*, *Ngr'*, zwei Keimgruppen, welche ihrer Lage nach (hinter den Eigruppen) als Nährgruppen functioniren müssen. *Rs*, Receptaculum seminis, *SRs*, die zellige Scheidewand zwischen dem Lumen des Receptaculum und dem des Eierstockes; *x*, ein blasser, kugliger Körper im Innern des Receptaculum.

Vergrößerung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 50. *Daphnella brachyura*. Rechter Eierstock. Ausser dem Keimlager enthält derselbe nur eine junge Keimgruppe, von der in der Zeichnung nur die hinterste Zelle (*Kgr*) zu sehen ist. Die einzige grössere Keimgruppe hat sich aufgelöst und ihr Protoplasma erscheint als feinkörniger Inhalt der blasigen Epithelzellen (*Ep*) einer langgestreckten Nährkammer (*Nk*), nicht mehr in Form kleiner kugliger Ballen, sondern zusammengelassen.

Eib, Eibehälter, der hintere Abschnitt des Ovariums, hier leer.

Vergrößerung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 51. *Daphnella brachyura*. Ein in Wintereibildung begriffenes Ovarium. In der Eizelle (*Eiz*) bereits viel Dotter abgeschieden, die dritte Nährzelle (*Nz 3*) mit feinen Körnchen durchsetzt, gewissermassen abortiven Dotterkörnchen. *Nk*, eine Nährkammer im Stadium der Rückbildung, die Epithelzellen nur mit Flüssigkeit gefüllt.

Vergrößerung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 52. *Daphnella brachyura*. Linkes (*A*) und rechtes (*B*) Ovarium desselben Thieres. *A* enthält eine grosse Eigruppe (*Eigr*) in deren Eizelle bereits Sommerdotter abgeschieden ist, *Öl*, »Oeltropfen«, *Dp*, Deutoplasma-Körnchen; *Nk* eine kleine, in Zurückbildung begriffene Nährkammer.

B. Die entsprechende Eigruppe in voller Auflösung, in eine langgestreckte Nährkammer (*Nk*) umgewandelt, aus grossen, prall mit gelblicher Protoplasma-Lösung gefüllten Epithelzellen (*Ep*) bestehend, in denen zum Theil auch noch körnige Haufen zu sehen sind, sowie »Oeltropfen«, ein Zeichen, dass die Dotterabscheidung bereits im Gang war, als der Zerfall begann. Hinter der Nährkammer noch eine kleine Nährgruppe (*Ngr*), vor ihr eine etwas grössere Keimgruppe (*Kgr*) als die entsprechende des linken Eierstocks.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 53. *Daphnella brachyura*. Junges Thier. Linker Eierstock, eine grössere Keimgruppe (*Eigr*), aus welcher sich vermuthlich ein Ei entwickeln wird; zwei kleinere dahinter (*Ngr*), welche später der Resorption verfallen werden; *Kl*, Keimlager.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 54. *Sida crystallina*. Rechter Eierstock, Seitenansicht. Von den zwei eibildenden Keimgruppen, welche kurz zuvor vorhanden gewesen sein müssen, hat sich die vordere in eine Nährkammer (*Nk*) verwandelt, in deren Epithelzellenmasse man noch zwei »Oeltropfen« erkennt, wie sie für den Sommerdotter charakteristisch sind und wie sie auch in der Eizelle (*Eiz*) enthalten sind.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 55. *Daphnella brachyura*. *A*. Die beiden Eierstöcke eines jungen Thieres in natürlicher Lage, von oben gesehen, der linke fast ausgefüllt von einer Wintereigruppe, deren Eizelle (*Weiz*) bereits stark mit Dotter erfüllt ist und ihren Kern (*K*) nur undeutlich durchschimmern lässt. Der rechte Eierstock sehr zurück in der Entwicklung, enthält ausser dem Keimlager (*Kl*) nur noch eine junge Keimgruppe (*Kgr*); der ganze, hintere Theil des Ovariums, in welchem sonst die Ausbildung der Eier vor sich geht (Eibehälter, *Eib*) ist noch ein solider, dünner Faden, während das Receptaculum (*Rs*) bereits nahezu seine definitive Gestalt besitzt.

H, das Herz im Contour angegeben zur Orientirung.

Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

B. Das hintere Ende des linken Eierstocks bei HARTNACK 3/VII. *Ep*, zwei kleine, blasige Epithelzellen als letzte Andeutung der hier stattgehabten Resorption einer oder mehrerer Keimgruppen; *SRs*, das zellige Septum Receptaculi, *Vv*, die äussere Geschlechtsöffnung, deren Lippen durch feine Fäden an der Haut befestigt sind, sie liegt bedeutend höher, als das Receptaculum, in dem der enge, nur in der Seitenansicht sichtbare Oviduct unter rechtem Winkel aus dem Receptaculum nach oben abbiegt.

Fig. 56. *Daphnella brachyura*. Rechter Eierstock.

A. Zwei grosse Keimgruppen im Beginn der Sommereibildung, wie aus den Oeltropfen (*Oel*) zu ersehen, welche als erstes Zeichen der Dotterabscheidung in der Eizelle auftraten. Nur scheinbar liegen in der vorderen Eigruppe einige Oeltropfen auch in der zweiten Keimzelle (*Nz 2*), vielmehr greift die Eizelle hier oberflächlich über die zweite Zelle hinweg, in der hintern Eigruppe dagegen liegt der Ausnahmefall vor, dass wirklich die zweite statt der dritten Keimzelle in Eibildung eintritt.

Zwei Nährkammern (*Nk 1* u. *2*) liegen vor und hinter den Eigruppen.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

B. Die vordere Nährkammer desselben Ovariums bei HARTNACK 3/VIII; stellt das erste Stadium der Resorption dar, es sind noch keine secundäre Nährballen in die blasigen Epithelzellen (*Ep*) eingedrungen, doch strecken die primären Nährballen (*prim. NB*) bereits stumpfe Fortsätze aus (*bei prim NB'*).

Fig. 57. *Daphnia magna*. Linker Eierstock eines zwei Tage alten Thieres. Das Keimlager (*Kl*) erfüllt noch das ganze Ovarium mit einziger Ausnahme des vorderen Endes, an welchem eine einzelne blasige Epithelzelle sich entwickelt hat.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 58. *Daphnia magna*. Linker Eierstock eines vier Tage alten Thieres. In dem bedeutend gewachsenen Organ haben sich vorn mehrere (3) Keimgruppen gebildet (*Kgr*), deren Zellgrenzen indessen am lebenden Thier nicht erkennbar waren. Drei blasige Epithelzellen (*Ep*) sind hervorgewachsen, deren letzte noch halb umfasst wird von den anstossenden Keimzellen.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 59. *Daphnia Pulex*. Linker Eierstock eines zum ersten Mal Eier producirenden 9 oder 10 Tage alten Thieres. *Kl*, Keimlager, unmittelbar vor diesem eine Wintergruppe, deren Eizelle (*Weiz*) bereits feine Dotterkörnchen enthält, die drei Nährzellen liegen über ihr (dorsal) (*prim. Nz 1—3*). Vor der Wintergruppe zwei Nährgruppen (*Ngr 1* u. *2*), davor blasiges Epithel, welches die Rolle einer »Nährkammer« (*Nk*) übernommen hat; in den Epithelzellen sind Protoplasma-Ballen auf verschiedenen Stadien der Auflösung zu sehen, theils noch solid, von mattem Glanz und homogen (*sec. NB*), theils schon in körnigem Zerfall; viele Epithelzellen sind auch nur mit Flüssigkeit gefüllt.

Vergrösserung HARTNACK 3/VII.

Fig. 60. *Daphnia longispina*. Rechtes Ovarium eines jungen Thieres, wie die vorhergehenden in natürlicher Lage bei Seitenansicht des Thieres gezeichnet. Eine Wintergruppe nimmt den mittleren Abschnitt des Organs ein; die Eizelle (*Weiz*) ist mit Dotter erfüllt und überragt bereits nach vorn und hinten die auf ihr liegenden und in Natur sehr schwer zu erkennenden Nährzellen (*Nz 1—3*). Davor blasiges Epithel (*Ep*), in welchem keine Reste der aufgelösten Nährgruppen mehr zu erkennen sind.

Vergrösserung HARTNACK 3/IV.

Fig. 61. *Daphnella brachyura*. Eierstock im Beginn der Wintereibildung. Die Eigruppe (*Eigr*) zeigt in allen vier Zellen die Abscheidung von feinen Körnchen im Protoplasma, wie dies die eigentliche, nur auf die Eizelle beschränkte Dotterbildung einleitet. Von drei Nährgruppen, welche hinter der Eigruppe liegen, ist die erste (*Ngr 1*) bereits in voller Resorption begriffen, die zweite und dritte aber noch intact.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 62. *Daphnella brachyura*. Rechter Eierstock in Wintereibildung, in der Eizelle die ersten Dotterkugeln abgeschieden, in den drei Nährzellen der Wintereigruppe (*Weigr*) feine dunkle Körnchen. *Nk*, Nährkammer in der Rückbildung, ausserdem noch drei Nährgruppen, von denen die zwei ersten (*Ngr 1* u. 2) sehr klein.

Im Receptaculum (*Rs*) kleine blasse Körper (*x*); *Vv*. Vulva.

Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Berichtigung:

in Bd. XXVII. Hft. 4, p. 538 Anmerk. 4) lies: l'ablation statt Vablation.

Fig. 1

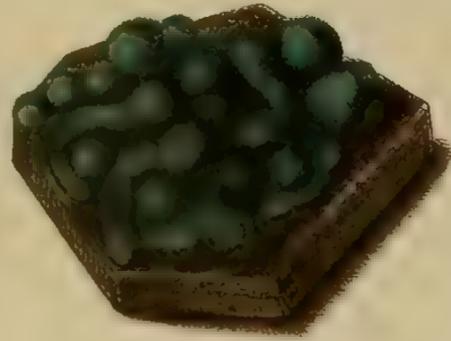


Fig. 2



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 5 A

Fig. 6.



Fig. 7.

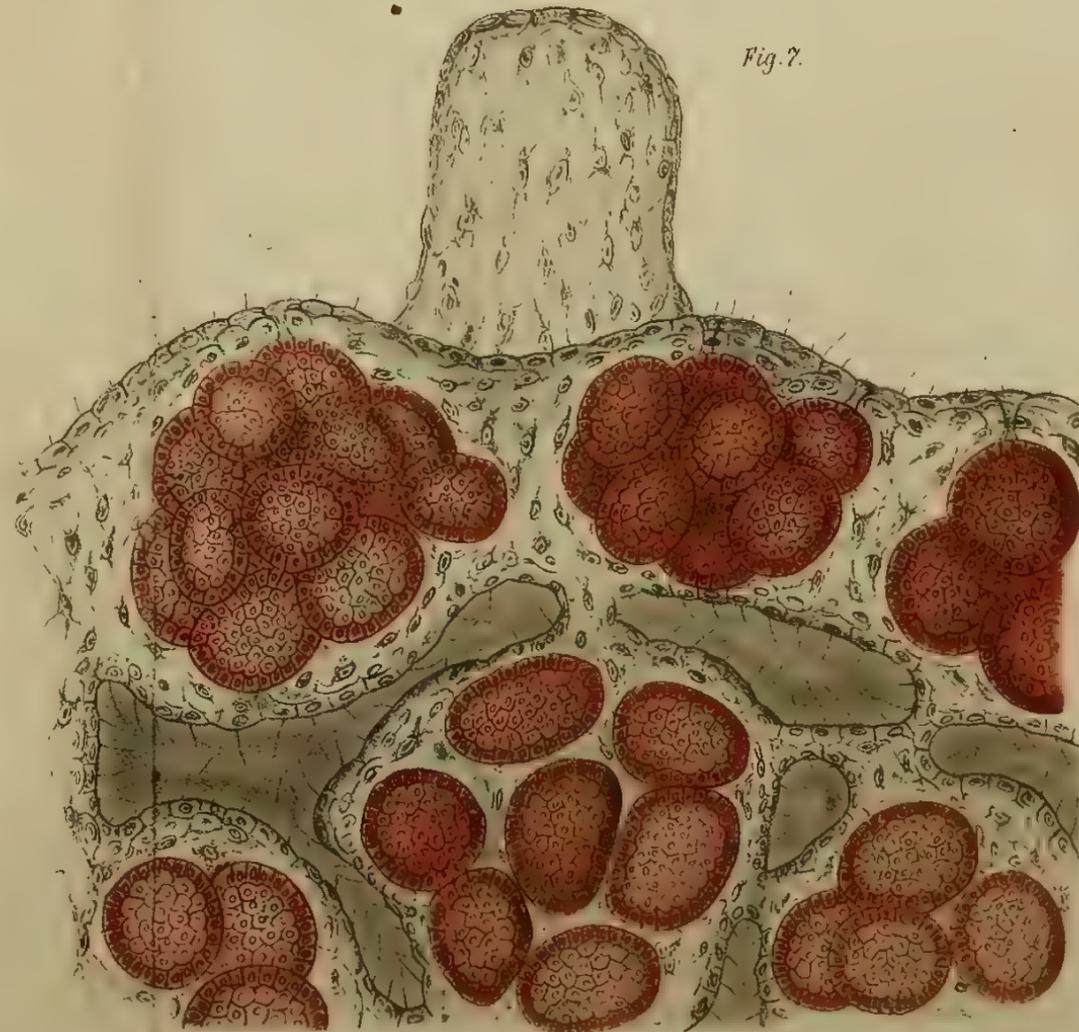


Fig. 8.

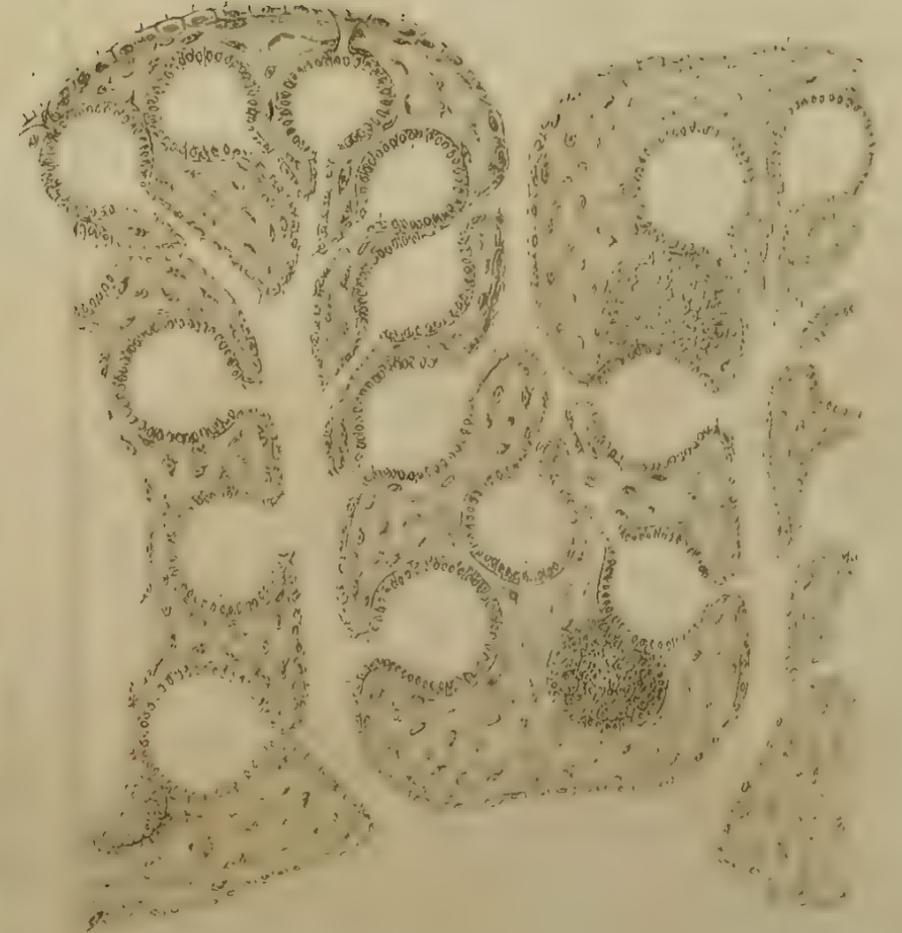


Fig. 9.

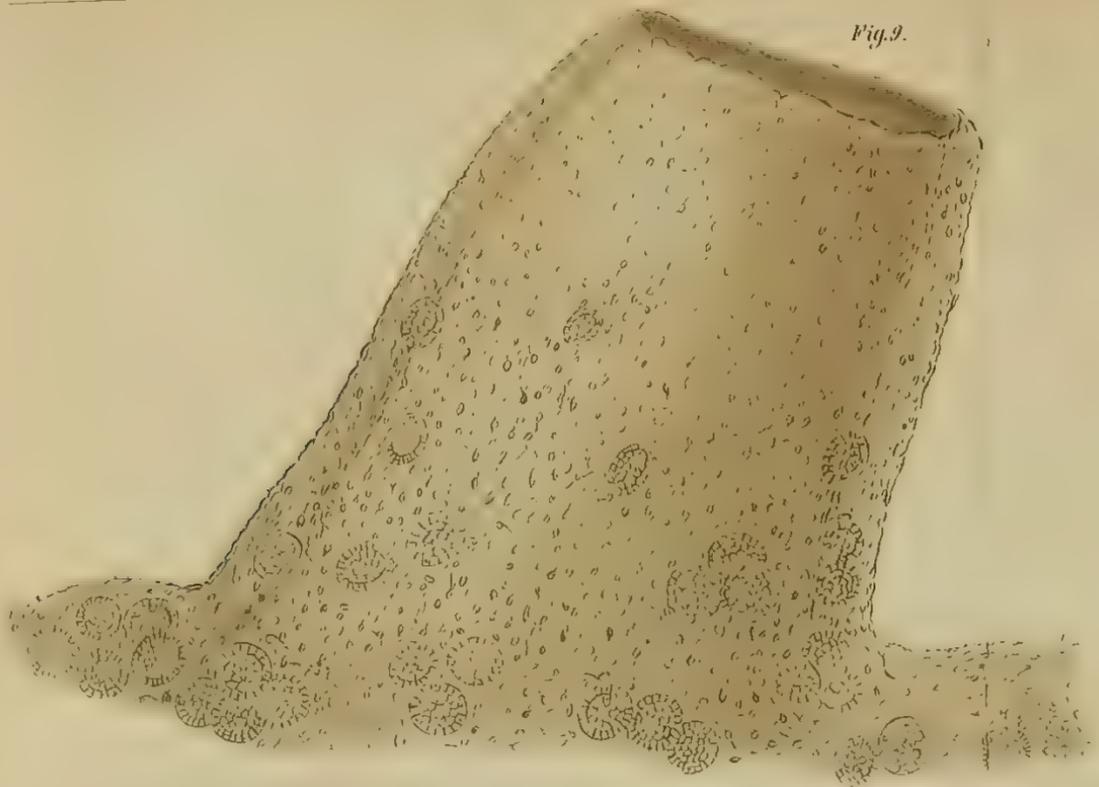


Fig. 12.



Fig. 15.



Fig. 10.

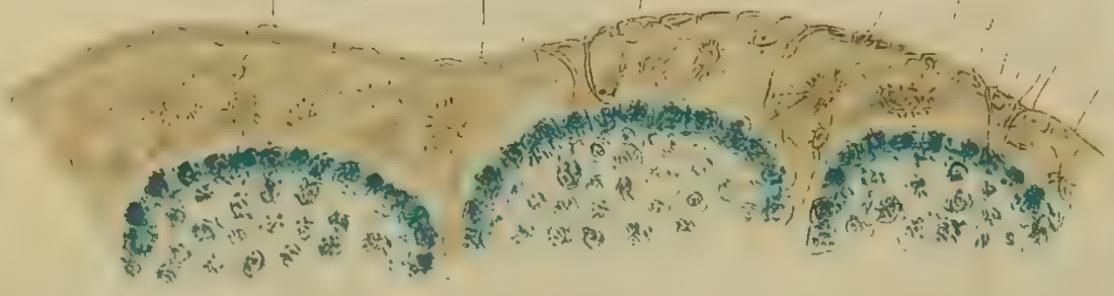


Fig. 13.

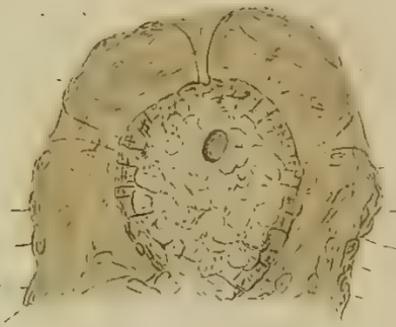


Fig. 14.



Fig. 11.



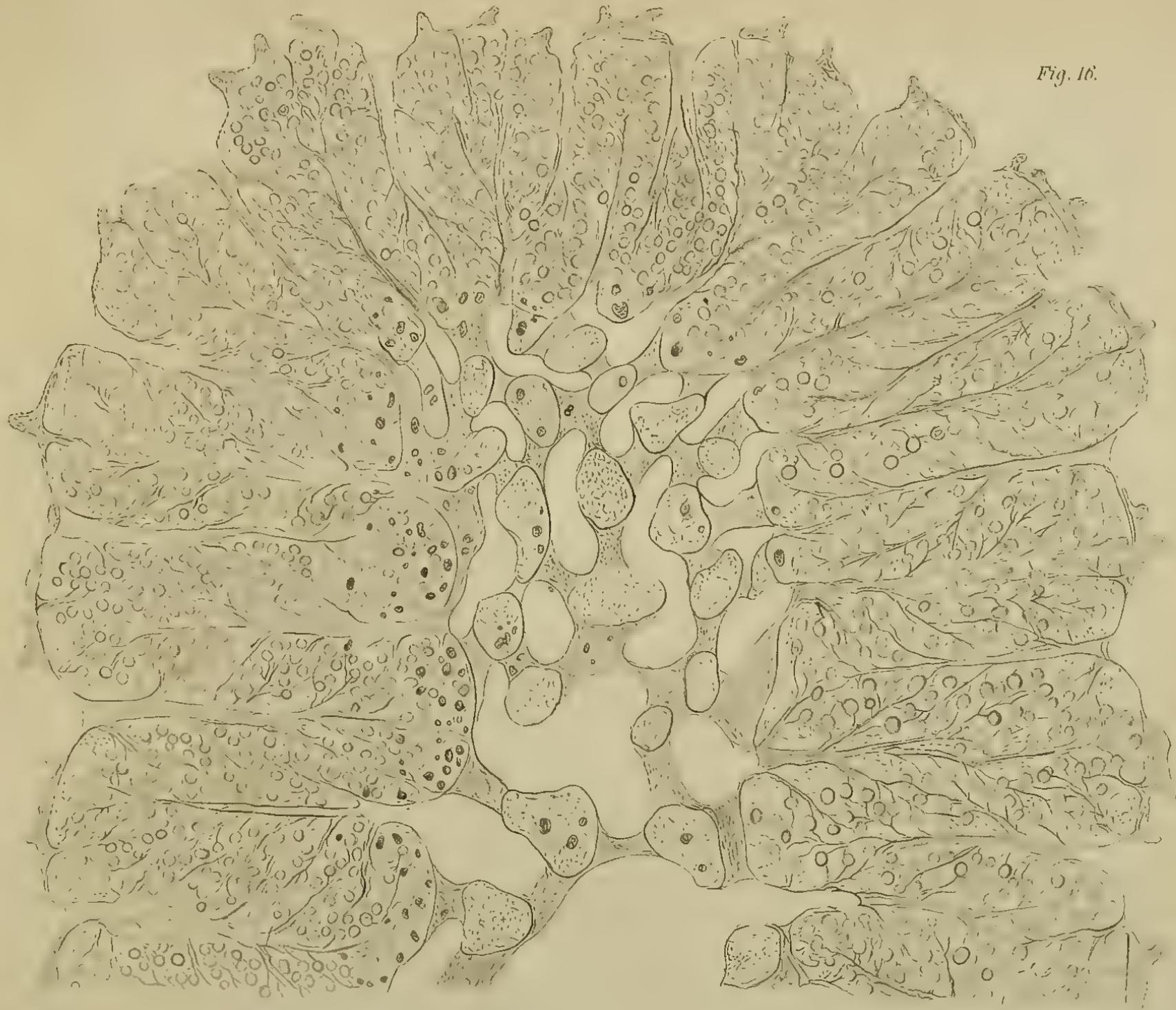


Fig. 16.

Fig. 18.

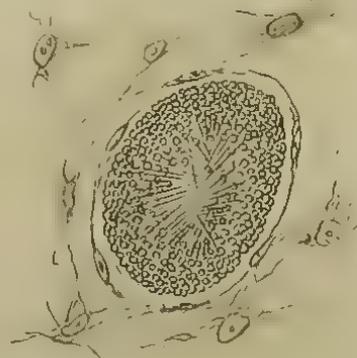


Fig. 19.



Fig. 17.

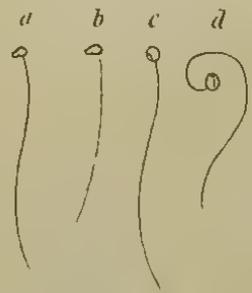


Fig. 20.



Fig. 21.

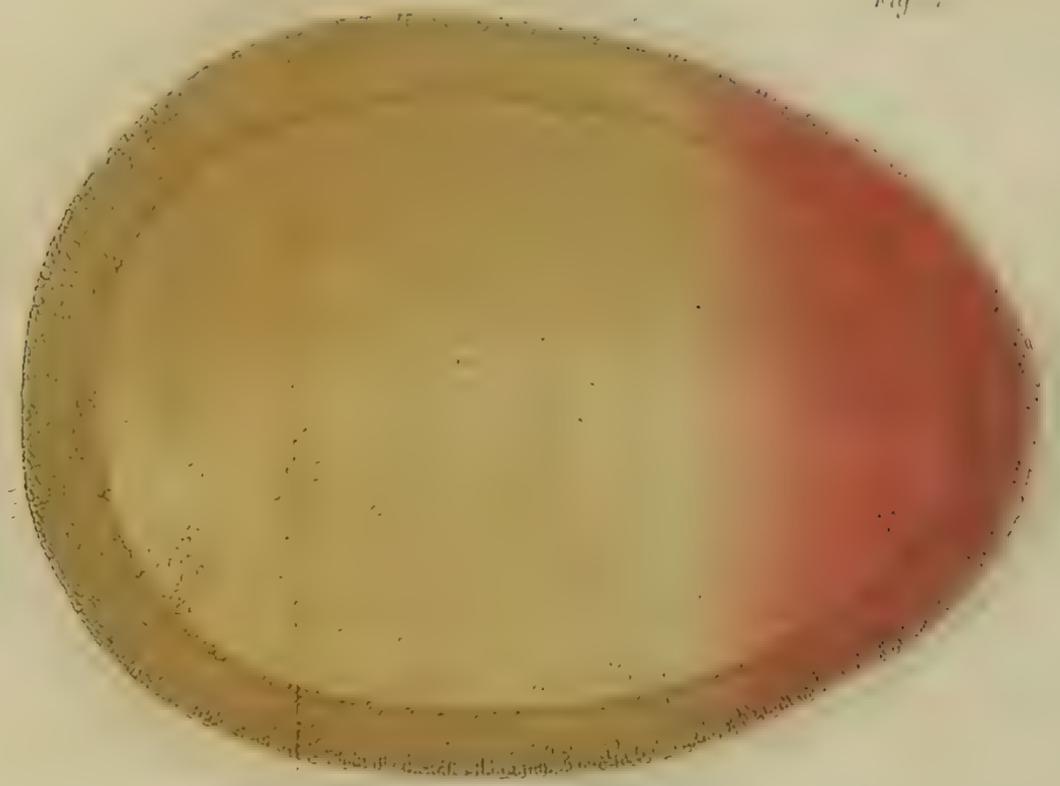


Fig. 23.

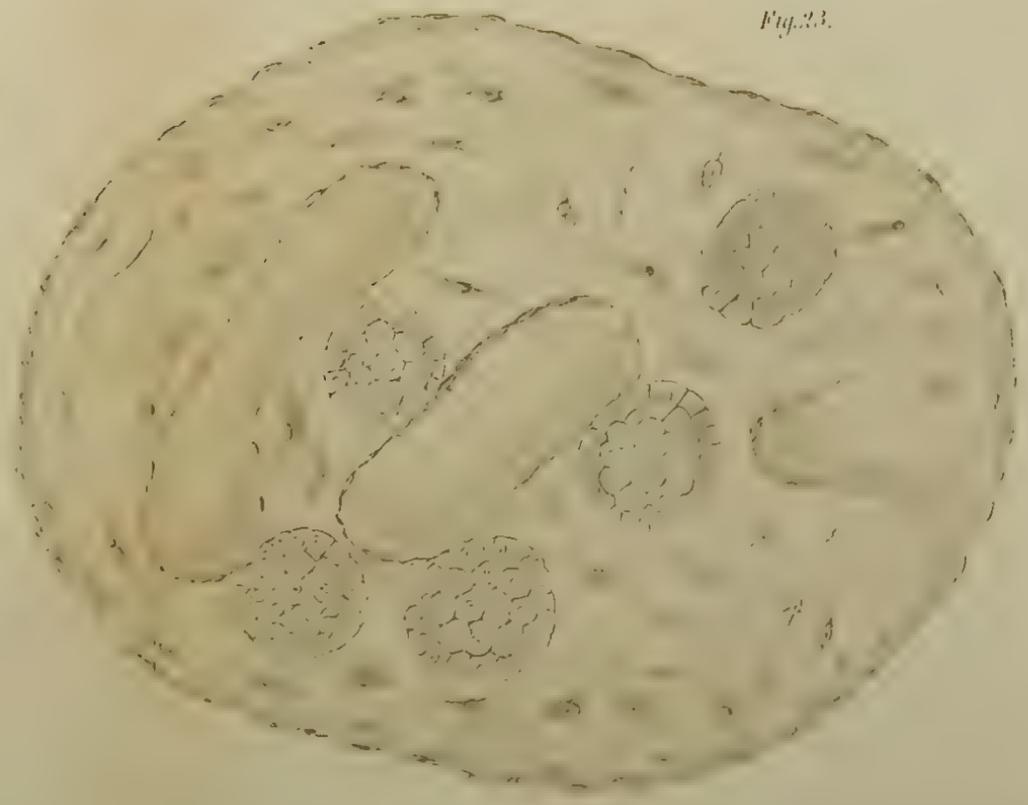


Fig. 22.

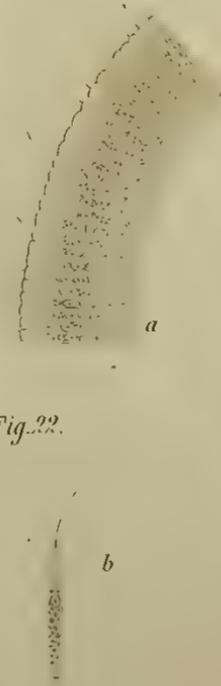


Fig. 26.



Fig. 27.

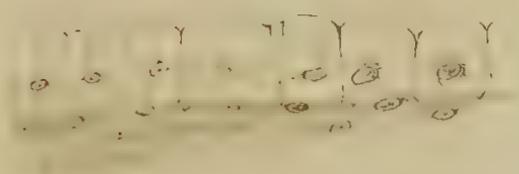


Fig. 28.



Fig. 29.

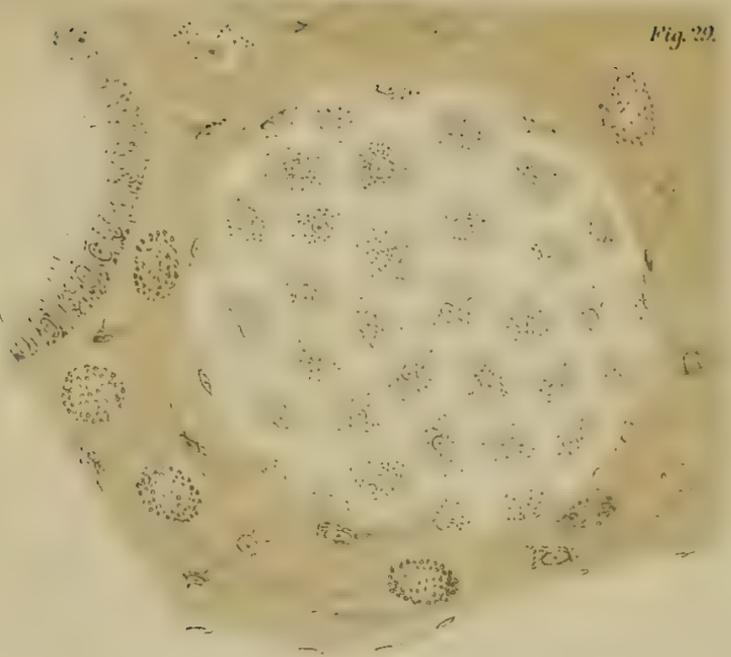


Fig. 30.

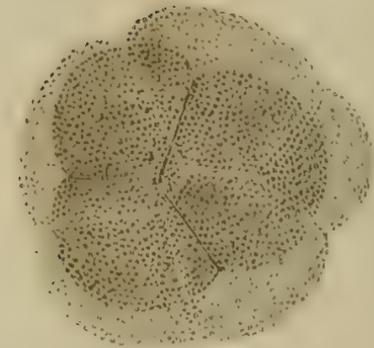


Fig. 31.



Fig. 32.

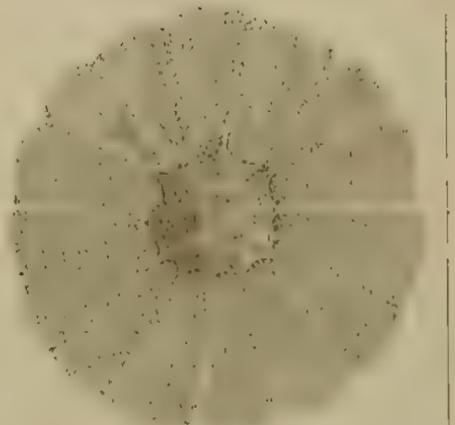


Fig. 33.

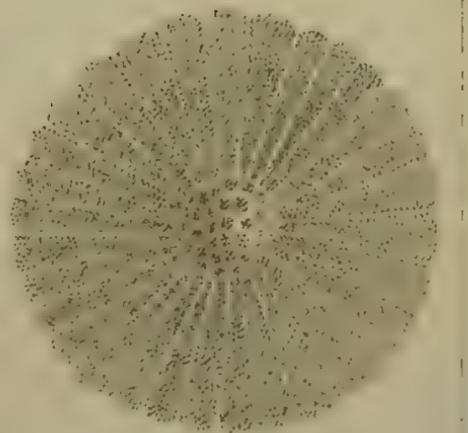
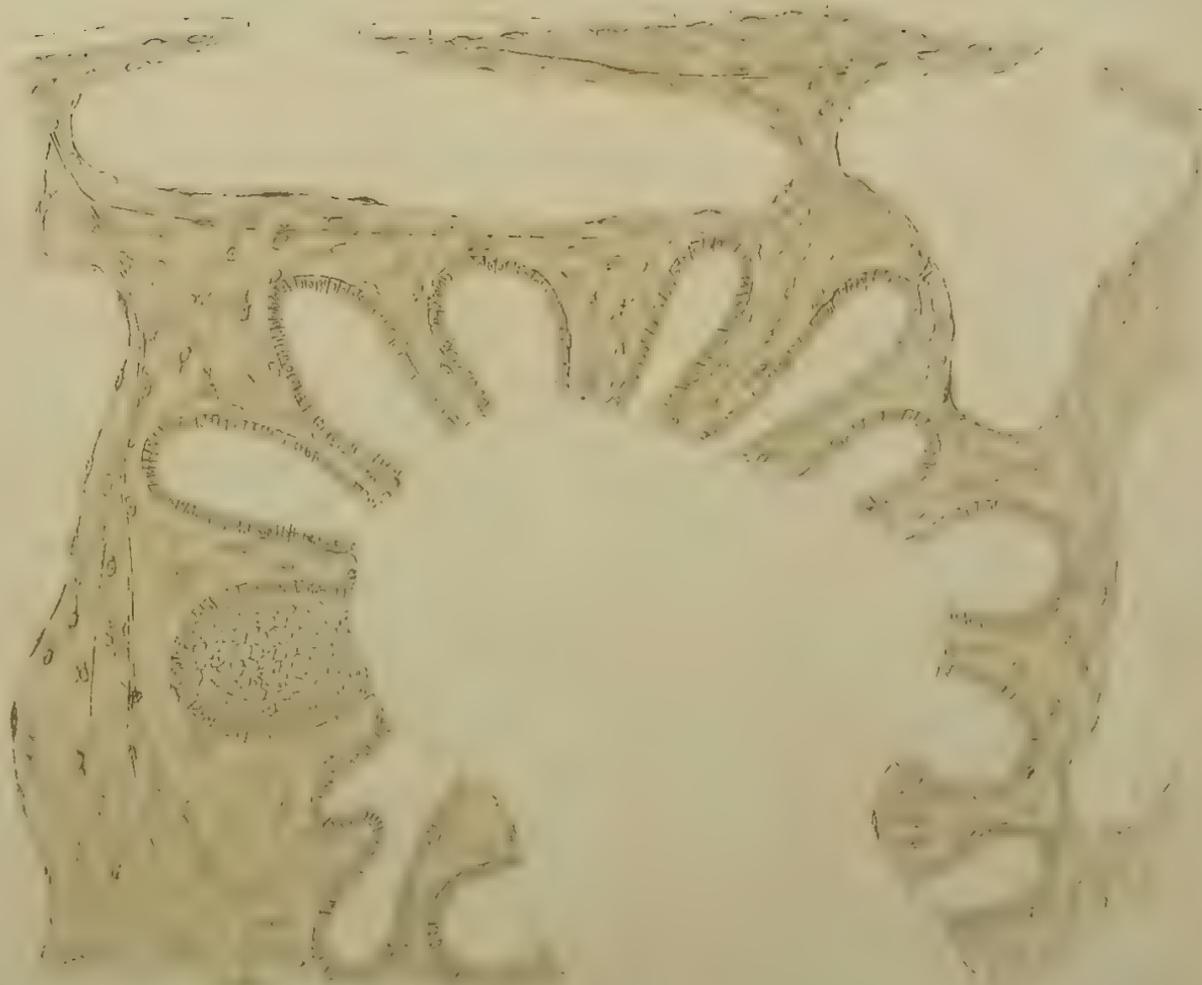
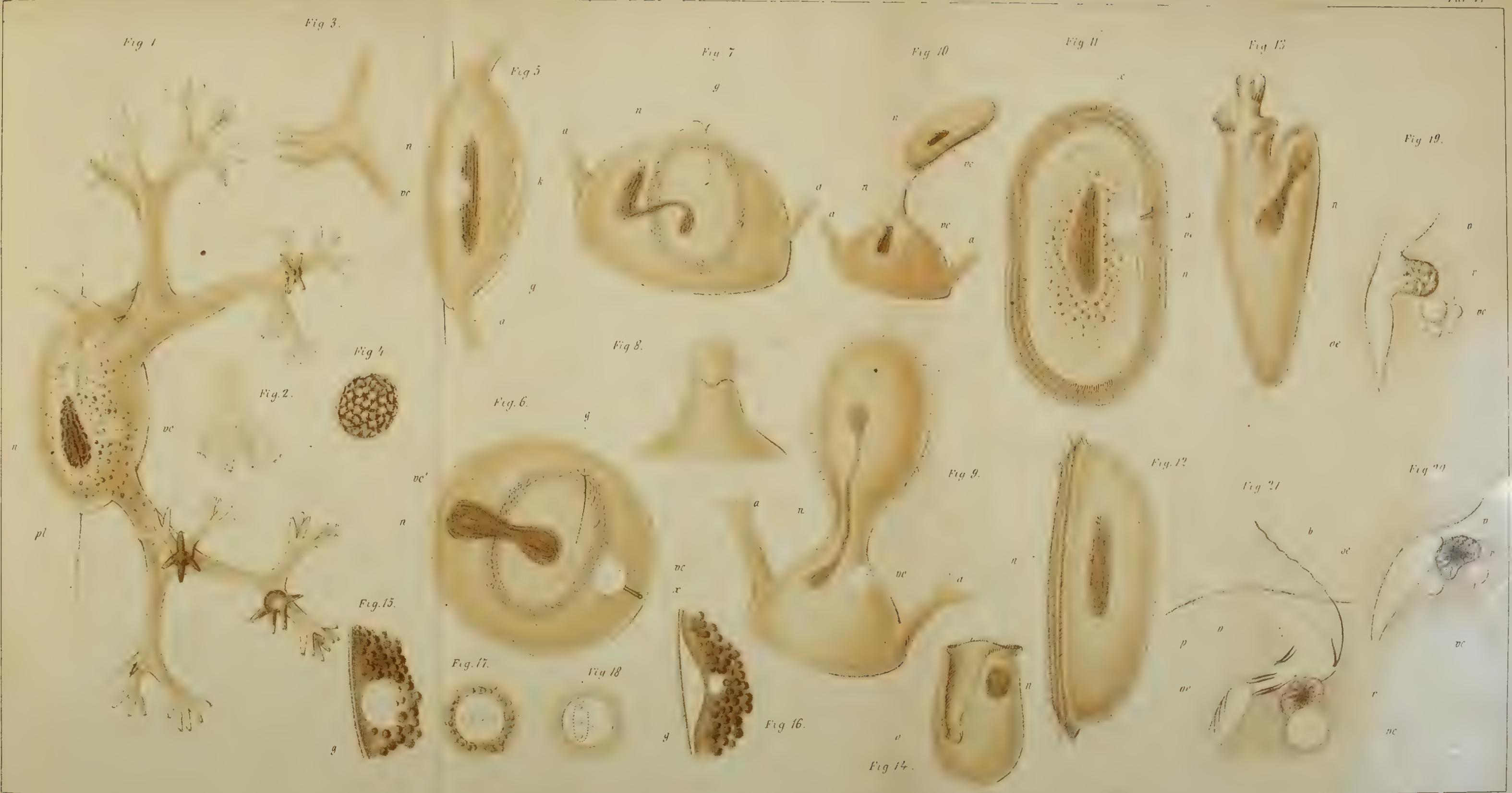


Fig. 24.



Fig. 25.





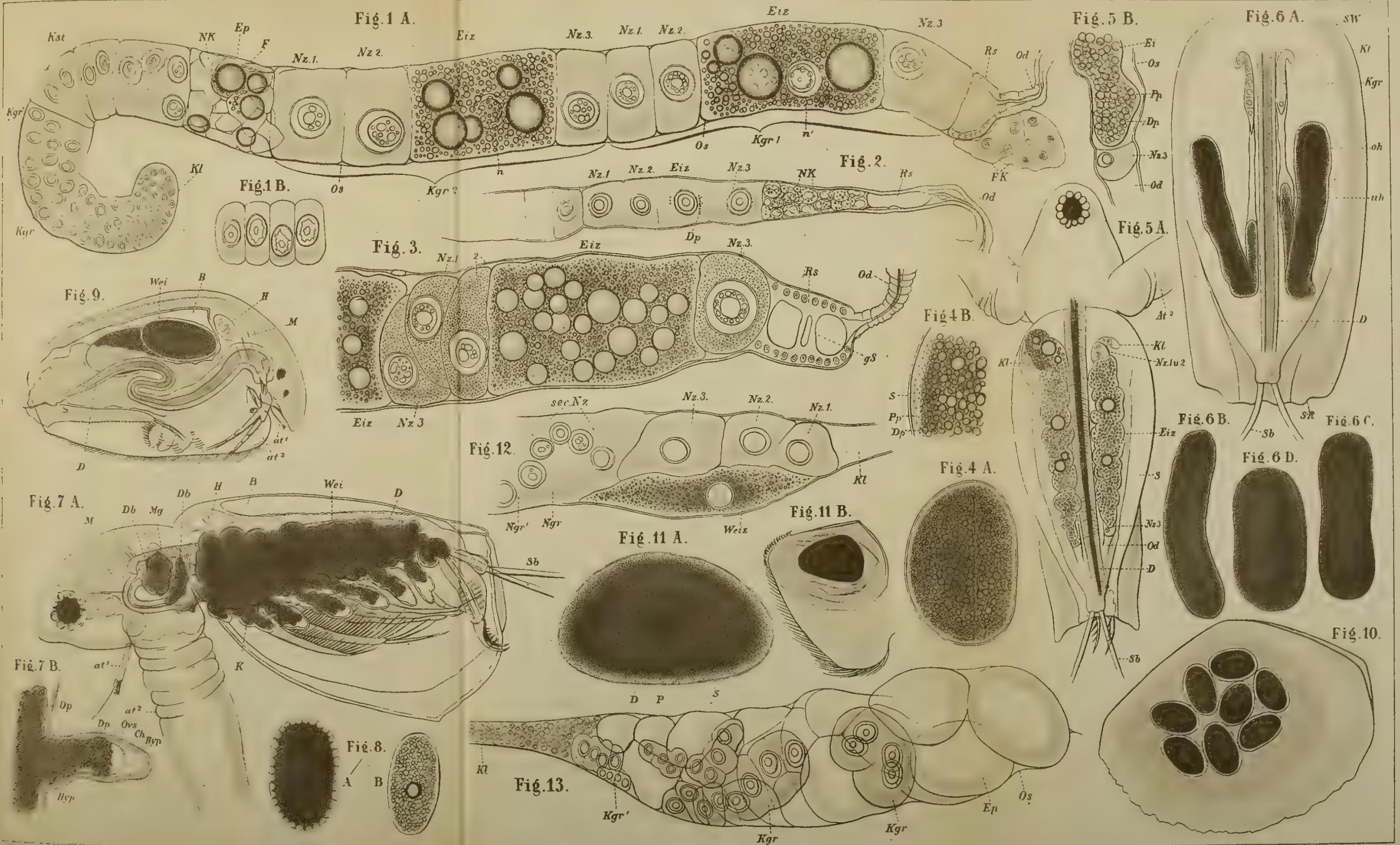


Fig. 1 A.

Fig. 5 B.

Fig. 6 A.

Fig. 1 B.

Fig. 2.

Fig. 5 A.

Fig. 3.

Fig. 4 B.

Fig. 9.

Fig. 12.

Fig. 4 A.

Fig. 6 B.

Fig. 6 D.

Fig. 6 C.

Fig. 7 A.

Fig. 11 B.

Fig. 11 A.

Fig. 10.

Fig. 7 B.

Fig. 8.

Fig. 13.

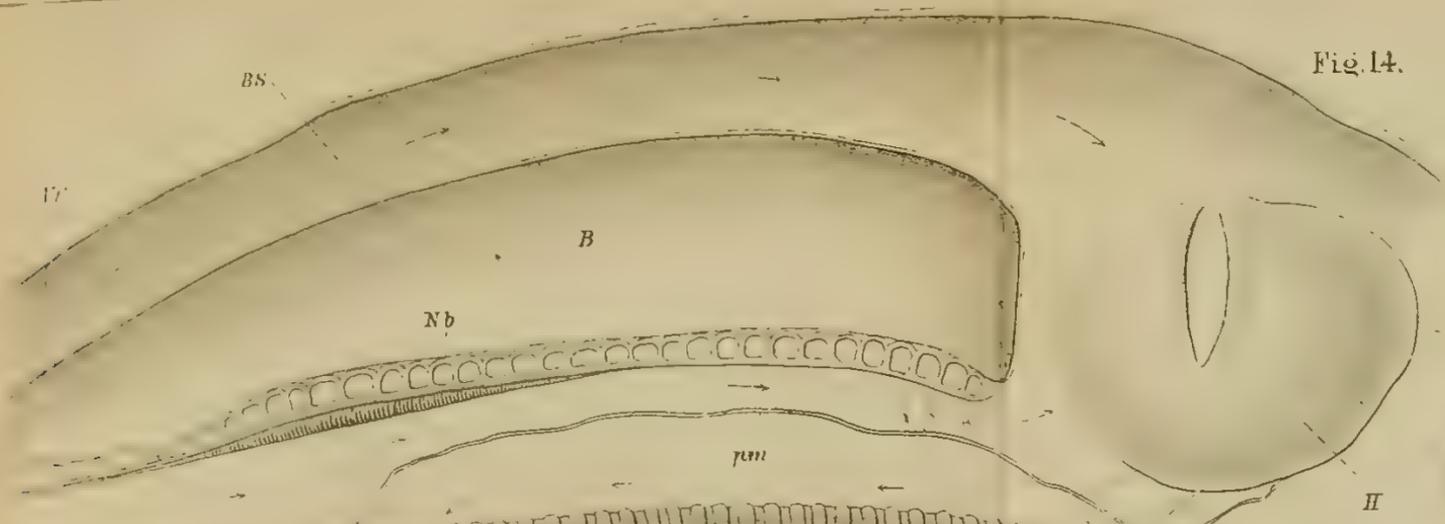


Fig. 14.

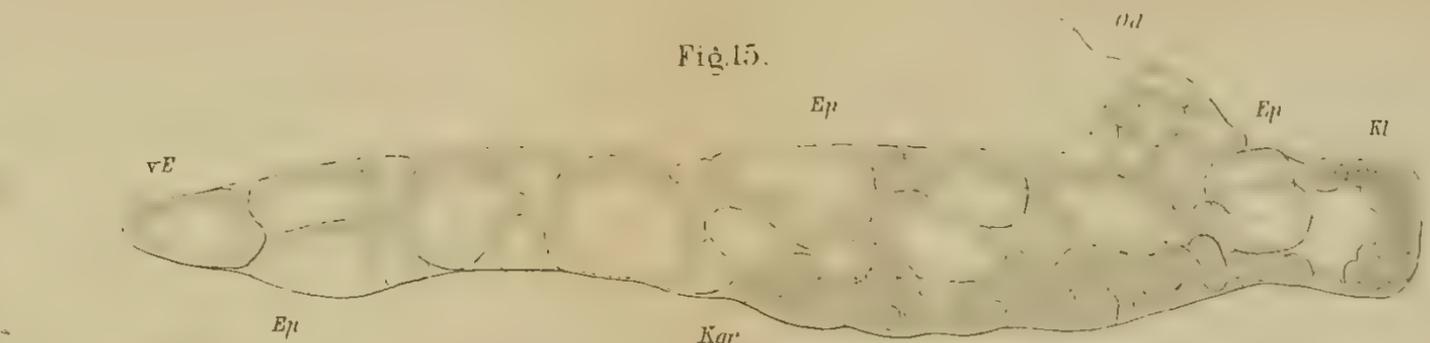


Fig. 15.

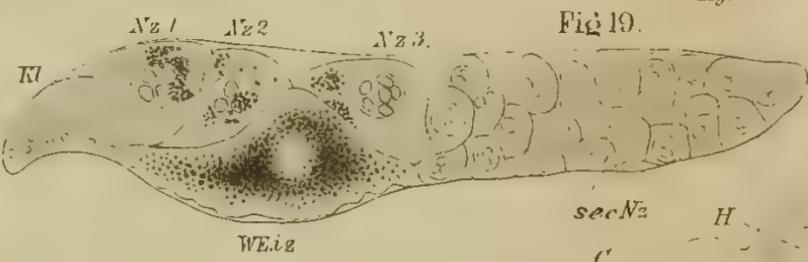


Fig. 19.

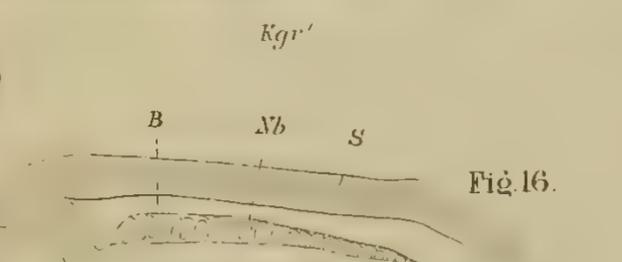


Fig. 16.

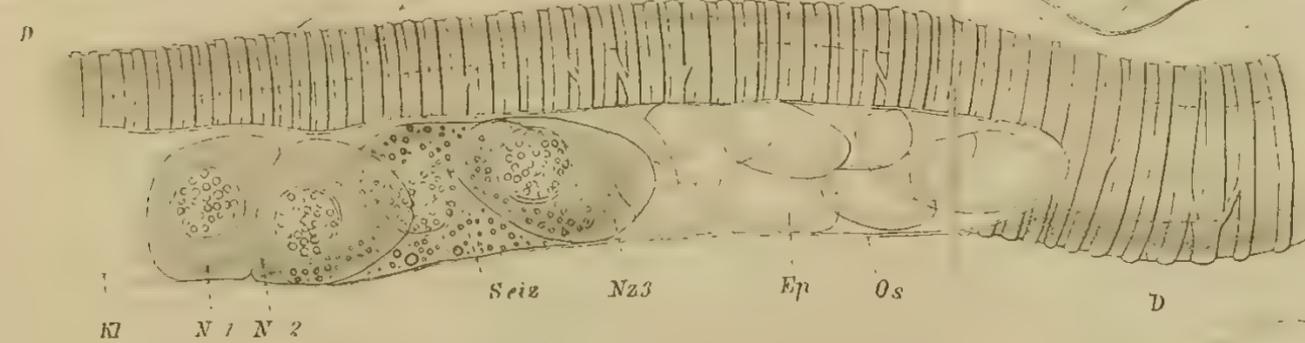


Fig. 18.

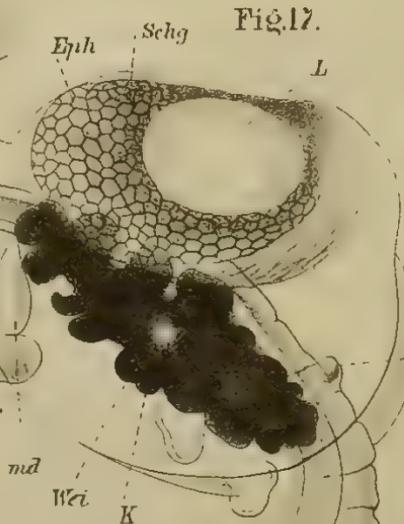


Fig. 17.

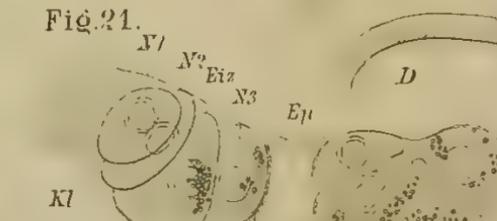


Fig. 21.



Fig. 22.

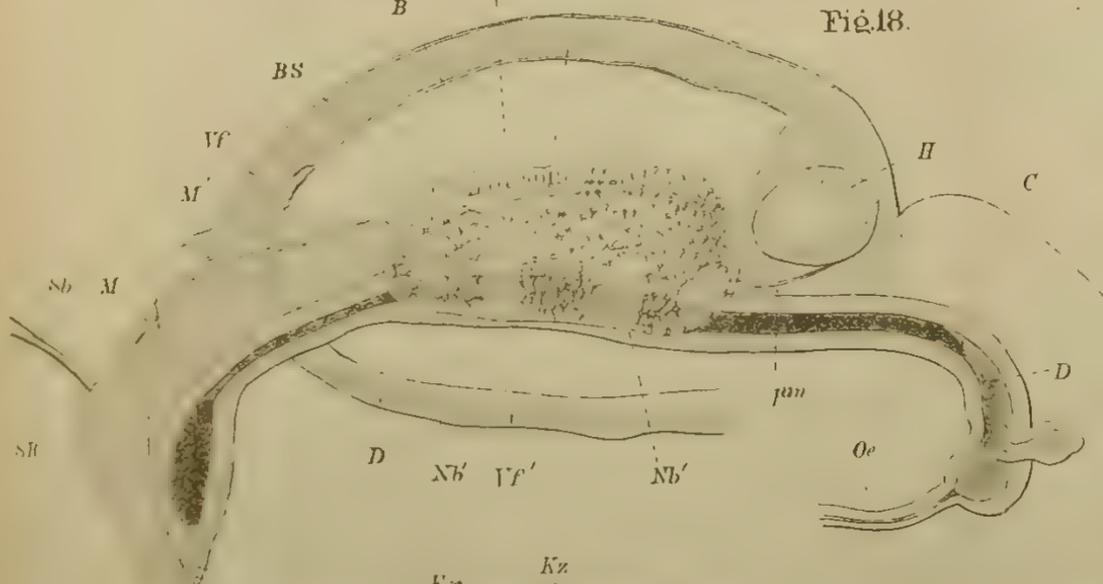


Fig. 20.

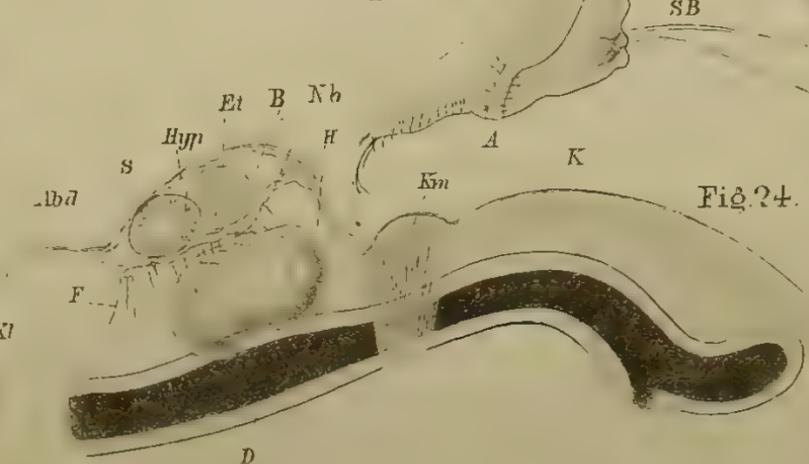
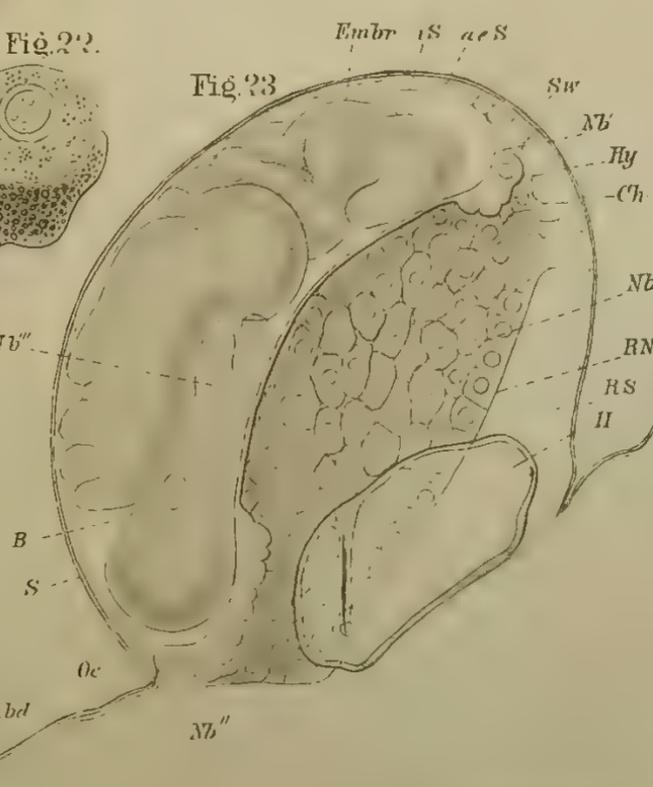
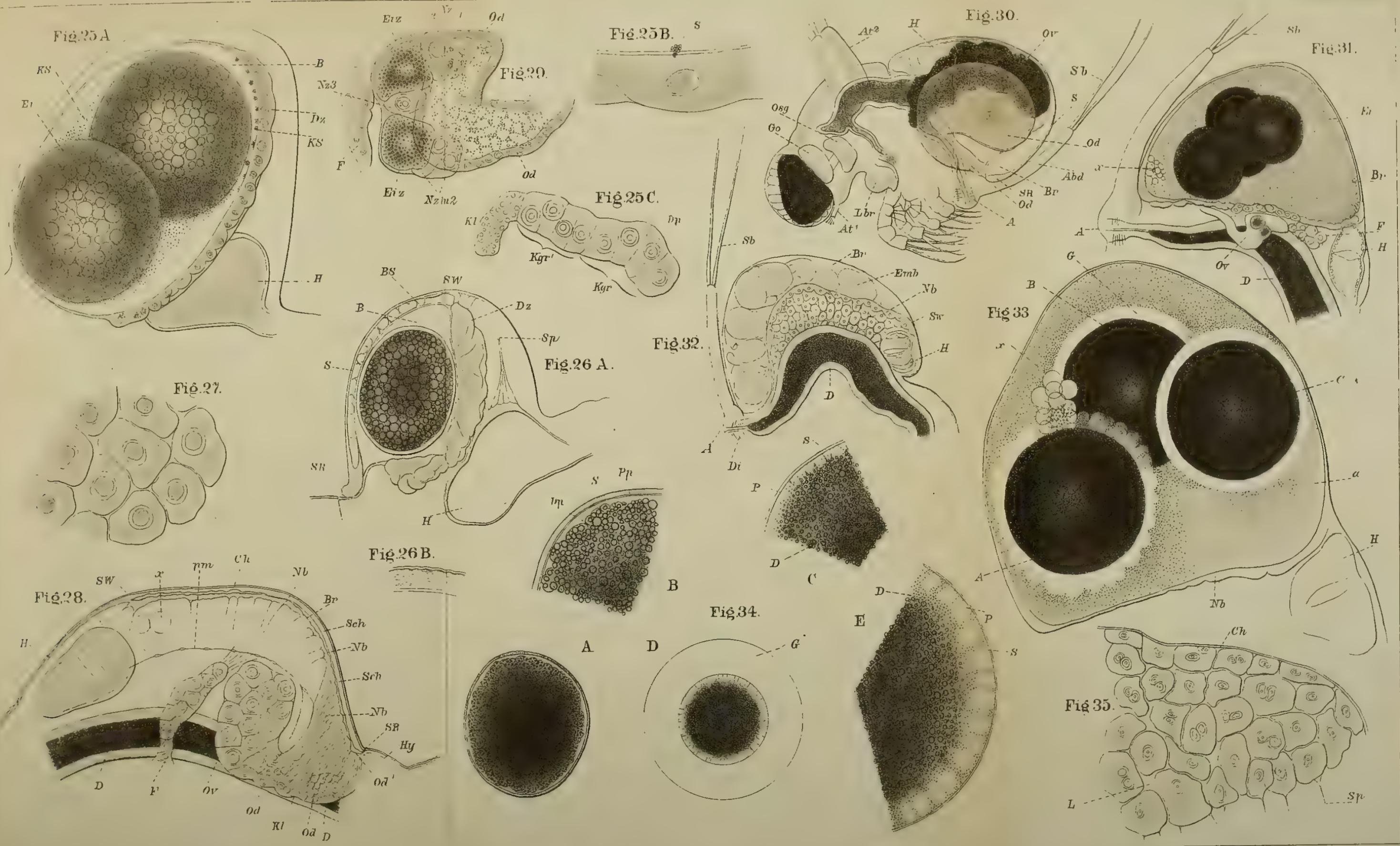


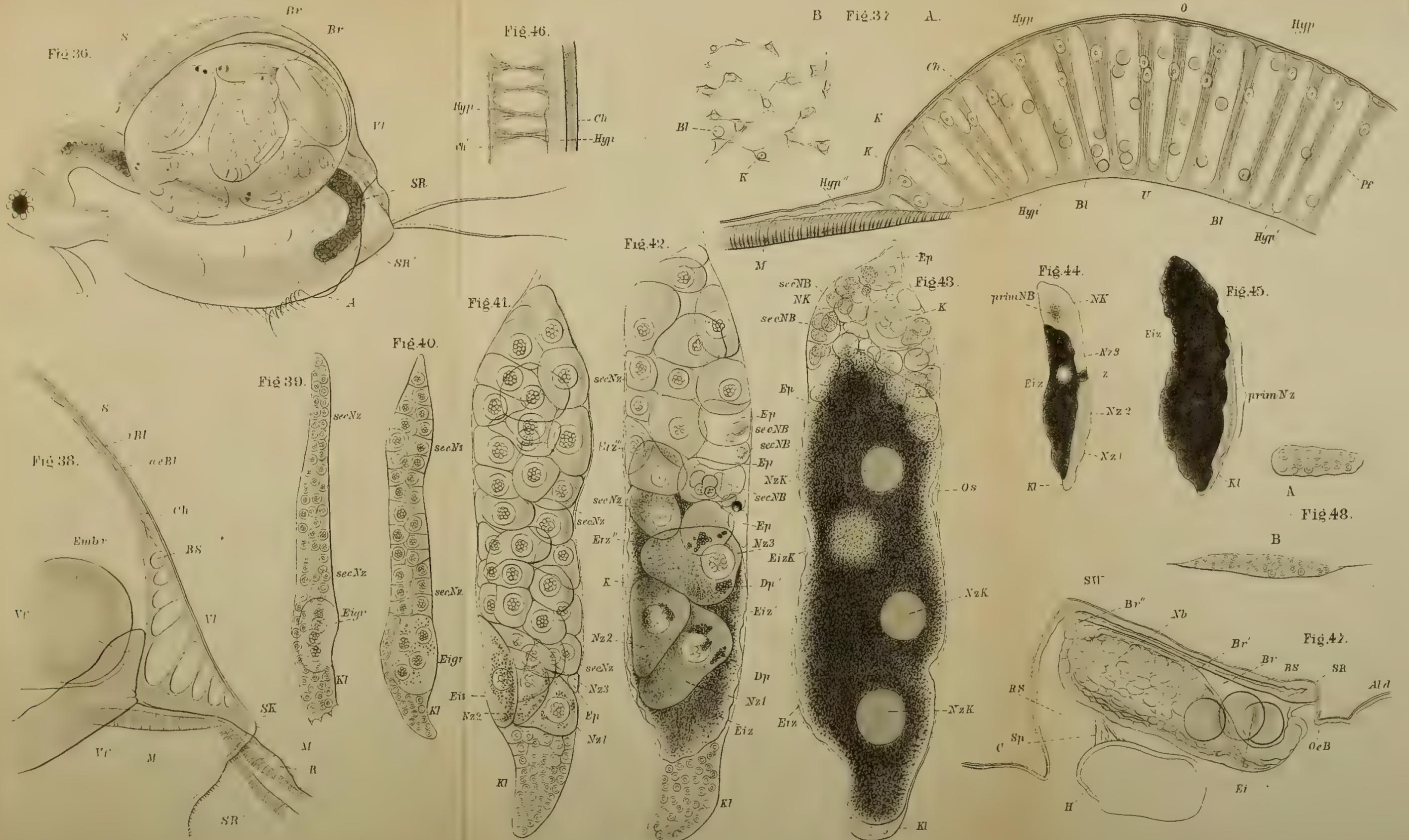
Fig. 24.

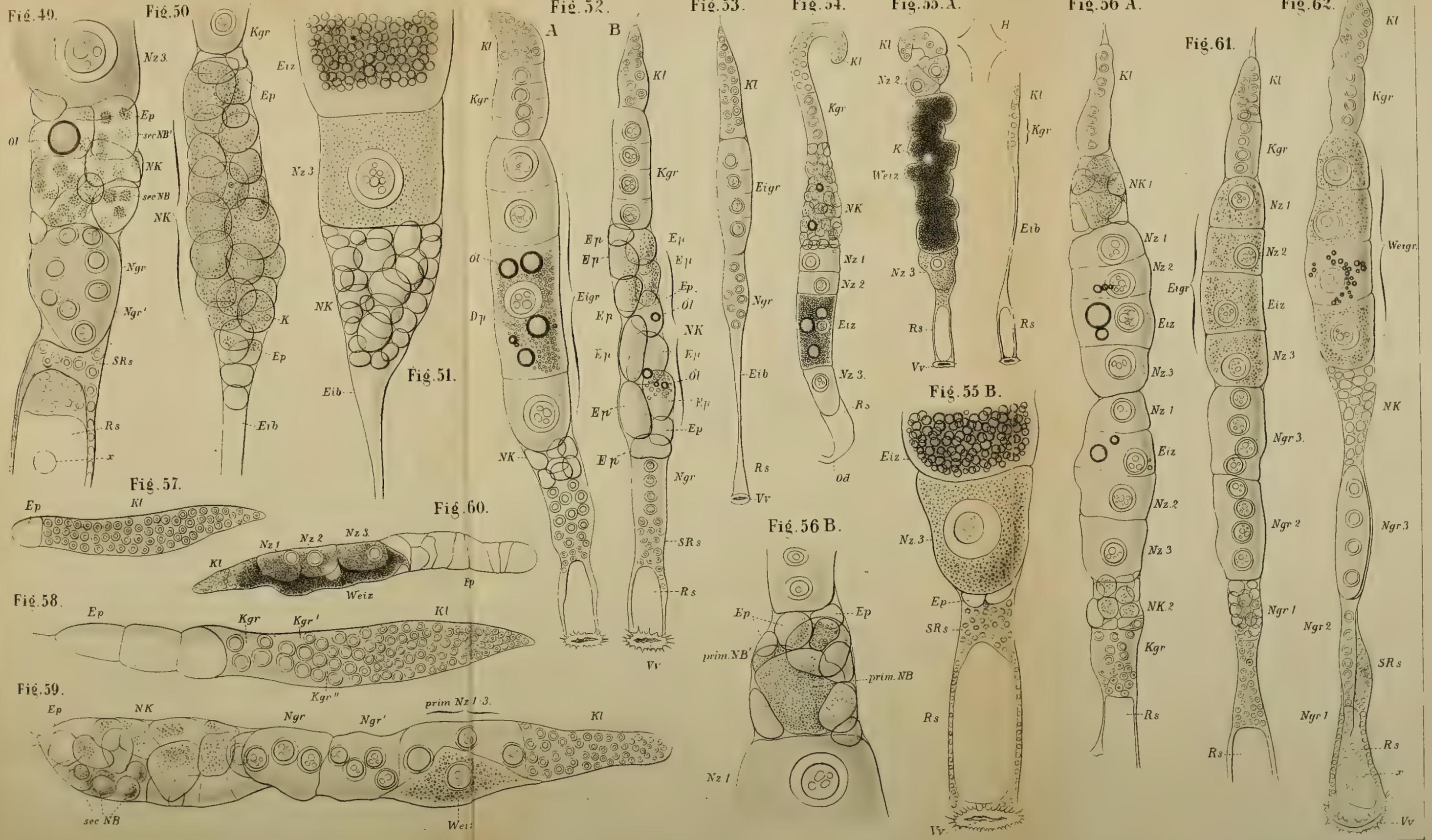


Fig. 23.









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 Schmuckes 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 auftraten, die Feststellung derselben als Resultat geschlechtlicher Wettbewerhung 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 Farbenleckes zu Stande wie beim Roth und Blau, die beim jungen Thier noch kleine Zelle wächst, indem sie dendritische Ausläufer um die Stützfasersätze herumschicht, 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. LEVIG 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 Ansatzpunkt 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 »bisweilene« 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* Schödl. es heisst: »Animal colore coeruleo, rosaceo, luteo insignis«. 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 SCHÖLLER'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 LIÉVIN¹⁾ 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. 42.

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 Alpees 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 Sümpfen 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 *Sida 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 eingermassen 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 unverständlich 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 trächtig 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 *Euryceres 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 ausgetreten 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. Naturzucht 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 beinah ebenso bunt sind als die späteren, weniger weit bei *Bythotrephes* und *Sida*, deren Frühjahrsgenerationen 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 irrthümlich 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 *Bythotrephes* 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*, *Polyphebus* und *Bythotrephes* 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 allmählig 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 allmählig 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. 308, sowie meine »Studien zur Descendenztheorie« II, Leipzig 1876, p. 43.

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 allmälige 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. Erwarten, 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 zurückrücken 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 Geschlechtscharacteren 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. 489 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 34 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 welchem³⁾ 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 4. 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 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 4. 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 42 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 44,1% Männchen, nämlich 2 Männchen auf 46 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 Calcul 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 425 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 alternirende 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 Uebersahl 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 66% der Gesamtzahl. Unter 25 gemusterten Männchen waren dagegen nur 6 schwächer gefärbt, und 19 mit ausnehmend brillanter Färbung; die brillanten machten also hier 76% 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 allmälige 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 alten 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 Geschlechtscharacterere 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-

1) 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 Süswasser-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 Sexualcharacteren 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. *lb* 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 *Polypheus Oculus* in vollem Hochzeitskleid, im Brutraum sechs Wintereier (*Wei*). Die meisten Buchstaben wie bei Fig. 1. *A* After, *Pa**bd* 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 Stützfasern 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-

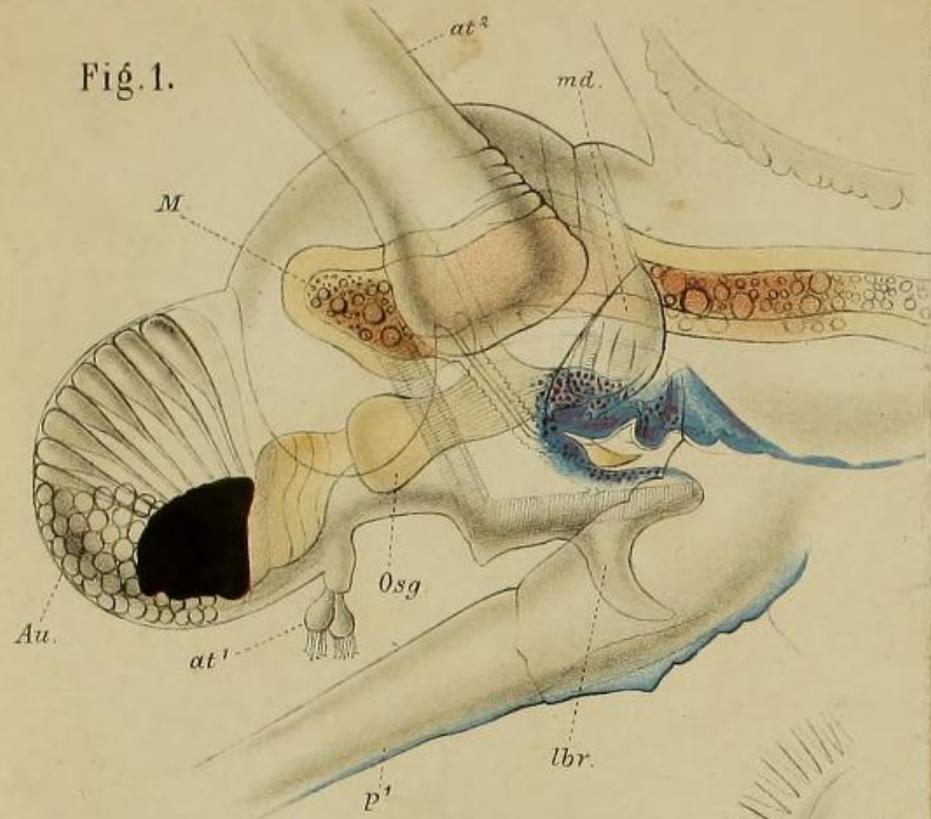
gesteilt. Die kleinen hellen Fleckchen in der Pigmentmasse bezeichnen die Durchtrittsstellen der Stützfasern der Schale. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{\text{VII}}$ (300).

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 Alpee. Die Verastelungen der Zelle beweisen, dass dieselbe nicht in der Hypodermis lag, sondern unter ihr. Vergrößerung: HARTNACK $\frac{3}{\text{VI}}$ (300).

Fig. 1.



3 A.

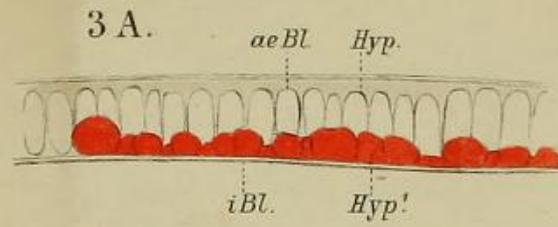


Fig. 2.

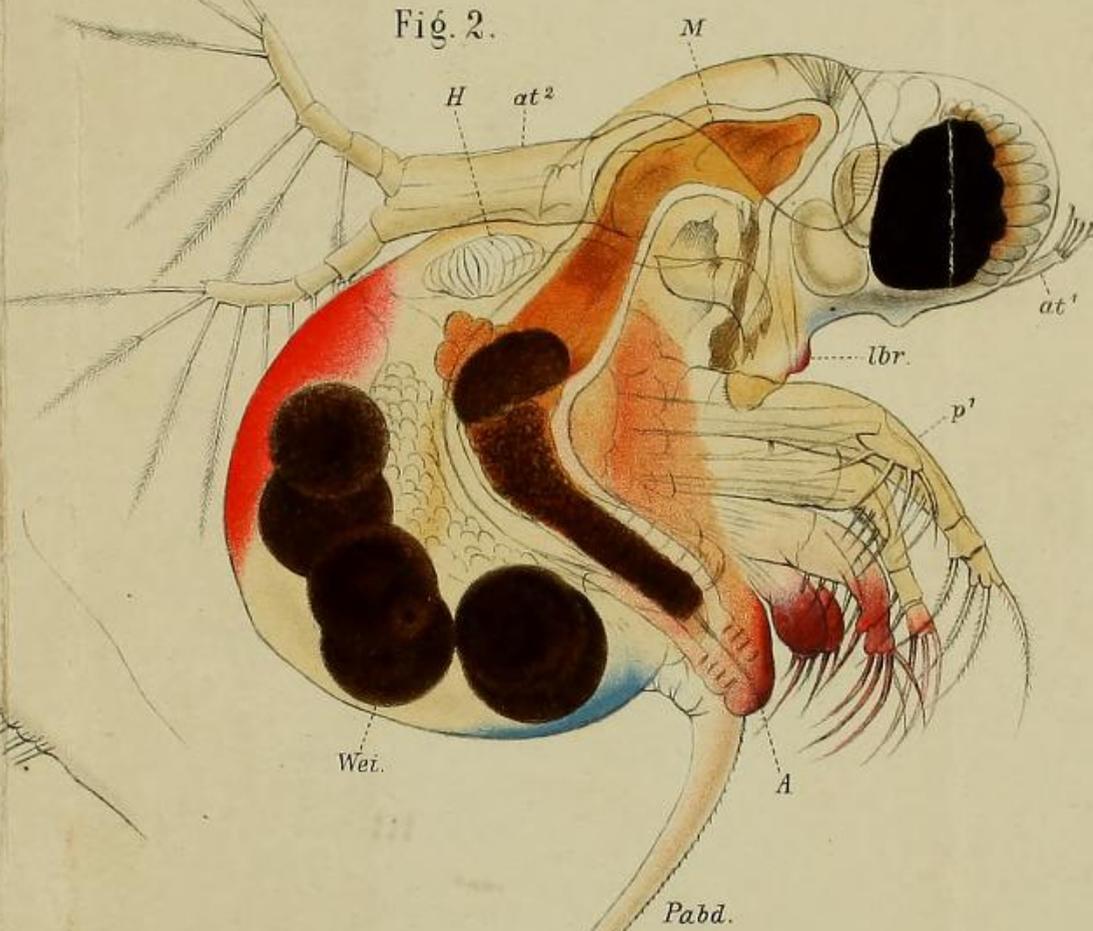
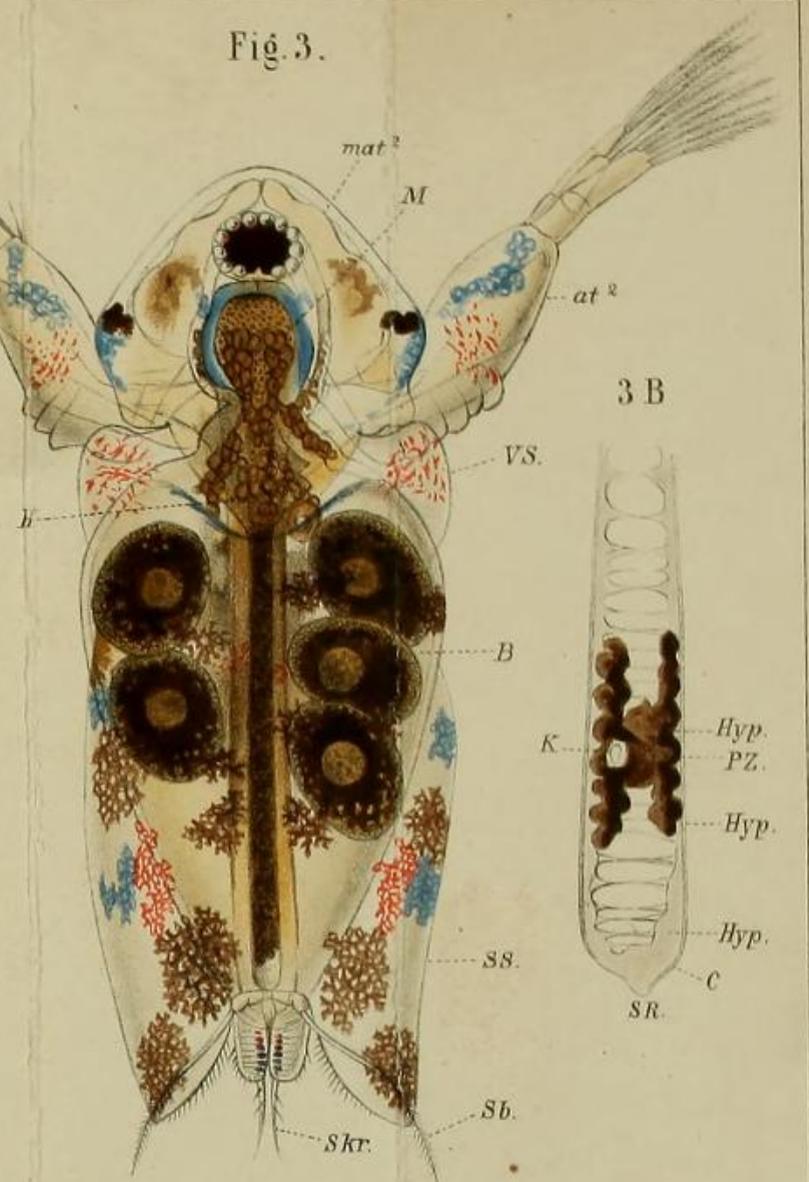


Fig. 3.



3 B

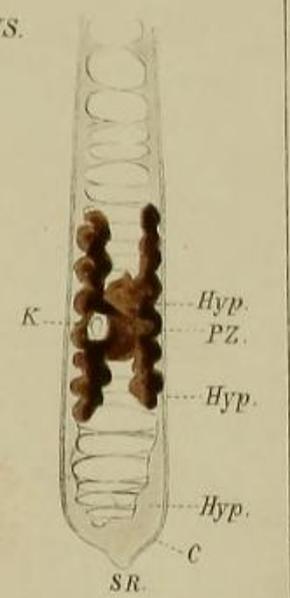
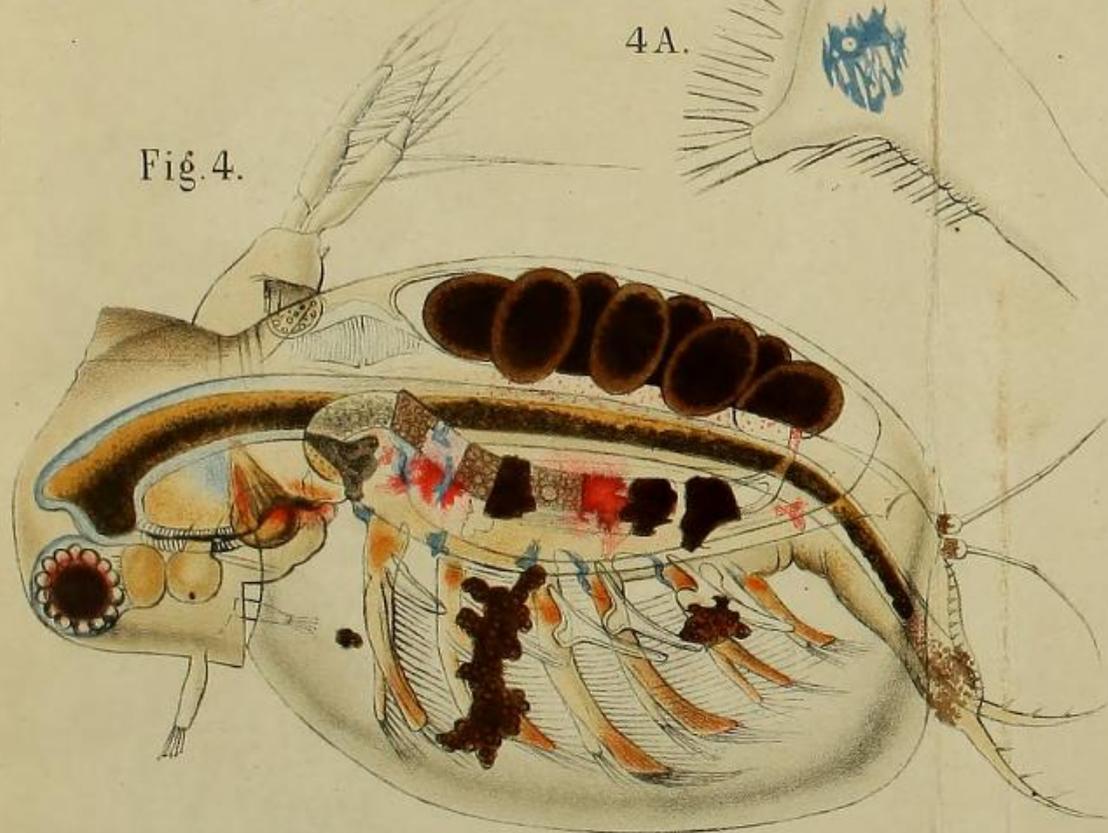
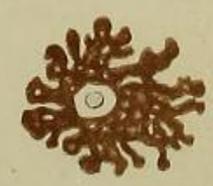


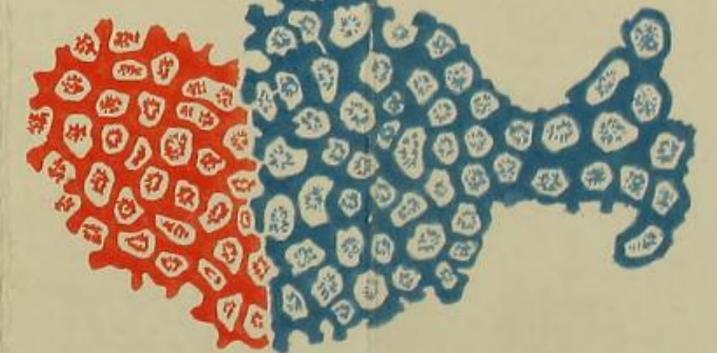
Fig. 4.



3 C.



3 D.



Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden.

Von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg im Breisgau.

Abhandlung VI und VII.

Mit Tafel VIII—XIII.

VI.

Samen und Begattung der Daphnoiden.

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

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

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

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

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

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

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

I. Samen und Begattung bei den Sidinen.

4. Die Gattung *Daphnella* Baird.

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

Die Samenelemente bestehen aus rundlichen oder ovalen Zellen von

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

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

Daphnella besitzt ein Begattungsorgan und zwar im Verhältniss zum Körper jedenfalls das grösste von allen Daphnoiden (Fig. 7 u. 8). Schon der Entdecker des Thierchens, LIÉVIN, hat die »stiefelförmigen Anhänge« des Männchens gesehen und richtig gedeutet¹⁾. Seine Abbildung des sehr eigenthümlichen Organs ist allerdings ungenügend. Es sind ganz helle, dünnwandige Schläuche, von bedeutender Dicke und an Länge die Schwanzkrallen überragend. Sie entspringen nicht genau von der Stelle, an welcher bei Sida die Geschlechtsöffnung liegt, d. h. am Bauch an der Grenze zwischen Abdomen und Postabdomen, sondern etwas mehr an der Seite des Thieres.

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

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

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

Dass nun wirklich die Begattung durch die Oeffnung des Eileiters geschieht, dass diese demnach als weibliche Geschlechtsöffnung zu bezeichnen ist, dass ferner beide Penis gleichzeitig wirken, das beweist Figur 13, welche die beiden Oviducte eines Weibchens darstellt, welches je ein reifes Winterei in jedem Eierstock enthielt¹⁾. Ich habe schon früher den Theil *Rs* als Receptaculum seminis gedeutet. In diesem Falle liegt nun in jedem Receptaculum eine unzweifelhafte Samenzelle, in welcher durch Essigsäure auch der vorher unsichtbare Kern deutlich gemacht wurde. Die rechtwinklige Biegung, welche der Eileiter macht, wenn er vom Receptaculum zur Vulva emporsteigt, konnte in dieser Dorsalansicht nicht wiedergegeben werden.

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

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

Wenn LIÉVIN und Andere das Vorhandensein besonderer Copula-

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

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

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

2. Die Gattung *Latona* Straus.

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

Auch *Latona* besitzt zwei Copulationsorgane, die an derselben Stelle entspringen, wie bei *Daphnella*, d. h. an der Seite des Abdomen; G. O. SARS hat sie zuerst abgebildet¹⁾. In Bezug auf ihre Länge stimmen sie ganz mit *Daphnella*, d. h. sie überragen die Spitze der Schwanzklauen um ein Geringes, in Bezug auf ihre Gestalt aber weichen sie bedeutend ab, denn sie sind walzig, nahe der Wurzel am dicksten, gegen das Ende hin verjüngt und dort schräg abgestutzt, ohne breite Saugfläche. Sie bilden zusammen etwa die Gestalt einer Leyer (von oben gesehen), da sie geschweift verlaufen und mit den Spitzen gegeneinander geneigt sind.

Das Alles lässt auf einen etwas verschiedenen Modus der Begattung

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

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

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

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

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

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

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

3. Die Gattung *Sida* Straus.

Die Samenelemente von *Sida* sind ganz eigenthümlicher Art, wie sie sonst bei keiner Daphnoide wieder vorkommen. Es sind grosse, langgestreckte, blattförmige Zellen, deren etwas zerfaserte Enden wie gefranst aussehen, während in ihrer Längsmittle der eigentliche Zellkörper liegt als eine rundliche mit wenigen groben, stark lichtbrechenden Körnchen durchsetzte Protoplasmaanhäufung, in deren Centrum der Kern liegt (Fig. 5 *a, b, c*). Die Länge dieser Zellen beträgt 0,44 bis 0,2 mm, die Breite etwa 0,025 mm, der Kern misst 0,04 mm.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Dass auch hier ein *Receptaculum seminis* vorhanden ist, ganz ebenso wie bei *Daphnella* und *Latona* zwischen Eierstock und Eileiter eingeschoben, habe ich schon früher angegeben und auch abgebildet¹⁾. Nicht selten fand ich im Spätherbst dieses *Receptaculum* mit einer hyalinen, weichen protoplasmatischen Masse gefüllt, welche sich freilich nicht mit Bestimmtheit als aus Samenzellen bestehend erkennen liess, da die Streifung fehlte, und auch Kerne nicht sichtbar zu machen waren, welche ich aber jetzt nach dem ganz bestimmten Nachweise von Samenzellen im *Receptaculum* von *Daphnella* nicht anstehe, für Samenzellen zu erklären.

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

Das Männchen besitzt an der Spitze seines ersten, sehr langen Fusspaares einen kurzen krummen Haken nebst Widerlager²⁾. Mit diesem klammert es sich an den untern Rand der Schale des Weibchens und wird nun bei starkem Abwärtsbeugen des weiblichen Rumpfes seine Geschlechtsöffnungen denen des Weibchens aufpassen können.

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

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

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

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

4. Die Gattung *Holopedium*.

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

Die Samenzellen sind möglicherweise von SARS¹⁾ beschrieben worden; leider ist mir der Text seiner Abhandlung — weil dänisch geschrieben — nicht zugänglich.

II. Samen und Begattung bei den Daphninae.

5. Die Gattung *Moina* Baird.

Ich stelle diese Gattung voran, weil ich mit LEYDIG und KURZ in ihren nächsten Anschluss der Daphninen an die Sidinen sehe. Dies bezieht sich nicht nur auf die Form und Grösse der Schale, die grössere Gleichförmigkeit der Füsse, sondern wie KURZ²⁾ sehr richtig hervorhebt, vor Allem auch auf »die Mündungsstelle der Samengänge, welche an *Sida* erinnert«. Dieselbe liegt als doppelte Oeffnung am Bauch, etwas weiter nach hinten, als bei *Sida*, aber doch noch an der Beugungsstelle zwischen Abdomen und Postabdomen. Vorher bildet das schlauchförmige Vas deferens eine Art von Samenblase, in der der reife Samen sich ansammelt und von welchem dann ein je nach dem Füllungszustande dieser Samenblase verschwindend kurzer oder längerer Gang zu der weiter nach vorn gelegenen Mündungsstelle hinführt³⁾.

1) Norges Ferskvandskrebssdyr. Christiania 1865.

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

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

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

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

Die Samenelemente von *Moina rectirostris* sind schon von LEYDIG beschrieben worden. Es sind sogenannte »Strahlzellen«, d. h. grosse, kugelige, gekernte Zellen mit sonnenartig ausstrahlenden, feinen, unbeweglichen Fäden. Ueber die Entwicklung derselben habe ich früher schon einige Angaben gemacht¹⁾. »Sie bilden sich nur in der Spitze des Hodens, woselbst auch LEYDIG ein in Wucherung befindliches Zellenlager erkannt und abgebildet hat²⁾, und zwar von der Wandung aus. Einzelne der Wandungszellen schwellen an, ihr Kern vergrössert sich bedeutend, die Zelle tritt immer stärker in das Lumen vor, wird kugelig und muss sich wohl zuletzt ganz loslösen, wie daraus geschlossen werden darf, dass man ganz ebensolche kugelige, klare Zellen in unmittelbarer Nähe der Wandungszellen frei in der Flüssigkeit des Hodens flottiren sieht. Diese Zellen werden aber nicht direct zu Samenzellen, sondern bringen dieselben nur hervor; sie sind Spermatoblasten, in deren Innerm die Samenzellen entstehen. Man beobachtet nämlich Kugelzellen, welche in ihrem wasserklaren Inhalte zwei, auch drei kleine, granulirte Kugeln enthalten, welche genau das Aussehen und die Grösse der Samenzellen besitzen, aber noch ohne Strahlen sind. Ein Kern konnte zwar jetzt noch nicht an ihnen beobachtet werden, wohl aber später, wenn dieselben frei geworden waren. Dass dies durch Platzen oder Schwund der Mutterzelle geschieht, ist nur Vermuthung, doch kann es kaum anders sein, da man dieselben körnigen Kugeln einzeln, oder in kleinen Haufen beisammen auch frei im Hoden vorfindet«. — — »Dass diese körnigen Zellen sich nun durch Ausstrecken von Protoplasmafortsätzen allmähig zu den fertigen Samenzellen umwandeln, unterliegt wohl keinem Zweifel, da die Zwischenformen zur Beobachtung kamen. Zellen mit fünf, sechs unregelmässig gestellten und ungleich langen Ausläufern kommen vor.«

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

1) An demselben Ort. p. 80.

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

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

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

Die Samenelemente von *Moina paradoxa* wurden an demselben Orte bereits beschrieben¹⁾. Es sind längliche, an beiden Enden zugespitzte, halbmondförmig gebogene Zellen (Fig. 22) von bedeutender Grösse (Länge etwa 0,05 mm, grösste Dicke etwa 0,04 mm), deren klarer, ovaler Kern nebst Kernkörperchen in der Mitte liegt. »Sehr deutlich lässt sich eine dünne, homogene, stark lichtbrechende Rindenschicht von einer wasserklaren, mit spärlichen feinen Körnchen durchsetzten Marksubstanz unterscheiden und der optische Querschnitt (Fig. 22 b) beweist, dass es sich hier nicht um platte Bänder handelt, denn derselbe ist kreisrund und zwar an jeder Stelle der Zelle.«

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

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

Ich wende mich jetzt zur Besprechung der Begattungsform.

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

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

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

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

Wenn man aber ein Weibchen mit Ephippium darauf ins Auge fasst (vergleiche z. B. Fig. 17 in Abhandlung II dieser Beiträge¹⁾), so erkennt man, dass nur ein sehr geringes Abwärtsbeugen des weiblichen Abdomens, also eine nur sehr geringe Oeffnung des Ephippialraums nöthig ist, um dem mit Heftigkeit ausgespritzten Samen Zugang zu verschaffen. Andreerseits ist nun aber im Ephippialraum kein reines Wasser enthalten, sondern eine, wenn auch schwache Proteinlösung, dem Daphnidenblute in ihrer Zusammensetzung vermuthlich nabestehend und in dieser müssen sich die Samenzellen jedenfalls längere Zeit hindurch unverändert erhalten.

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

Sicherer als auf derartigen Erwägungen würde man freilich auf der

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

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

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

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

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

Fall. Es können darüber mehrere Stunden vergehen. Am 30. November beobachtete ich ein Paar wiederholt in Begattungsstellung. Das Weibchen wurde hierauf isolirt; es trug im rechten Eierstock ein nahezu reifes Ei, im linken ein unreifes. Am folgenden Tag war ein Ei in die rechte Loge des Ephippium getreten, welches auch am 2. December noch kuglig blieb, nicht zerfiel, folglich befruchtet war¹⁾.

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

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

6. Die Gattung *Daphnia*.

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

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

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

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

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

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

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

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

Nun wäre gewiss das Aufsuchen der kleinen Eileiteröffnungen mit

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

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

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

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

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

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

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

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

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

7. Die Gattung *Ceriodaphnia* Dana.

Ueber die Samenkörper dieser Gattung liegt — soviel mir bekannt — nur die Aeusserung von LEYDIG vor, dass dieselben »äusserst klein und selbst bei ganz starker Vergrösserung kaum mehr als punktförmig« seien¹⁾.

Dies ist in Bezug auf *C. quadrangula* gesagt. Bei dieser Art finde ich sie stäbchenförmig und zwar bündelweise beisammenliegend; sie sind 0,01 mm lang und etwa 0,001 dick und die Bündel, deren jedes wahrscheinlich einer Bildungszelle entsprungen ist, liegen im Hodenlumen die Kreuz und Quer durcheinander, eingebettet in hyaline, zähe Schleimmasse (Fig. 11 A und B). Auf dem optischen Querschnitt sind die Stäbchen kreisrund, einen Kern konnte ich mit dem HARTNACK'schen System VIII (dem stärksten, welches mir damals augenblicklich zur Verfügung stand) nicht erkennen.

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

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

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

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

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

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

8. Die Gattung *Scapholeberis* Schödler.

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

den Eindruck von kleinen, rundlichen Körpern (Durchmesser 0,004 mm). Bei der schlechten Novemberbeleuchtung, bei welcher ich diese Art beobachtete, konnte ich einen Kern nicht nachweisen.

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

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

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

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

9. Die Gattung *Simocephalus* Schödler.

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

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

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

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

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

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

40. Die Gattung *Bosmina* Baird.

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

Leider hat die Seltenheit der Männchen auch nicht erlaubt, Begattungsversuche anzustellen, und ich vermag deshalb nicht, meine früher ausgesprochene Vermuthung¹⁾ durch Beobachtung zu bekräftigen, dass nämlich die männliche *Bosmina* ihre Antennen wie eine Gabel mit beweglichen Zinken zum Einfangen und Festhalten des Weibchens benutzt. Aller Wahrscheinlichkeit nach verhält es sich so, da diese hörnerartig gebogenen Organe nur beim Manne beweglich am Kopfe eingelenkt, beim Weibe aber demselben fest angewachsen sind.

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

44. Die Gattung *Pasithea* Liévin.

Die kleinen, unregelmässig rundlichen Samenzellen (Durchmesser etwa 0,005 mm) wurden kürzlich von GRUBER und mir beschrieben und abgebildet²⁾. Sie erscheinen, wenn sie in Masse den Hoden erfüllen, hell kastanienbraun, eine Färbung, die auf kleinen gelbbraunen Körnchen beruht, welche den Zellkern umgeben (Fig. 12 A und B).

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

Das ausserordentlich kurze und seltsam geformte Postabdomen ist

1) Diese »Beiträge«. Abhandlung V.

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

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

42. Die Gattung *Macrothrix* Baird.

Auch über diese Gattung kann ich nur Dürftiges mittheilen. Die Männchen sind bisher nur von GRUBER und mir beobachtet worden und ihre Seltenheit, sowie ihre Kleinheit (0,4 mm) und relative Undurchsichtigkeit erschwerte die Untersuchung sehr. Wir fanden¹⁾, dass »die Hoden auch hier die gewöhnliche Schlauchform haben und die bekannte Lage zu Seiten des Darmes. Wie bei *Moina*, so sieht man auch hier bei den fast ununterbrochen andauernden peristaltischen Bewegungen des Hodens die Samenmasse auf- und absteigen. Auch bei starker Vergrösserung erkennt man übrigens die Samenzellen selbst nicht, sondern nur ihre Kerne, welche als dunkle Körner erscheinen, die nicht unmittelbar aneinander stossen, also durch die vermuthlich äusserst helle Zellsubstanz auseinander gehalten werden. Die Samenelemente können danach weder Strahlzellen, wie bei *Moina rectirostris* und *brachiata*, noch Sichelzellen, wie bei *Moina paradoxa* sein, noch auch stäbchenförmige Körperchen, wie bei den *Daphnia*-arten, sondern sie müssen nahezu kugelige kleine Zellen mit hellem Protoplasma und kleinem dunkeln Kern sein, ähnlich den Samenelementen von *Pasithea*. Isolirung derselben gelang nicht.«

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

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

III. Samen und Begattung bei den Lynceiden.

43. Die Gattung *Eurycerus* Baird.

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

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

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

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

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

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

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

44. Die übrigen Lynceiden.

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

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

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

Ich selbst habe die Samenzellen von folgenden Arten beobachtet:

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

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

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

1) »Dodekas etc.« p. 67.

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

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

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

Eine directe Beobachtung der Begattung bei irgend einem Lynceiden liegt nicht vor. Kurz allein sah wenigstens die Vorbereitungen dazu und zwar bei *Chydorus sphaericus*. Er sagt darüber: »Die Begattung habe ich oft beobachtet. Sie findet statt an Weibchen, welche noch kein Ehippium¹⁾ haben, ja es sind manchmal im Brutraum noch Sommereier in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden. Das Männchen klammert sich mit den Haken in dem Schalenwinkel fest, welchen die beiden Hinterränder beim Weibchen bilden. Die beweglichen Haken klemmen den Schalenrand des Weibchens gegen die Widerlager so fest, dass sich das Männchen vom Weibchen fortschleppen lassen kann. Dabei überlässt sich das Männchen seinen gewöhnlichen vitalen Verrichtungen. Obzwar ich nun die conjugirten Thiere oft stundenlang unter dem Mikroskop hatte, so gelang es mir doch nie, den Moment der Begattung zu beobachten«²⁾.

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

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

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

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

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

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

Diese Ansicht lässt sich in folgender Weise erhärten.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

IV. Samen und Begattung bei den Polyphemiden.

45) Die Gattung *Bythotrephes* Leydig.

Die Samenzellen dieser Art sind schon von MÜLLER beschrieben worden, es sind sehr grosse (Durchmesser 0,44—0,43 mm) hüllenlose, sphäroide Zellen mit bläschenförmigem Kern und einem Kernkörperchen (Fig. 20 C). Der flaschen- oder birnförmige Hoden (Fig. 24, H) enthält nur eine geringe Zahl derselben, höchstens etwa zwanzig, oft aber nur sechs oder acht. Das Protoplasma der Samenzellen ist ungemein weich und schmiegsam; beim Durchgang durch den engen Canal des Penis

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

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

Durch geringen Druck des Deckgläschens kann man leicht eine Anzahl von Zellen zum Austreten bringen und man beobachtet dann jene, allerdings sehr seltsamen Bewegungserscheinungen, welche LEYDIG zuerst an Polyphemus gesehen und folgendermassen beschrieben hat¹⁾. »Es quellen die Samenelemente in Form einfacher, cylindrischer, feingranulärer Körper hervor, welche sich, von dem umgebenden Wasser berührt, rasch an beiden Polen ausziehen und damit spindelförmig werden.« — »Nun fangen die Enden an sich langsam zu bewegen und jedes Ende drillt sich in eine Anzahl feiner Fäden auf. Dann erfolgen amöbenartige Zusammenziehungen und Ausdehnungen des ganzen Zoosperms, die zuletzt damit aufhören, dass das Zoosperm zu einer Kugel sich umgestaltet hat, welche an mehreren Stellen Büschel zarter Strahlen abgiebt. Auf dieser Stufe angekommen, sind sie den Strahlencellen im Samen der Decapoden vergleichbar und bleiben auch wie jene vollkommen starr. Die amöbenartigen Bewegungen sind schon nach einigen Minuten erloschen.«

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

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

1) Naturgeschichte der Daphniden. p. 243.

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

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

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

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

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

Ich muss noch hinzufügen, dass ich niemals im Innern des Oviductes eine Samenzelle gesehen habe, wie dies P. E. MÜLLER gesehen zu haben glaubte; eben so wenig konnte ich die von demselben Forscher angegebene Vulva¹⁾ auffinden, die am Bauch des Thieres hinter dem letzten Fusspaar gelegen sein soll. Wohl habe ich oft einen hellen Streifen von jener Stelle aufwärts gegen das Ovarium hinziehen sehen, aber bei genauerem Zusehen erwies derselbe sich stets als eine Lücke zwischen den Muskeln, nicht als ein selbständiger Gang. Ich kann mit Bestimmtheit sagen, dass diese Vulva und Vagina MÜLLER's auf einer Täuschung des vortrefflichen Forschers beruht.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Hier bietet nun *Bythotrephes* ein Mittel der Entscheidung.

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

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

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

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

Die Samenzellen sind hier im Verhältniss zum Körper des Thiers noch grösser und scheinen nach CLAUS¹⁾ beim Austritt ins Wasser dieselben seltsamen Trugbilder zu liefern, welche LEYDIG für Polyphemus geschildert hat und deren Ursachen ich oben für Bythotrephes nachzuweisen versuchte.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Auch bei diesen Weibchen ist er aber nicht sofort da, sondern bildet sich erst während der Reifung des Eies im Ovarium, denn bei *Evadne* bildet sich — wie es scheint — stets nur 4 Winterier gleichzeitig aus; die Ovarien alterniren. Während nun bei jungen Thieren, in deren vierzelliger Keimgruppe die Dotterbildung noch nicht begonnen hat (Fig. 23 *Kgr*), der »Stiel« des Brutsackes noch ohne Spur eines Lumens ist, fängt etwas später das Lumen des Brutsackes an, sich spaltförmig in den Stiel fortzusetzen und erreicht bei der Reife des Eies die Hypodermis der

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Es geht dies mit Sicherheit aus der Anatomie des Thieres in Verbindung mit der Thatsache hervor, dass die Samenzellen im Brutraum nachweisbar sind. Ich habe schon früher¹⁾ angegeben, dass zwischen den frisch übergetretenen Eiern stets eine Gruppe von kleinen, hellen, kugeligen Zellen liegt, welche nach Grösse und Aussehen sowie nach der Beimengung jener körnigen Zwischensubstanz aus dem Hoden nichts Anderes sein können, als Samenzellen. Es giebt nun keinen andern Weg, auf dem sie dorthin hätten gelangen können, als den durch die Schalenöffnung. Es wurde früher schon dargethan, dass hier nicht wie bei *Bythotrephes* der Schalenrand ganz verwächst, dass vielmehr selbst bei den Jungfernweibchen ein breiterer Spalt bleibt, durch welchen ich die Jungen habe austreten sehen. Ein solcher Spalt besteht nun auch bei den Geschlechtsweibchen und allein durch ihn kann die Begattung stattfinden. Da es sich hier noch nicht um einen engen Canal, wie bei *Bythotrephes* oder gar wie bei *Evadne* und *Podon* handelt, sondern um einen breiteren und nicht tiefen Schlitz, so genügte die einfache männliche Geschlechtspapille und ein wirkliches Begattungsorgan war überflüssig. Es wird nur nöthig sein, dass das Weibchen sein

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

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

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

18. Die Gattung *Leptodora* Lilljeborg.

Ehe mir die Samenzellen der andern Polyphemiden bekannt waren, glaubte ich, dass die befruchtenden Elemente des *Leptodora*-Hodens nicht die grossen kugeligen Zellen selbst wären, welche den Hauptinhalt desselben bilden, sondern spiralförmige Fäden, welche ich im Innern dieser Zellen häufig wahrzunehmen glaubte¹⁾. Dies war ein Irrthum, veranlasst durch die Beobachtung spiralförmig oder kreisförmig verlaufender feiner Falten der Rindenschicht der Zelle. Ich wüsste wenigstens den blossen feinen Streifen, welche über die Zellenoberfläche verlaufen, welche bald fehlen, bald vorhanden sind, keine andere Deutung zu geben. Sie sind nicht etwa Kunstproducte, sondern treten im Hoden des lebenden Thieres auf und oft mit grosser Schärfe und Deutlichkeit (Fig. 50 *a, a, a*). Vielleicht sind sie nur Drückerscheinungen und wären dann der Längsstreifung gleichzusetzen, welche bei den Samenzellen von *Sida* regelmässig, bei denen von *Daphnella* ausnahmsweise vorkommen. Jedenfalls haben sie keine functionelle Bedeutung. Auf Zusatz von Essigsäure verschwinden sie vollständig, während das etwas gequollene Protoplasma sich nicht merklich trübt und nur der sehr kleine (0,004 mm) Kern mit dunkeln Kernkörperchen scharf hervortritt (Fig. 50 *A, b*).

Diese Zellen sind die Samenzellen, sie sind plastisch, weich, aber ohne Eigenbewegung und von recht verschiedener Grösse (Durchmesser 0,011—0,026 mm). Ausser ihnen flottiren in der Hodenflüssigkeit häufig noch andere, grössere Zellen, welche im lebenden Thier schwache, amöboide Bewegungen ausführen (Fig. 50, *c, c, c* stellt dieselbe Zelle dar). Sie sind grösser als jene andere (Durchmesser 0,024—0,039 mm), ihr Protoplasma enthält mässig viele blasse Körnchen und ihr Kern ist sehr viel grösser (Durchmesser: 0,015 mm und mehr), als bei jenen.

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

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

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

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

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

Die Bildungsgeschichte der Samenzellen erinnert sehr an diejenige von Branchipus, wie sie NITSCHÉ¹⁾ bekannt gemacht hat und wie ich sie als richtig bestätigen kann. Ein Unterschied findet hauptsächlich nur in der Lage der Spermatoblastenzellen statt; bei Branchipus liegen sie in der überall gleich dünnen Wand des Hodens, bei Leptodora aber liegen sie in jungen Thieren mit mächtigem Keimlager nur zum Theil nahe dem Lumen, zum grösseren Theil in der Dicke der Matrix drin. Die Samenzellen gelangen deshalb auch nicht durch Entleerung der Spermatoblasten in das Lumen, wie ich dies für Branchipus angeben kann, sondern dadurch, dass die Matrix im Ganzen flüssig wird, d. h. dass die vorher zu einem festen Gewebe verbundenen Spermatoblasten sich von einander lösen und zu einem flüssigen Gewebe umwandeln. Den Act des Lösens selbst habe ich nicht direct beobachtet, da Leptodoren viel zu rasch absterben, um derartige Vorgänge längere Zeit hindurch an einem und demselben Individuum verfolgen zu können. Bei jungen Thieren fand ich die Spermatoblasten an der freien Fläche der Matrix kugelig in das Hodenlumen vorspringen (Fig. 49 Sp), und bei älteren Thieren war dann die Matrix — soweit sie früher Spermatoblasten enthalten hatte — verschwunden und das um soviel vergrösserte Hodenlumen war dicht erfüllt mit Samenzellen und Spermatoblasten.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

V. Zusammenfassung der Beobachtungen und Schlüsse daraus.

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

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

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

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

nöthig, die Samenelemente hier mit activer Beweglichkeit auszustatten?

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

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

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

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

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

Ebenso überflüssig, wie ein actives Wanderungsvermögen, wäre für die Samenzellen der Daphnoiden die Fähigkeit, sich in das Ei einzubohren, die Eier aller Daphnoiden kommen völlig hüllenlos in den Brutraum und die Befruchtung erfolgt, ehe noch eine Hülle gebildet ist, wenigstens beginnen die Befruchtungsvorgänge vorher und unmittelbar danach bildet sich die Dotterhaut durch Erhärten der Oberflächenschicht des Eies; es ist sehr wohl denkbar, dass in manchen Fällen (Bythotrephes) die rasche Bildung der Dotterhaut ein Schutz gegen Superfötation ist, wie dies FOL⁴⁾ für den Seestern nachzuweisen versuchte, in andern Fällen scheint allerdings ein solcher Schutz überflüssig, dann nämlich, wenn in jedem Ovarium nur ein Ei gleichzeitig reift und im Eileiter nur 1 Samenzelle das Ei erwartet, wie dies z. B. bei Daphnella die Regel zu sein scheint.

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

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

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

bei dem grossen *Eurycercus lamellatus* wie 4 : 260; bei *Polyphemus* *Oculus* wieder wie 4 : 15.

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

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

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

Die Begattung findet in dreierlei Weise statt:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

VII.

Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden.

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

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

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

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

Die erste Mittheilung über die hier vorliegenden Untersuchungen machte ich auf der fünfzigsten Versammlung »deutscher Naturforscher und Aerzte« in München im September 1877¹⁾. Dort wurden bereits die Grundzüge der hier vorgetragenen Ansichten entwickelt, die Unabhängigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung von momentanen äusseren Einflüssen, die Fixirung der Geschlechtsperioden auf bestimmte Generationen u. s. w. Obgleich seit jener Zeit ein bedeutendes neues Material an Beobachtungen hinzugekommen ist, so war doch Nichts in demselben enthalten, was zu einer Abänderung dieser Grundzüge genöthigt hätte, freilich aber Vieles, was zu einer tieferen Begründung und weiteren Verfolgung bis zu den Ursachen der Erscheinungen die Mittel bot.

Einleitung.

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

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

1) Amtlicher Bericht der 50. Versammlung Deutscher Naturforscher u. Aerzte in München. München 1877. p. 478.

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

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

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

So machte HERBERT SPENCER, gestützt auf LUBBOCK's Untersuchungen, den interessanten Versuch, den Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung bei den Daphnoiden auf ungleiche Ernährung zurückzuführen¹⁾. Daraus, dass bei der agamen Fortpflanzung viel mehr, wenn auch kleinere Eier in derselben Zeit producirt werden, als bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, schliesst er auf einen weit energischeren Stoffwechsel während der ersten, als während der zweiten Fortpflanzungsweise. Dies führt ihn zur Annahme intensiverer Ernährung während der agamen Fortpflanzung und diese wiederum zu der Vermuthung, dass die Art der Fortpflanzung abhängig sei von der geringeren oder sehr hohen Intensität der Ernährung.

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

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

Bekanntlich wurde bis in die jüngste Zeit hinein der Lebenslauf der

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

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

Allerdings hatte schon ZENKER¹⁾ festgestellt, dass einzelne Männchen »das ganze Jahr hindurch vorkommen« und LUBBOCK²⁾ beobachtete Männchen und Dauereier »von Anfang Mai bis Ende December«.

Man fasste indessen alle diese Fälle als Ausnahmen auf und betrachtete nach wie vor als Regel, dass die geschlechtliche Fortpflanzung »der Daphnoiden« erst im Herbst einträte. Erst KURZ³⁾ suchte eine andere Auffassung geltend zu machen. Er fand im Frühjahr (27. April) »Weibchen mit Ehippien und Männchen von *Daphnia galeata* Sars. in einem Röhrkasten in solcher Menge, dass das Wasser unbrauchbar wurde«. Zugleich traf er in einer kleinen Lache, »die eben austrocknete«, eine neue Daphnie in beiden Geschlechtern. Im Verlauf des Sommers fand er dann »fast nach jedem ausgiebigeren Regen den Tümpel mit Wasser gefüllt und von derselben Daphnie bewohnt; sobald aber das Wasser zu vertrocknen anfing, erschienen die Männchen wieder«.

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

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

1) Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. 1862.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Morges im Mai $11,6^{\circ}$ C., im October $13,2^{\circ}$ C., die mittlere Temperatur des Juni $14,6^{\circ}$ C., die des September $15,2^{\circ}$ C. Es entsprechen sich also Anfang Juni und Ende September fast genau.

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

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

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

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

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

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

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

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

Es wären nun zunächst die Ernährungsverhältnisse ins Auge zu fassen.

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

Eher könnte man für die räuberischen Polyphemiden an Schwan-

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Es ist das Verdienst von KURZ die Aufmerksamkeit auf diese oben schon berührten Verhältnisse gelenkt zu haben und die Angaben des um die Cladoceren vielfach verdienten, durchaus präzisen und vertrauenswürdigen Forschers verdienen volle Beachtung. Wenn ich aber auch die Richtigkeit der von ihm beobachteten Thatsachen im Einzelnen anerkenne, so scheinen mir doch seine Schlüsse weit über die Tragfähigkeit dieser Thatsachen hinauszugehen. Es ist ganz richtig, dass bei künstlicher Züchtung verschiedner Daphnoiden in kleinen oder grossen Aquarien, deren Wasser man allmählig abdunsten lässt, nicht selten geschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Dieselbe tritt aber auch nicht selten ein, wenn man das Wasser stets auf demselben Niveau erhält! Beweisend dafür, dass die Verringerung der Wassermenge Ursache des Eintritts der Geschlechtsperiode sei, würde der KURZ'sche Versuch nur dann sein, wenn er von einem Parallelversuch begleitet worden wäre¹⁾ und wenn dieser das Resultat geliefert hätte, dass bei Gleichbleiben des Wasserspiegels keine geschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Ich habe übrigens den KURZ'schen Versuch mehrmals wiederholt; drei Mal z. B. mit *Chydorus sphaericus*, einer Art, bei welcher KURZ selbst Geschlechtsthiere dabei auftreten sah. Es war mir damals sehr um die Männchen zu thun, aber meine Hoffnung, sie auf diese Weise zu erhalten, schlug gänzlich fehl; weder ein Männchen, noch ein Weibchen mit Winter-ei zeigte sich, und doch wurden die Versuche zu der Zeit angestellt, in welche die Ge-

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

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

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

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

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

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

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

Eintritts geschlechtlicher Fortpflanzung betrachtet werden dürfen.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Versuch 4. *Daphnia pulex*.

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

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

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

Versuch 2 und 3. *Daphnia pulex*.

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

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

17. März: 6 Weibchen,

24. März: 6 Weibchen,

27. März: 8 Weibchen, bis zum

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

28. April: 18 Weibchen und 5 Männchen.

5. Mai: Zahlreiche Brut, welche sich bis zum

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

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

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

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

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

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

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

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

Die Anwesenheit von Männchen kann hier ganz unberücksichtigt bleiben, da früher schon nachgewiesen wurde und ja auch gerade aus diesen beiden Versuchen zur Evidenz hervorgeht¹⁾, dass dieselbe ohne jeden Einfluss auf die Erzeugung von Dauereiern bei den Weibchen ist. In beiden Versuchen waren Eintrocknung, Temperatur- und Ernährungsdifferenzen, chemische Veränderung des Wassers ausgeschlossen und dennoch trat, in dem einen wenigstens, die volle Geschlechtsperiode ein. Daraus muss wohl mindestens so viel geschlossen werden, dass der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung auch durch rein innere, im Organismus selbst gelegene Momente hervorgerufen werden kann.

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

- 1) Keines jener oftgenannten äussern Momente ruft nothwendig eine Geschlechtsperiode hervor und
- 2) häufig tritt die Geschlechtsperiode ein, ohne dass eines jener Momente eingewirkt hat.

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

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

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

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

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

II. Die verschiedenen Formen des Daphnoidencyclus.

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

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

Der Sinn dieser Verschiedenheit leuchtet im Allgemeinen leicht ein.

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

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

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

A. Polycyclische Arten.

a. Pfützenbewohner.

1. *Moina rectirostris* und *paradoxa*.

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

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

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

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

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

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

Als Beispiele mögen folgende Versuche dienen :

Versuch 4. *Moina rectirostris*.

25. Februar: Getrockneter Schlamm, welcher Dauereier enthielt, wurde mit Wasser angesetzt.

8. März: Mehrere Weibchen sind ausgeschlüpft, von welchen eines isolirt wird und am

14. März: als erste Brut 15 Weibchen hervorbringt, am

19. März: als zweite Brut 3 Männchen und am

24. März: als dritte Brut 5 Männchen und 6 Weibchen.

28. März: Tod des Weibchens.

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

Versuch 5. *Moina rectirostris*.

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

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

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

Versuch 6. *Moina paradoxa*.

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

19. März: als erste Brut 5 Männchen und 4 Weibchen, welches sich später durch Hervorbringung eines Ephippium mit 2 Wintereiern als Geschlechtsthier auswies (d. 28. März).

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

Versuch 7. *Moina paradoxa*.

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

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

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

Versuch 8. *Moina paradoxa*.

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

14. März: 8 Jungfernweibchen und 6 Geschlechtsweibchen¹⁾ (Generation II); von einem der letzteren wurden geboren am

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

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

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

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

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

Versuch 9. *Moina paradoxa*.

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

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

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

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

Versuch 10. *Moina rectirostris*.

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

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

Am 13. April starb das Mutterthier.

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

502 (Generation III).

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

503 (Generation III).

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

504 (Generation III)

gebar am

15. April: 9 Männchen.

30. April: 3 Geschlechts- und 3 Jungfernweibchen.

6. Mai: Zahlreiche Männchen und Weibchen beiderlei Art.

} Genera-
tion IV.

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

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

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

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

} Genera-
tion IV.

14. Mai: 22 Männchen.

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

} Genera-
tion V.

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

65 Männchen, 36 Geschlechtsweibchen und 35 Jungfernweibchen;

für die Generation III:

27 Männchen, 5 Geschlechts- und 19 Jungfernweibchen;

für die Generation IV:

112 Männchen, 128 Geschlechtsweibchen und 40 Jungfernweibchen.

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

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

Offenbar ist das Verhältniss zwischen Geschlechtsthieren und Jungfernweibchen immer etwas Sache des Zufalls, sobald man mit kleinen Mengen von Individuen operirt. Ich habe deshalb den Versuch auch so variirt, dass ich eine bestimmte Zahl von Weibchen der ersten Generation in ein grosses, mit gekochtem Schlamm versehenes Aquarium setzte und nun die von diesen gegründete Moinacolonie ganz sich selbst überliess, keine Thiere herausnahm, sondern nur alle 10 oder 14 Tage etwa die ganze Colonie musterte und auf frischen, ebenfalls gekochten Schlamm setzte. Der alte Schlamm wurde deshalb entfernt, damit nicht die inzwischen abgelegten Dauereier sich entwickeln und so das Resultat trüben könnten, denn es kam zunächst darauf an, die Zusammensetzung dieser einen Generationsfolge festzustellen.

Versuch 11. *Moina paradoxa*.

14. October: Schlamm mit Moinaeiern wurde mit Wasser übergossen.
 24. October: Mehrere Weibchen sind ausgeschlüpft.
 2. November: 21 dieser Weibchen, sämmtlich mit Brut, werden in ein grosses Aquarium mit gekochtem Schlamm übergesiedelt. Schon am
 9. November: war eine Masse von jungen Moinen vorhanden (Generation II) und bereits am
 14. November: trugen viele von diesen Ehiphpien mit Winter-eiern darin; eine Menge junger, aber geschlechtsreifer Männchen wurde ebenfalls constatirt.
 19. November: Die Colonie bestand aus: 115 Männchen, 304 Geschlechtsweibchen, 9 Jungfernweibchen und 8 jungen Weibchen, deren Fortpflanzungsweise noch nicht zu erkennen war.
 29. November: Die Colonie bestand aus: 430 Männchen, 307 Geschlechtsweibchen, 25 Jungfernweibchen, und 52 junge Weibchen, zusammen 514 Individuen.
 40. December: Die Colonie bestand aus: ungezählten Massen von Thieren, fast nur Männchen und Geschlechtsweibchen, sehr vereinzelte Jungfernweibchen, diese aber mit zahlreicher Brut.
 28. December: Aehnlicher Befund wie am 40 December.
 8. Januar: Der Bestand der Colonie scheint sich etwas zu Gunsten der Jungfernweibchen verändert zu haben; unter 69 Thieren befanden sich 42 Männchen, 47 Geschlechtsweibchen und 10 Jungfernweibchen. Eine grosse Menge junger Thiere vorhanden.

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

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

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

durch eine genaue Untersuchung der Männchen: diese waren nämlich sämmtlich steril, enthielten keine der charakteristischen Strahlzellen im Hoden, sondern nur Flüssigkeit, in der zerfallende Zellgruppen hier und da schwammen. Worauf diese Sterilität beruhte, ist mir fürs Erste nicht klar; die Beobachtung liefert aber eine weitere Bestätigung dafür, dass das Ausbleiben der Begattung, oder wohl richtiger: das durch Ausbleiben der Begattung eintretende Absterben des Dauereies im Ovarium den Anstoss zur Parthenogenese giebt¹⁾.

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

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

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

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

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

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

2. *Macrothrix laticornis* Jurine.

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

Versuch 12. *Macrothrix laticornis* Jurine.

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

Leider musste der Versuch dann unterbrochen werden.

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

b. Tümpel- und Sumpfbewohner.

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

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

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

3. *Daphnia pulex* Baird.

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

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

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

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

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

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

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

Versuch 13. *Daphnia pulex*.

1874. 26. December: Aus einem Winterei schlüpft ein Weibchen aus, welches als Nr. 3 bezeichnet und isolirt wird.

1875. 12. Januar: Erste Geburt desselben: 6 Jungfernweibchen¹⁾ (bezeichnet Nr. 17—23).

19. Januar: Zweite Geburt: 4 Jungfernweibchen (Nr. 37—40).

21. Januar: Dritte Geburt: 2 Jungfernweibchen.

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

Nr. 17.

24. Januar: 2 Jungfernweibchen (Nr. 64 und 65).

31. Januar: 4 » » (Nr. 66, 78, 79, 83).

2. Februar: 2 » » (nicht verfolgt!).

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

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

Nr. 38.

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

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

Nr. 64.

1. März: 3 ♂ und 4 ♀

Nr. 66.

4. März: 4 ♂ und 5 ♀

Nr. 78.

5. März: 4 ♂ ♂

Nr. 79.

5. März: 5 ♂ und 2 ♀

Nr. 65.

7. März: 3 ♀

12. März: 6 ♀ (Nr. 201—206)

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

Versuch 44. *Daphnia pulex*.

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

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

Nr. 69 gebar am

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

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

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

Man sieht aus diesem Versuch, dass die Geschlechtsweibchen hier in der 5. Generation auftreten, die Männchen erst in der sechsten. Dies könnte widersinnig scheinen, ersähe man nicht schon aus Versuch 13,

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

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

Versuch 15. *Daphnia pulex*.

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

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

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

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

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

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

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

Der Ende December begonnene Generationscyclus lieferte

am 26. März: 1 Dauerei

» 28. März: 2 »

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

Am 21. April: 39 Dauereier

» 22. » 14 »

» 23. » 6 »

» 24. » 8 »

» 25. » 19 »

» 28. » 54 »

» 30. » 3 »

» 4. Mai: 13 »

» 5. » 43 »

» 7. » 46 »

» 9. » 5 »

» 10. » 11 »

» 11. » 9 »

» 12. » 11 »

» 13. » 6 »

» 16. » 2 »

» 19. » 34 »

» 20. » 22 »

» 21. » 20 »

» 25. » 2 »

» 26. » 2 »

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

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

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

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

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

Versuch 46. *Daphnia pulex*.

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

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

Versuch 47. *Daphnia pulex*.

- 42. Mai: Unter 50 Weibchen der Generation VI befanden sich 39 in parthenogenetischer Fortpflanzung und 44 mit Ephippien und in

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

49. Mai: Sommereier oder Embryonen im Brutraum.

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

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

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

Tümpel I. *Daphnia pulex*-Colonie.

1876. April: Ausschliessliche Jungfernzeugung; Massen von Individuen.

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

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

1) Siehe diese »Beiträge«. Abhandlung IV.

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

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

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

Juli — September fehlen Beobachtungen.

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

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

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

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

20. Januar: Viele Jungfernweibchen mit mässig reichlicher Brut (bis 40 Embryonen), vereinzelte Männchen und Weibchen mit Ehippium.

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

5. März: Wenige Jungfernweibchen in schwacher Fortpflanzung.

23. April: Wenige, meist junge Jungfernweibchen.

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

8. Mai: Ganz spärliche Jungfernweibchen.

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

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

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

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

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

Tümpel II. Colonie von *Daphnia pulex*.

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

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

1878. 14. Juni: Viele Jungfernweibchen, keine Geschlechtsthiere, auch keine abgelegten, auf dem Wasser schwimmenden Ephippen.

4. Juli: Nur Jungfernweibchen.

August und September fehlen Beobachtungen

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

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

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

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

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

8. März: Keine Daphnie.

17. April: Eine mässige Zahl von Jungfernweibchen.

5. Mai: Zahlreiche Jungfernweibchen.

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

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

26. Juni: Sexualperiode stark im Abnehmen.

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

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

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

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

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

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

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

würden also während des ganzen Mai Wintereier gebildet werden. Aus diesen würde dann — insoweit sie nicht aufs Trockne gerathen sind — nach abermals etwa 4—2 Monaten¹⁾ die erste Generation eines zweiten Cyclus ausschlüpfen und bei diesem wäre dann die Sexualperiode gegen den Herbst, Ende August bis October zu erwarten.

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

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

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

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

1) Siehe den Abschnitt über Entwicklung der Dauereier.

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

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

Noch mehrere Erscheinungen aber verlangen eine Erklärung.

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

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

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

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

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

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

Versuch 48. *Daphnia pulex*.

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

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

Versuch 49. *Daphnia pulex*.

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

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

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

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

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

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

4. *Daphnia longispina* O. F. Müller.

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

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

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

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

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

Im Büchelweiher bei Lindau fanden sich

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

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

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

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

August und September fehlen Beobachtungen.

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

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

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

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

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

- 1) in einer Hanfretze bei Freiburg am 21. Juni 1875 und am 29. October 1878,
- 2) im Büchelweiher bei Lindau am 9. Juni 1875 und am 11. August 1876. Ausserdem constatirte ich die erste Sexualperiode am 4. Juli 1878 in Tümpel I in Freiburg, die zweite in einem Grabentümpel in Lindau am 12. September 1874, im Deegersee bei Lindau am 2. November 1875.

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

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

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

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

Bei dieser Art vermag ich wieder genauer die Generationszahl anzugeben, bei welcher zuerst Geschlechtsthiere auftreten. Herr Dr. J. VAN REES¹⁾, der im hiesigen zoologischen Institut Versuche über Eibildung der Daphnoiden anstellte, fand dabei als Nebenresultat, dass schon in der zweiten Generation von *Simocephalus vetulus* zahlreiche Männchen auftreten sowie einzelne Weibchen, welche Dauereier hervorbringen.

8. *Polyphemus pediculus* de Geer.

Diese Art steht wie so manche andere auf der Grenze zwischen Sumpf- und Seebewohnern, sie bedarf klares Wasser und mit Schilf oder Binsen bewachsene Ufer. Sie fehlt im Bodensee, wenigstens an dem Ufer auf- und abwärts von Lindau²⁾, kommt aber in kleineren Seen mit besser geschütztem Ufer in Menge vor, wie z. B. im Alpsee nach Leydig und in dem kleinen Deegersee bei Lindau; sie gedeiht aber auch vortreflich in ganz kleinen Wasserbehältern. Ich habe sie im Herbst 1875 von Lindau aus in meinen Freiburger Tümpel Nr. I verpflanzt und sie hat sich dort bis jetzt gehalten.

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

1) Siehe den Nachtrag.

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

Beobachtungen von Polyphemuscolonien.

1. Deegersee bei Lindau.

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

2. Büchelweiher bei Lindau.

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

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

3. Freiburger Tümpel Nr. I.

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

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

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

25. Mai: Massen von Jungfernweibchen.

5. Juni: Ebenso.

11. Juni: Ebenso.

27. Juni: Ebenso.

4. Juli: Ebenso.

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

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

August fehlen Beobachtungen.

23. September: Kein Polyphemus gefunden.

7. October: Kein Polyphemus gefunden.

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

21. December: Zehn Polyphemusweibchen mit Brut.

4. Altwasser des Rheins bei Breisach.

Diese Colonie fand ich erst im Frühjahr 1879 auf, nachdem ich bis dahin geglaubt hatte, dass *Polyphemus* auch in der weiteren Umgebung von Freiburg gänzlich fehle. Sie bewohnte eines der vielen sogenannten »Altwasser«, welche im ehemaligen Rheinbett an vielen Stellen noch vorkommen, zum Theil bis zu 45' und mehr Tiefe haben und mit vollkommen klarem grünblauem Wasser (durch Kies und Sand filtrirtem Rheinwasser) gefüllt sind. Am 27. Mai lebte eine sehr grosse Zahl von Jungfernweibchen in einem dieser Sümpfe, Männchen und Geschlechtsweibchen fehlten dagegen vollständig. Am 19. Juni enthielt dieselbe Colonie neben zahlreichen Jungfernweibchen eine grosse Anzahl Geschlechtsweibchen und zwar ganz junge mit nur 1 Dauerei im Brutsack, und grössere mit deren zweien, keine dagegen mit 3 oder mehr Eiern. Männchen waren zahlreich vorhanden, reif, aber noch klein.

Die letzteren Thatsachen lassen den nicht uninteressanten Schluss zu, dass bei *Polyphemus* eine vollständige Trennung der Jungfern- und Geschlechtsweibchen vorliegt. Dass winzige Thiere, die ohne allen Zweifel zum ersten Mal trächtig sind, schon 1 Winterei hervorbringen, beweist, dass der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht etwa parthenogenetische vorhergeht. Hält man nun damit meine

frühere Angabe¹⁾ zusammen, nach welcher die grossen Geschlechtsweibchen meistens vier Dauereier zugleich im Brutraum tragen, einige aber auch sechs und sieben, so folgt weiter, dass die Geschlechtsweibchen auch in höherem Alter nicht zur parthenogenetischen Fortpflanzung übergehen.

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

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

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

9. *Daphnella brachyura* Liévin.

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

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

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

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

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

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

Beobachtete Colonien von *Daphnella brachyura*.

A. Im Bodensee:

1874. 29. September: Zahllose Thiere beiderlei Geschlechts, die Weibchen theils mit Brut, theils mit Wintereiern.
1875. 31. August: Zahlreiche Jungfernweibchen mit Brut.
44. September: neben zahlreichen Jungfernweibchen, auch viele Männchen.
25. September: Massen von Männchen und Weibchen, Letztere zum grössten Theil in Wintereibildung.
1876. 4. Juni: Keine *Daphnella*.
30. Juni: Keine.
7. August: Keine.
27. August: Einige Jungfernweibchen mit Sommereiern.
3. September: Viele Weibchen mit Brut.
26. September: Massen von Individuen beiderlei Geschlechts, die Weibchen fast alle in Wintereibildung.
30. September: Einige Weibchen mit Brut neben solchen mit Wintereiern.
9. October: Beide Geschlechter; die meisten Weibchen in Wintereibildung, etwa halb so viele mit Brut oder Sommereiern im Ovarium.
1878. 44. October: Zahlreiche Thiere beiderlei Geschlechts.

B. Im Büchelweiher bei Lindau:

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

C. In Tümpel No. I (Freiburg):

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

fang Mai steigt die Wärme auf 40° , in einer Tiefe von 80' aber tritt die Temperatur von 40° C. erst Mitte Juli ein (im Thunersee)¹⁾.

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

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

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

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

B. Monocyclische Arten.

c. See- und Teichbewohner.

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

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

40. *Sida crystallina* O. F. Müller.

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

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

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

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

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

Im Titisee des Schwarzwaldes beginnt — wie ich schon früher

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

41. *Latona setifera* O. F. Müller.

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

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

42. *Daphnia hyalina* Leydig.

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

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

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

12. April: Einzelne Weibchen mit Brut.

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

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

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

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

3. September: Ebenso.

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

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

43. *Bythotrephes longimanus* Leydig.

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

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

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

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

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

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

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

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

Bythotrephes-Colonie des Bodensees beobachtet bei Lindau.

Es fanden sich:

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

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

44. *Leptodora hyalina* Lilljeborg.

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

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

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

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

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

45. *Eurycercus lamellatus* O. F. Müller.

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

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

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

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

Wenn deshalb KURZ in einem Zimmeraquarium im Mai Männchen von *Eurycerus* auftreten sah, so bin ich geneigt, dies nicht als Zeichen einer regelmässigen Frühjahrs-Sexualperiode dieser Art aufzufassen, sondern als eine Ausnahme-Erscheinung, deren Ursache indessen nachträglich wohl nicht mehr zu errathen sein wird¹⁾.

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

Ich betrachte diese acht Arten zusammen, da ich von ihnen allen nur eine Sexualperiode kenne, die nämlich im Spätherbst, ohne jedoch hinreichend zahlreiche Beobachtungen zu besitzen, um eine Frühjahrs-sexualperiode in Abrede stellen zu können. Die meisten dieser Arten habe ich überhaupt nur im Herbst beobachtet und fand dann — und zwar sehr spät, Ende October und Anfang November sowohl die Männchen sehr häufig, als auch die Weibchen fast alle in Wintereibildung. Nur *Leydigia quadrangularis* kenne ich nicht in Geschlechtsthieren, da ich sie überhaupt nur einmal, und zwar im Mai auffand. KURZ beobachtete die Männchen im August und September, erzog sie aber auch aus überwinterten Weibchen²⁾. Da das Letztere auch bei *Daphnia pulex* vorkommt, wie oben gezeigt wurde, so darf vielleicht die Kurz'sche Beobachtung auf eine mehrfache Sexualperiode der Art gedeutet werden.

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

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

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

47. - Die Meeresdaphnoiden.

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

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

C. Acyclische Arten.

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

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

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

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

48. *Bosmina longicornis* und *longispina*.

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

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

Die folgenden genaueren Daten mögen dies belegen:

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

22. December: Ebendasselbst, noch immer Massen von Jungfernweibchen.
1877. 3. Januar: In Tümpel I nur wenige Jungfernweibchen.
12. Februar: Ebendasselbst wurde keine *Bosmina* mehr gefangen.
3. Mai: Ebendasselbst keine *Bosminen*.
11. Juni: Ebenso.
28. Juli: Ebenso, Ueberwucherung des ganzen Aquariums durch die »Wasserpest« und Ausleerung desselben im Herbst, wie oben bereits angeführt. Obgleich nun im folgenden Jahre mehrere Arten von Daphnoiden von selbst wieder erschienen (*Polyphemus*, *Daphnella*, *Acroperus*, *Daphnia pulex* etc.), so blieb doch *Bosmina* gänzlich aus.

Ausserdem wurden beobachtet:

1877. 24. Mai: Im Büchelweiher bei Lindau zahlreiche Jungfernweibchen von *Bosmina*, darunter viele junge.
10. November: Im Bettbauer Weiher bei Lindau Massen von Jungfernweibchen, darunter ganz vereinzelt Männchen.

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

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

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

Bosmina longispina aus dem Bodensee.

1874. 29. October: Massen von Weibchen mit Brut oder Sommereiern, kein Männchen.
1875. 6. Februar: Ebenso.
42. April: Zahlreiche Jungfernweibchen.
30. Juni: Ebenso.
2. November: Zahllose Jungfernweibchen, kein Männchen, kein Weibchen mit Winterei.
26. December: Massen von Jungfernweibchen.
1876. 16. Januar: Massen von Jungfernweibchen.
4. Juni: Zahlreiche Weibchen mit Brut.
6. Juni: Ebenso.
27. August: Spärliche Jungfernweibchen.
2. October: Ebenso.
1877. 22. Mai: Zahlreiche Jungfernweibchen, kein Männchen.
9. October: Massen von Jungfernweibchen, kein Weibchen mit Winter-eiern, aber zwei Männchen.
18. October: Unter 100 Weibchen keins mit Winterei, kein Männchen auffindbar.
1878. 14. October: Massen von Weibchen mit Sommereiern, keins mit Winterei, kein Männchen.

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

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

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

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

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

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

49. *Chydorus sphaericus* O. F. Müller.

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

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

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

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

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

3) Siehe den »Zusatz zu *Chydorus*«.

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

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

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

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

Zusatz zu Chydorus.

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

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

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

III. Die Ursachen der Vernichtungsperioden.

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

unmittelbar vorhergehenden Generationen sind die geschlechtlichen, die Dauereier producirenden.

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

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

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

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

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

A. Temperatur.

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

aus, halten sich höchstens noch in spärlichen Individuen bis in den December. Die mittlere Temperatur der Oberflächenschicht des Sees beträgt aber im November noch $9,4^{\circ}$ C., im December $6,5^{\circ}$, im Januar und Februar immer noch $5,6^{\circ}$ und $5,5^{\circ}$ C. Tiefer sinkt die Temperatur an der Oberfläche überhaupt nicht, oder doch nur ausnahmsweise, wenigstens im Genfer See, dem der Bodensee in seiner physikalischen Beschaffenheit wohl am nächsten steht. In der Tiefe herrscht bekanntlich — wie FOREL¹⁾ kürzlich in seinen vortrefflichen Untersuchungen über die Tiefseefauna aufs Neue hervorgehoben hat, das ganze Jahr hindurch dieselbe Temperatur von $4,4^{\circ}$ — $4,9^{\circ}$ C.

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

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

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die auf ähnliche Versuche und Beobachtungen gegründete Angabe von FÉLIX PLATEAU²⁾, »que les articulés aquatiques indigènes vivent parfaitement dans l'eau à zéro«, wenigstens für *Daphnia pulex* vollkommen richtig ist. Wahrscheinlich ist sie es für viele Bewohner der Gräben und kleinen Stümpfe. Dennoch wäre es ein Irrthum, wollte man daraus schon schliessen, dass diese Arten regelmässig überwintern. Nach meinen Erfahrungen widersteht wenigstens *Daphnia pulex* einer längeren Kälte nicht und das vollständige Ueberwintern einer Colonie erfordert doch stets einen ungewöhnlich milden Winter (siehe oben: die Beobachtungen der *Pulex*colonie in Tümpel I).

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

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

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

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

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

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

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

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

Ich schicke voraus, dass ähnliche Versuche bereits von SPALLANZANI angestellt worden sind, neuerdings aber in ausgedehnterem Massstabe und in sehr exacter Weise von FÉLIX PLATEAU¹⁾. Beide Versuchsreihen enthalten indessen nur je eine Daphnidenart. PLATEAU erhielt überdies mit *Daphnia sima* (*Simocephalus vetulus*) Resultate, welche nicht vollständig mit den meinigen übereinstimmen; ich fand etwas höhere

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

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

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

Versuch 1. *Daphnia pulex*.

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

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

Versuch 2. *Simocephalus vetulus*.

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

Zeit	Temperatur des Wassers	
3 U. M.	47,50 ⁰	} Alle lebhaft, theils festsitzend, theils schwimmend.
4	30,00	
5 10	34,25	
5 32	33,00	
5 45	35,00	
5 50	36,25	
6	37,25	Die grösseren Thiere sind wie gelähmt, liegen am Boden, strudeln noch einige Zeit mit den Füssen, können aber nicht mehr schwimmen.
6 4	37,80	Alle grossen Thiere bewegungslos, einige kleinere noch schwimmend.
6 10	38,75	Alle scheinen völlig todt! Dennoch erholt sich eines der grösseren Thiere (mit Embryonen im Brutraum) bis zum nächsten Morgen bei allmäliger Abkühlung wieder vollständig.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass beide Arten eine Temperatur von 36,25⁰ wenigstens einige Minuten lang gut ertragen, dass sie bei 37,25⁰ Lähmungssymptome bekommen und bei 38,75⁰ sterben. Simocephalus scheint etwas härter zu sein, da einzelne diese Temperatur 5 Minuten lang scheidt aushielten und dann wieder zum Leben erwachten bei allmäliger Abkühlung des Wassers.

Versuch 3. Daphnia magna.

Etwa 30 Weibchen wurden in derselben Weise langsam erwärmt.

Zeit	Temperatur des Wassers	
3 U. M.	45,80	} Alle fahren unruhig im Wasser umher.
3 10	25	
3 20	27,5	
3 40	27,0	
3 50	28,0	
4 5	34,5	Viele setzen sich fest.
4 15	37,0	Die Bewegungen lahm.
4 25	37,9	Alle liegen gelähmt am Boden.

Versuch 4. Daphnia similis Claus aus Nilschlamm erzogen.

Zeit	Temperatur des Wassers	
3 U. M.	45,80	Steigerung der Temperatur in demselben Tempo wie in Versuch 3.
4 5	34,5	Viele setzen sich fest.
4 15	37,0	Schwimmbewegungen langsam.
4 25	37,9	Die meisten gelähmt.
4 30	38,4	Alle gelähmt.

Versuch 5. *Moina rectirostris*.

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

Zeit	Temperatur des Wassers	
3 U. M.	45,8 ⁰	Die Erwärmung geschieht in demselben Tempo wie in Versuch 3. Alle schwimmen noch munter umher. Ebenso. Ebenso. Schwimmbewegungen langsam und unsicher. Alle liegen gelähmt am Boden, erholen sich aber bei langsamer Abkühlung zum Theil wieder.
3 50	28,0	
4 5	34,5	
4 25	38,0	
4 35	39,0	
4 38	41,0	
4 40	42,0	
4 43	42,0	

Die Erwärmung von Zimmertemperatur bis auf das Maximum erfolgte in den drei letzten Versuchen innerhalb wenig mehr als $4\frac{1}{2}$ Stunde, während sie in den beiden ersten Versuchen 6 Stunden in Anspruch nahm; dass das Resultat dadurch nicht beeinflusst wurde, dass vielmehr die Zeit von $4\frac{1}{2}$ Stunden zu der überhaupt möglichen Adaptation des Organismus an die steigende Temperatur ausreicht, geht aus einem Controlversuch mit *Daphnia pulex* hervor, der bei $4\frac{1}{2}$ stündiger Dauer der Erwärmung genau dasselbe Resultat lieferte, welches vorher bei 6 stündiger Dauer sich ergeben hatte.

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

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

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

Versuch 6. *Daphnia pulex*.

Zahlreiche junge und sechs alte Weibchen.

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

In diesem Versuch Nr. 6 wurde somit die Temperatur von 32 bis 35⁰ 1 1/2 Stunde lang ohne Schaden ertragen (mit Ausnahme der zwei besonders empfindlichen Individuen), dann begannen aber die Lähmungssymptome schon bei 35,5⁰ und die meisten Individuen erholten sich nicht wieder in kälterem Wasser. Daraus, dass bei längerer Dauer des Versuchs das Maximum, welches noch ertragen wird, herabsinkt, kann die Vermuthung abgeleitet werden, dass bei noch längerer Dauer dasselbe noch mehr sinken würde. Ich habe auf weitere Versuche in dieser Richtung verzichtet, weil sie nur schwierig und unsicher ausführbar wären und für die hier zu entscheidenden Fragen ohne grossen Werth sein würden. Wenn es selbst gelänge, eine Art Stunden oder selbst Tage hindurch in einer bestimmten hohen Temperatur lebend zu erhalten, so würde daraus noch nicht geschlossen werden dürfen, dass sie auch im Stande ist, bei dieser Temperatur als Colonie auszuhalten, d. h. sich fortzupflanzen.

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

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

Versuch 7.

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

Zeit	Temperatur	<i>Polyphemus</i>	<i>Daphnella</i> , <i>Sida</i> und <i>Diaptomus</i>
9 U. M.	15,50		
9 55	22		
10 25	28	Auffallend munter, purzeln am Boden übereinander, schiessen dann wieder auf- und abwärts u. s. w.	Alle schwimmen unruhig umher.
40 40	31,5		
40 47	32		
44 3	35	Kein Individ. gelähmt. Alle noch lebhaft.	Ebenso. Die <i>Sida</i> am Boden, die übrigen lebhaft.
44 7	35	Drei oder vier halb gelähmt am Boden.	Alle Daphnellen und die meisten <i>Diaptomus</i> gelähmt.
44 40	35	Zwei schwimmen noch umher.	
44 46	35,2	Ebenso.	Mehrere <i>Diaptomus</i> schwimmen noch umher.
44 30	34,6	Ebenso.	Ebenso.
42	31,5	Ebenso.	Ebenso.
2 30	23	Zwei ganz munter, acht todt.	Fünf <i>Diaptomus</i> ganz munter, die <i>Sida</i> und sämtliche Daphnellen todt.

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

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

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

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

Daphnella, Sida, Diaptomus gracilis und Polyphemus sind Sumpf- und Seebewohner und ertragen nicht über 35—35,2⁰ C., Daphnia pulex, Simocephalus vetulus sind Sumpf- und Tümpelbewohner und ertragen nicht über 37,8⁰, Daphnia magna und similis sind Tümpel- und Pfützenbewohner und ertragen ebenfalls keine noch höhere Wärme, nur Moina rectirostris, eine ausschliessliche Pfützenbewohnerin stirbt erst bei 42⁰.

Es ist daraus ersichtlich, dass eine Anpassung an die den verschiedenen Wohnorten zukommenden Temperatur-Maxima — soweit sie möglich war — eingetreten ist. Damit ist aber nicht gesagt, dass diese Anpassungsgrenze nicht auch überschritten werden könnte, d. h. dass nicht eine Temperatur vorkommen könnte, welche die Colonie vernichtet. Leider kann ich nicht bestimmt sagen, ob dies in unserm Klima häufig oder doch zuweilen geschieht. Der ungewöhnlich kühle und regnerische Sommer 1879 hat es mir unmöglich gemacht, Temperaturmessungen zur Zeit der höchsten Hitze in Sümpfen und Wasserlachen vorzunehmen. Es ist indessen unwahrscheinlich, dass die Vernichtung von Daphnoidencolonien durch zu hohe Wassertemperatur bei uns irgend eine Rolle bei der Fixirung ihrer Generationsfolge spielt. Sümpfe mit mehreren Fuss Wassertiefe werden wohl sehr selten oder nie bis zu 35⁰ C. erhitzt, und Lachen oder Pfützen mögen zwar wohl diese Temperatur erreichen, trocknen dann aber auch zugleich rasch aus, so dass das Austrocknen als die definitive Vernichtungsursache anzusehen ist. In heisseren Ländern aber mag auch Vernichtung der Colonie durch zu heisses Wasser vorkommen, ohne dass Austrocknen nachzufolgen braucht.

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

B. Feinde.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Viel gefährlichere Feinde sind Pilze und Protisten, von denen schon LEYDIG¹⁾ mehrere erwähnt hat. Auch P. E. MÜLLER theilt mit, dass die pelagischen Daphnoiden der nordischen Seen massenweise an einem

1) Naturgeschichte der Daphniden. p. 77.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Nach alle diesem wird man zugeben, dass die Annahme regelmässig wiederkehrender, also periodischer Vertilgung durch Feinde zurückgewiesen werden muss. Die Vertilgung durch Feinde gehört also nicht mit unter die »Vernichtungsursachen«, in dem oben präcisirten Sinn.

Dagegen mögen noch manche Einflüsse dahin gehören, deren Wirkungen wir jetzt noch nicht recht einsehen können. So vor Allem die Veränderungen eines Wasserbeckens, welche durch die Wachstumsperioden der Wasserpflanzen bedingt sind.

Für eine Daphnidenart, welche pflanzenfreies Wasser braucht, wird ein Sumpf nur so lange die passenden Existenzbedingungen bieten, als die Pflanzen, welche vom Boden emporsteigen, noch freien Raum übrig lassen.

Es ist mir in hiesiger Gegend oft aufgefallen, dass Colonien von *Daphnia pulex*, welche im ersten Frühjahr Hunderttausende von Individuen enthielten, etwas später im Jahr spurlos verschwunden waren.

Derselbe Tümpel z. B., der im März 1876 Massen von Jungfernweibchen, aber auch bereits einige Männchen und Sexualweibchen enthielt, enthielt am 21. Juni desselben Jahres keine *Daphnia pulex* mehr. Er hatte sich inzwischen insofern verändert, als er statt einer offenen Wasserfläche jetzt eine dichte Decke von Wasserlinsen auf sich trug.

Ich möchte vermuthen, dass das Verschwinden der Art mit dieser Pflanzenwucherung zusammenhing. Die Vernichtung der Colonie braucht ja nicht directe Folge der Pflanzenwucherung zu sein, sondern mehr

eine indirecte, indem z. B. gewissen Feinden dadurch eine unbeschränkte Macht gegeben wird; ich erinnere an das oben erwähnte Mesostomum.

Viel eingreifender noch müssen solche Pflanzen wirken, welche im Laufe des Sommers ein kleines Wasserbecken geradezu ausfüllen, wie man dies an kleinen Sümpfen häufig beobachten kann. Die beiden Arten: *Polyphemus oculus* und *Daphnella brachyura* verschwanden so aus meinem Tümpel Nr. 4 im Sommer 1877, während die *Elodea canadensis* das Wasserbecken mehr und mehr ausfüllte und wohl ohne Zweifel in Folge dieser Wucherung, da sie in andern Jahren (auch den folgenden) den ganzen Sommer aushielten.

Die Resultate dieses Abschnittes stellen sich demnach folgendermassen: Als periodische Vernichtungsursachen für Daphnoidencolonien können gelten:

- 1) Zu niedrige Temperatur.
- 2) Zu hohe Temperatur (wenigstens in wärmeren Zonen).
- 3) Austrocknen.
- 4) Erstickender Pflanzenwuchs in Verbindung mit Feinden.

Alle diese Momente können für bestimmte Arten mehr oder weniger regelmässig eintreten und dadurch einen Einfluss auf die Feststellung ihres Generationencyclus ausüben, wie später noch näher dargelegt werden soll. Möglich, dass noch ein fünftes Moment in Betracht kommt, nämlich zu hoher Salzgehalt. Doch besitze ich keine Erfahrungen über Salzwassercolonien. Fäulniss des Wassers gehört nicht hierher, da sie immer nur sporadisch, nie in allen oder den meisten Wohnstätten einer Art vorkommt und ebensowenig mit irgend welcher Regelmässigkeit eintritt.

IV. Die Entwicklungsbedingungen der Dauereier.

Dass die Dauereier der Daphnoiden lange Zeit, zum mindesten den Winter über entwicklungsfähig bleiben, dass sie eintrocknen und einfrieren können, ohne darunter zu leiden, ist bekannt. Dagegen fehlte es bisher an der genaueren Kenntniss der Bedingungen, unter welchen die volle Entwicklung des Embryos eintritt, man kannte nicht die durchschnittliche Dauer der Latenzperiode, man wusste nicht, ob die Dauereier sich nicht unter günstigen Umständen auch sofort nach der Ablage entwickeln können und ebensowenig ob nicht die dem Ei inwohnende Tendenz zu einer Latenzperiode von bestimmter Dauer abgekürzt werden könne durch irgend welche äussere Einflüsse.

Für die Beurtheilung des Daphnoidencyclus ist aber eine Kenntniss dieser Punkte wichtig. Bei polycyclischen Arten, z. B. bei *Moina*, bei welcher sehr bald nach Gründung der Colonie schon Dauereier abgelegt werden, handelt es sich darum, beurtheilen zu können, ob diese Eier bei längerer Dauer der betreffenden Pfütze ausschlüpfen können. Es würden dann zwei Cyclen übereinander greifen u. s. w.

Ich habe nun, um mich über die Hauptpunkte, welche hier in Betracht kommen, ins Klare zu setzen, einige Versuche angestellt, die ich in Kürze mittheilen will.

Ich schicke voraus, dass, soweit meine Erfahrungen reichen, die Dauereier der Daphnoiden unmittelbar nach erfolgter Befruchtung die Furchung durchlaufen, dann aber in der Entwicklung stehen bleiben, wahrscheinlich also auf dem Blastulastadium. So verhält es sich bei *Bythotrephes* und *Polyphemus*¹⁾, so nach Herrn Dr. SPENGLER's brieflicher Mittheilung bei *Evadne*, so finde ich es auch bei *Moina* und *Daphnia*.

Es fragt sich nun zunächst, ob das Stehenbleiben der Entwicklung unter allen Umständen stattfindet, und wenn dies der Fall, welches das Minimum der Latenzperiode ist. Da eine Weiterentwicklung der Embryonalanlage nur im Wasser möglich ist, so knüpft sich daran die Frage, ob eine Entwicklung der Dauereier eintritt, wenn dieselben von der Ablage an im Wasser bleiben.

Bekanntlich ist Letzteres bei den Eiern mehrerer Phyllopoden nicht der Fall. Die Eier von *Apus* entwickeln sich nach BRAUER nur, wenn sie vorher eingetrocknet waren und ebenso nach SPANGENBERG die von *Branchipus*.

Bei *Moina*- und bei *Daphnia*-Arten erfolgt die Entwicklung auch ohne vorheriges Eintrocknen, wie die folgenden Versuche beweisen, bei welchen die Dauereier vom Moment der Eiablage bis zum Ausschlüpfen des Embryo stets unter Wasser und zwar am Boden des betreffenden Gefässes gelegen haben.

1) Ich muss meine frühere Angabe, dass die Dauereier von *Polyphemus* ihre Embryonalentwicklung noch nicht im Brutraum der Mutter beginnen (siehe: diese »Beiträge« II) dahin verbessern, dass dies dennoch der Fall ist. Den Process der Furchung selbst habe ich zwar nicht beobachtet, wohl aber das Resultat desselben: die Keimbaut. Am zweiten Tag bedecken Zellen die Oberfläche des Eies, welche sich polygonal abplatten, nicht ganz leicht sichtbar sind, aber mit voller Bestimmtheit nachweisbar. In diesem Zustand wird das Ei gelegt und bleibt der Keim latent.

Versuch 4. *Moina paradoxa*.

Dauereier		Temperatur des Wassers	Zeit des Ausschlüpfens des Embryo	Zahl der ausgeschlüpften Jungen	Dauer der Entwicklung
Zahl der Ehippien	Ablagezeit				
?	16. Juni	ungefähr 20° C. im Mittel 10—17°	17. bis 19. Juli	3 Weibchen	30—32 Tage
?	17. Juni		25. bis 27. Juli	9 Weibchen	37—39 Tage
	3. September		12. September	2 Weibchen	40 Tage
30	12. bis 19. November	10—17°	bis zum 9. Januar	0 Weibchen	
100	19. bis 29. November	10—17°	bis zum 9. Januar	0 Weibchen	

Versuch 2. *Daphnia pulex*

Dauereier		Temperatur des Wassers	Zeit des Ausschlüpfens des Embryo	Zahl der ausgeschlüpften Jungen	Dauer der Entwicklung
Zahl der Ehippien	Ablagezeit				
6—8	13. bis 25. April	10—15° C.	12. Mai	4 Weibchen	zwischen 18 und 31 Tagen
Viele	1. bis 12. Juni	vermuthlich etwa 14—20°	5. Juli	4 Weibchen	zwischen 30 und 41 Tagen
Viele	1. bis 12. Juni		18. Juli	4 Weibchen	zwischen 35 und 47 Tagen
Viele	September und October	10—17°	22. December bis 19. Januar	27 Weibchen	zwischen 60 und 80 Tagen etwa
27	1. bis 7. November	10—17°	bis zum 9. Januar	0 Weibchen	

Diese Versuche genügen, um die beiden Thatsachen festzustellen, dass die Eier sich auch ohne Austrocknen entwickeln können, dass aber dabei die Latenzperiode nie vollständig ausfällt, wenn sie auch bedeutend abgekürzt werden kann. Bei *Moina* beträgt der kürzeste Zeitraum von der Ablage des Eies bis zum Ausschlüpfen 40 Tage (3. bis 12. September), davon kommen auf die Embryonalentwicklung höchstens etwa 5 Tage, so dass die Latenzperiode nur 5 Tage dauerte. Obgleich die Temperatur des Wassers nicht in allen Fällen genau bestimmt wurde, so kann man doch leicht abnehmen, dass die ziemlich verschiedene Dauer der Latenzperiode nicht von Temperaturunterschieden herrührt, sondern in den Eiern selbst ihren Grund haben muss. Die Versuchsgläser wurden stets an der Nordseite eines im Sommer sehr kühlen Zimmers hinter geschlossenen Fenstern aufbewahrt. Die Wassertemperatur kann deshalb in den Monaten Juni, Juli und Anfang September nicht über 20° C. und nicht unter 14° C. betragen haben. Der Unterschied von der Zimmertemperatur der

Wintermonate (10—17,5° C.) erscheint um so weniger erheblich, als sich später zeigen wird, dass höhere Wärmegrade allein durchaus nicht im Stande sind, die Latenzperiode abzukürzen.

Zu einer genaueren Präcisirung der unter bestimmten Temperaturen durchschnittlich eingehaltenen Latenzdauer reichen diese Versuche nicht aus. Man wird aber aus ihnen den Schluss ziehen dürfen, dass bei polyphyletischen Arten im Sommer ein Uebereinandergreifen zweier Cyclen sehr wohl vorkommen kann, sowie dass die Entwicklung eines zweiten Cyclus nach Ablauf des ersten auch dann eintreten kann, wenn kein Austrocknen stattfand.

Ein weiterer zu entscheidender Punkt war der, ob durch Wärmedifferenzen eine Abkürzung der Latenzperiode herbeigeführt werden kann.

Dass Erhöhung der Temperatur bis 32° C. dazu nicht im Stande ist, beweist der folgende Versuch, der mehrmals mit demselben negativen Resultat wiederholt wurde.

Versuch 3. *Daphnia pulex*.

Wintereier, welche Ende October abgelegt, und dann vom 2. bis 7. November getrocknet worden waren, wurden am 7. November in einem Becherglas mit kaltem Wasser ins Wasserbad gesetzt und allmählig bis zu 32° C. erwärmt. Die Temperatur blieb in den folgenden Tagen nicht immer constant, betrug während des Tages 25—32° C., sank aber während der Nacht mehrmals bis zu 20° C. herab.

Bis zum 25. November schlüpfte keine *Daphnia* aus.

Während also höhere Temperatur die Entwicklung nicht beschleunigt, erfolgt dies mit ziemlicher Sicherheit durch niedrigere Temperatur, wenigstens bei den Eiern von *Daphnia pulex* und Verwandten. Lässt man dieselben einfrieren, so entwickeln sich bei nachfolgendem Aufthauen stets einige Junge (bei Zimmertemperatur) und zwar auch dann, wenn die getrockneten Eier noch nicht den ganzen Winter gelegen haben. Sie verhalten sich also ähnlich, wie nach den interessanten Versuchen BRAUER'S die Eier gewisser Phyllopoden (*Apus productus* u. a. m.).

Es wurden mehrere derartige Versuche angestellt, so:

Versuch 4. *Daphnia pulex*.

Eine grössere Anzahl Ehippien vom Ende October, welche vom 2. bis 7. November trocken gelegen hatten, wurden am 7. November

mit Wasser übergossen und bei Zimmertemperatur (10—17° C.) aufbewahrt. Es entwickelte sich kein Junges daraus bis zum 9. Januar.

Eine andere Partie Ephippien des gleichen Ursprungs, welche bis zum 2. December ganz gleich behandelt worden waren, wurden am 2. und 3. December dem Frost ausgesetzt, so zwar, dass sie in einen Eisklotz einfroren. Nach dem Aufthauen in Zimmertemperatur erschienen schon am 5. December fünf junge *Pulex*-Weibchen, denen am 10. noch drei nachfolgten.

Versuch 5. *Daphnia pulex*; *Simocephalus vetulus*.

Eine grössere Anzahl Ephippien von den beiden genannten Arten, welche in der ersten Hälfte des November abgelegt worden waren, wurden — ohne vorher getrocknet zu sein — am 18. November auf Eisstückchen gestreut, welche innerhalb 6 Stunden schmolzen.

Der Versuch wurde nun in zwei Theile getheilt:

A

wurde vom 18. bis zum 25. November im Wasserbad auf einer Temperatur von 20—28° C. gehalten, entwickelte aber während dieser 8 Tage keine Junge, er wurde sodann bei Zimmertemperatur aufbewahrt, um zu sehen, ob die Eier nicht etwa abgestorben seien in Folge der höheren Temperatur; erst am 7. Januar schlüpften 2 *D. pulex* aus.

B

wurde bei Zimmertemperatur aufbewahrt und ergab:

25. November: 2 *Simocephalus*.

26. November: 11 *D. pulex*.

Am 3. December wurden die Ephippien abermals dem Einfrieren unterworfen, thauten am 4. December wieder auf und ergaben am:

8. December: 5 *D. pulex*.

9. December: 6 *D. pulex*.

13. December: 30 *D. pulex*.

Versuch 6. *D. pulex*, *Ceriodaphnia quadrangula* und *Simocephalus vetulus*.

Zahlreiche Ephippien desselben Ursprungs wie in Versuch 5 wurden am 18. November ebenso auf Eisstückchen gestreut und dann das Gefäss in eine Kältemischung von Salz und Eis gestellt. Bis zum Mittag des 19. war alles Eis geschmolzen und der Versuch wurde von nun an bei gewöhnlicher Zimmertemperatur aufbewahrt.

Am 25. November waren ausgeschlüpft: 12 Weibchen von *Simo-*

cephalus, 4 von *Daphnia pulex* und 4 von *Ceriodaphnia quadrangula*. Später folgte noch eine Anzahl *Simocephalus* nach bis zum 2. December.

Aus dem Versuch 5 A wird der Schluss zu ziehen sein, dass ein kurzes (6tägiges) Austrocknen der Eier keine Abkürzung der Latenzperiode herbeiführt; aus 5 B der Schluss, dass auch ein nur 2tägiges Einfrieren die Latenzperiode sofort beenden kann. In Versuch 5 hatte sogar eine nur sechsstündige Einwirkung der Temperatur von 0° denselben Erfolg.

Zugleich aber lehrt dieser Versuch, dass höhere Temperatur (20—28° C.) den günstigen Erfolg des Einfrierens wieder aufhebt. Doch scheinen individuelle Verschiedenheiten der Eier mitzuspielen, da in Versuch 5 B nach dem ersten Einfrieren nur 13 Junge ausschlüpfen und dann ein Stillstand eintrat, der erst durch ein abermaliges Einfrieren gelöst wurde. Allerdings ist hier auch die Auslegung zulässig, dass der erste Frost die Eier nicht alle gleichmässig getroffen hatte, da sie nur auf die Eisstücke daraufgestreut worden waren.

Die Wirkung rascher Temperatursteigerung, wie sie durch Einfrieren und Aufthauen und Erwärmen bis zur Zimmertemperatur gesetzt wird, scheint nicht auf die Eier aller Arten gleich energisch zu wirken. Ich habe wenigstens Dauereier von *Moina* mehrfach einfrieren lassen und nachher im Laufe eines Monats keine Brut erhalten. In einem Falle schlüpfte ein Junges aus, aber auch erst nach 16 Tagen. Ich theile diesen letzten Versuch hier mit:

Versuch 7. *Moina paradoxa*.

Etwa 30 Ehippien, vom 29. November bis 10. December abgelegt, wurden unter Wasser aufbewahrt, zuerst im Zimmer, dann am 13. December bei — 7,5° C. vor dem Fenster. Am 14. December wurden sie durch langsames Aufthauen wieder aus dem Eisklumpen gelöst, in den sie eingefroren waren und bei Zimmertemperatur aufbewahrt. Erst am 31. December schlüpfte ein Junges aus.

Für die Eier der sumpfbewohnenden Daphninen wird aus diesen Eisversuchen zu schliessen sein, dass sie durch ein- oder mehrfaches Einfrieren im Laufe des Winters zu sofortiger Entwicklung disponirt werden, sobald nach dem Aufthauen das Wasser sich bis auf einen gewissen noch nicht näher bestimmten Punkt erwärmt. Es werden also dann binnen kurzer Zeit eine grosse Menge von jungen Thieren ihre Eihüllen verlassen.

Aehnlich wie das Einfrieren scheint anhaltendes Austrocknen zu wirken. Werden Eier, welche ein oder mehrere Jahre

lang¹⁾ trocken aufbewahrt wurden mit Wasser von gewöhnlicher Zimmertemperatur angesetzt, so erscheinen die Jungen rasch hintereinander, bei *Moina* z. B. nach 8—12 Tagen. Es kann auch dann noch Nachzügler geben; diese beruhen aber darauf, dass die ausgetrockneten und mit Luft gefüllten Ehiphpien, welche stets oben schwimmen, leicht aufs Trockne gerathen und ihre Entwicklung erst wieder fortsetzen, wenn sie von Neuem ins Wasser gelangen.

Man wird sonach annehmen dürfen, dass auch solche Dauereier, welche im Frühling oder Sommer abgelegt wurden, also niemals dem Frost ausgesetzt waren, wenn sie nur stark ausgetrocknet sind, zu sofortiger Entwicklung disponirt sind, sobald sie ins Wasser gerathen.

In Bezug auf die in Ehiphpien eingeschlossenen Dauereier der Daphninen dürfen somit folgende Sätze als sichergestellt betrachtet werden:

1) Dauereier, welche im Wasser abgelegt und unter Wasser aufbewahrt wurden, entwickeln sich höchst ungleichmässig, zuweilen schon nach 10 Tagen, meist aber erst nach einem, zwei, drei oder noch mehr Monaten; ebenso verhalten sich Eier, welche nur einige Tage trocken gelegen haben. Dies heisst also: dass die Dauer der Latenzperiode, soweit sie lediglich durch die Disposition des Eies bedingt wird, bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen ist.

2) Die Latenzperiode kann abgekürzt werden:

- a. durch vollständiges Austrocknen der Eier;
- b. durch Einfrieren der Eier mit nachfolgender Temperatursteigerung auf 10—17° C. (möglicherweise auch schon bei niederer Temperatur).

3) Die Latenzperiode wird nicht abgekürzt:

- a. durch unvollkommenes Austrocknen der Eier;
- b. durch Temperaturen über 20° C.

Im Anschluss an diese Untersuchungen möchte ich hier noch auf ein verschiedenes Verhalten der Ehiphpien bei *Moina* einerseits und bei *Daphnia* und Verwandten andererseits aufmerksam machen, welches auf einer hübschen Anpassung zu beruhen scheint.

Die Ehiphpien von *Moina* nämlich sinken stets unter, wenn

1) Aus Schlamm, welcher drei Jahre lang trocken im Zimmer gelegen hatte und während dieser ganzen Zeit niemals angefeuchtet worden war, entwickelten sich noch zahlreiche Moinen.

sie vom Thier abgestreift werden, und man findet deshalb in einem Moina-Aquarium den Boden besäet mit weissen Ehippien. Die Ehippien schwimmen erst, nachdem sie einmal gründlich ausgetrocknet worden sind. Die zelligen Räume zwischen den beiden Blättern des Ehippiums füllen sich dann mit Luft. Wenn man getrockneten Moina-Schlamm mit Wasser übergiesst, so kommen alle Eier an die Oberfläche, gerade so wie bekanntlich die Eier der Phyllopoden.

Ganz anders bei *Daphnia* und ihren nächsten Verwandten: *Scapholeberis*, *Ceriodaphnia* und *Simocephalus*. Auch hier können zwar die frisch abgestreiften Ehippien zu Boden sinken und sie thun dies an gewissen Localitäten auch in Masse, aber nur dann, wenn sie nicht zuvor in Berührung mit der Luft gekommen sind. Sobald aber eine *Daphnia* mit ihrem Ehippium die Oberfläche des Wassers berührt hat, adhärirt die Luft an ihr — wie schon RAMDOHR beobachtete — und oft so hartnäckig, dass sie nicht wieder untertauchen kann. Sie häutet sich dann an der Oberfläche und das Ehippium erhält sich schwimmend.

Massen von Ehippien gelangen so auf die Wasserfläche, unmittelbar nachdem sie abgelegt wurden, wie ich sie denn auch thatsächlich nicht nur bei *Daphnia*-Arten, sondern in ungeheurer Menge bei *Ceriodaphnia quadrangula* auf der Oberfläche eines Sees zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung angetroffen habe.

Die nächste Ursache dieser Verschiedenheit liegt darin, dass bei *Moina* die Eier im Verhältniss zum Ehippium grösser sind, das leichte Ehippium also von ihnen zu Boden gezogen wird; ferner darin, dass die Luft der Moinaschale weit weniger leicht anhaftet, als der *Daphnia*-schale; die tiefere Ursache aber wird man wohl darin sehen müssen, dass für *Moina* das Schwimmvermögen frisch abgelegter Ehippien überflüssig ist, während für *Daphnia* und Verwandte ein wesentlicher Vortheil damit verknüpft ist. Die Moinen leben in Pfützen und Lachen, welche immer von Zeit zu Zeit wieder austrocknen. Die am Boden liegenden Wintereier können dann mit Schlammstückchen durch Thiere aller Art verschleppt werden. *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Simocephalus*, *Scapholeberis* und andere bewohnen zum Theil tiefere Gewässer, die nie austrocknen; sie haben somit in den schwimmenden, den Vögeln sehr leicht sich anhängenden Ehippien ein vortreffliches Verbreitungsmittel erlangt, ohne welches sie von vielen ihrer Wohnorte gar nicht sich ausbreiten könnten.

Alles bisher Vorgebrachte bezog sich nur auf die Dauereier derjenigen Daphnoiden, welche Ehippien hervorbringen.

Wie früher ¹⁾ schon gezeigt wurde, besitzen aber die meisten Daphnoiden keine Ephippien. Ausserhalb der kleinen Gruppe der Daphninae finden sich so künstlich eingerichtete Schutzvorrichtungen für die Eier nur noch bei einigen Lynceiden vor, doch weniger ausgebildet. Die Sidinen lassen ihre Eier ins Wasser fallen, umhüllt von einer minimalen Schicht klebrigen Stoffes, mittelst dessen sie fremden Körpern auf dem Grund anhaften, Polyphemus versieht seine Eier mit einer dickeren Gallertschicht, Leptodora, Bythotrephes und Evadne schützen sie nur durch eine dicke, doppelte hornige Schale und nur die Lynceiden zeigen wieder die Tendenz, die abgestreifte Haut des Mutterthieres als Schutz für das Ei zu verwerthen und es kommt hier zum Theil sogar zur Bildung von Ei-Logen.

Wie verhält es sich nun mit allen jenen Eiern, welche nicht in einem Ephippium abgelegt werden? unter welchen Bedingungen entwickeln sie sich? wo gerathen sie überhaupt hin und wie werden sie verbreitet?

Ausser dem Wenigen, was ich selbst früher schon mitgetheilt habe, wissen wir leider darüber so gut wie Nichts; auch war ich seither nicht in der Lage, darüber weitere Beobachtungen anzustellen.

Für Leptodora, Polyphemus, Sida, Daphnella, Bythotrephes habe ich angegeben, dass sie unter normalen Verhältnissen langsam zu Boden sinken; sie sind um ein Weniges schwerer als Wasser und schwimmen nur dann an der Oberfläche, wenn sie vorher an die Luft gebracht worden waren. Wir dürfen also annehmen, dass sie sich meistens in den Schlamm einbetten und dort ihre Latenzperiode durchmachen.

Dort werden sie in der Regel weder einfrieren, noch austrocknen, sondern im Wasser selbst ausharren und so wird auch Einfrieren und Austrocknen bei ihnen nicht den gewöhnlichen Anstoss zur Entwicklung abgeben können, sie werden vielmehr nach Ablauf einer gewissen Latenzperiode von bestimmter Dauer sich entwickeln, ähnlich wie die überwinternden Puppen vieler Schmetterlinge erst nach bestimmter Latenzdauer sich entwickeln, und sich durch Wärme nur wenig »treiben« lassen. Uebrigens können alle diese Eier unter Umständen dem Eintrocknen und Einfrieren ausgesetzt werden und in vielen Sümpfen und selbst Seen wird dies sogar oft vorkommen durch das Zurücktreten des Wassers von dem Ufer im Winter. Dass jedenfalls alle diese Arten das Eintrocknen vertragen, beweisen zuerst die oben mitgetheilten Erfahrungen, welche ich in meinen künstlichen Sümpfen an Polyphemus und Daphnella machte. Beide Arten erschienen wieder,

¹⁾ Siehe diese »Beiträge«. Abhandlung II. p. 402. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. p. 446.

obgleich die Stümpfe einen ganzen Winter hindurch trocken gelegen hatten. Weiter aber schliesse ich es aus einer von Frič¹⁾ mitgetheilten Thatsache. Viele der grossen, böhmischen Fischteiche werden alle drei Jahre ganz trocken gelegt und mit Gras und Getreide besäet. Nichtsdestoweniger enthalten sie immer wieder dieselbe Daphnoiden-Fauna, wie andere Teiche, welche nie abgelassen werden. Unter ihren Bewohnern befinden sich nun gerade auch Arten mit ephippiumlosen Dauereiern, nämlich *Sida crystallina*, *Daphnella brachyura* und *Leptodora hyalina*.

V. Zusammenfassung der gewonnenen Thatsachen.

Aus vorstehenden Untersuchungen geht hervor, dass ein- und zweigeschlechtliche Generationen in verschiedener Weise bei den Daphnoiden miteinander abwechseln und dass der Modus ihres Wechsels in auffallender Beziehung zu den äussern Lebensverhältnissen steht. Je nachdem Vernichtungsursachen (Kälte, Austrocknen u. s. w.) mehrmals im Jahr oder nur einmal oder gar nicht die Colonien einer Art heimsucht, finden wir Daphnoiden mit mehrfachem *Cyclus* innerhalb eines Jahres oder mit einem *Cyclus*, oder schliesslich sogar Arten oder wenigstens einzelne Colonien dieser Arten, welche gar keinen Generationscyclus mehr erkennen lassen und wir können danach polycyclische, monocyclische und acyclische Arten unterscheiden.

Damit sind indessen die Verschiedenheiten in der Generationsfolge noch keineswegs erschöpfend bezeichnet, besonders stuft sich die Gruppe der polycyclischen Arten noch vielfach ab und zwar — soweit wir es beurtheilen können — entsprechend den feineren Abstufungen der Lebensverhältnisse, vor Allem nach dem häufiger oder weniger häufigen Eintreten von Vernichtungsursachen. Die beste und wissenschaftlich genaueste Eintheilung der verschiedenen *Cyclus*-formen wäre nicht die eben gegebene, sondern diejenige, welcher die Zahl der ein- und zweigeschlechtlichen Generationen zu Grunde läge, wie sie bei den verschiedenen Arten in ihrer Aufeinanderfolge den *Cyclus* ausmachen. Dazu fehlt indessen noch eine genügende Anzahl von genauen Beobachtungen.

Die polycyclischen Arten.

Wenn man die Daphnoiden nach ihrem Wohnort in Pfützen-, Sumpf- und See- (Meeres-) Bewohner eintheilt, so gehören alle Pfützen-

1) » Ueber die Crustaceen-Fauna der Wittingauer Teiche etc.« Sitzungsberichte d. k. b. Gesellschaft d. Wissenschaften. 4873.

und die meisten Sumpfbewohner zu den polycyclischen Arten. Versteht man unter der Dauer eines Generationscyclus die Zahl der Generationen vom Dauerei bis wieder zum Dauerei, so besitzen die Pfützenbewohner den kürzesten Cyclus, die Sumpfbewohner aber einen längeren, einige von ihnen sogar einen schon so vielgliedrigen, dass er unter ungünstigeren äussern Verhältnissen nur einmal im Jahr sich abspielen kann und damit eine Art, welche ursprünglich polycyclisch ist, zur Monocyclie gezwungen wird.

Die Generationsfolge der Pfützenbewohner gestaltet sich bei den beiden am genauesten untersuchten Moina-Arten am kürzesten, denn der Cyclus, wenn man ihn in dem eben angegebenen Sinne fasst, bestünde hier nur aus zwei Generationen. Bei Moina ist nur die erste, aus den Dauereiern hervorgehende Generation rein eingeschlechtlich, schon die folgende enthält zahlreiche Geschlechtsthiere, neben welchen aber auch noch parthenogenesirende Weibchen vorkommen. Von Letzteren geht dann die Bildung einer dritten Generation aus, die ebenfalls wieder zum grösseren Theil aus Geschlechtsthieren, zum weit kleineren aus Jungfernweibchen besteht. Noch mehrere Generationen können dann ferner aus einander hervorgehen, alle — soweit sie verfolgt wurden — in derselben Weise zusammengesetzt.

Man wird also genauer sagen müssen: der Generationscyclus dieser Arten kann schon mit zwei Generationen beendet sein, einer ersten eingeschlechtlichen und einer zweiten ein- und zweigeschlechtlichen, welche Letzterer aber noch eine unbestimmte Reihe gemischter Generationen nachfolgen kann. Es ist zweckmässig nur die ersteren als den Generationscyclus im engeren Sinn zu bezeichnen, die ganze Reihe von Generationen aber von der Gründung einer Colonie aus Dauereiern bis zu ihrem Untergang als Colonieperiode zu bezeichnen.

Offenbar entspricht dieser Fortpflanzungsmodus sehr genau den Lebensbedingungen der beiden Moina-Arten.

Die erste Generation vervielfältigt sich in wenigen Tagen auf das Zehn- bis Zwanzigfache und diese neuerzeugte zweite Generation sorgt sofort für die Sicherung der Colonie durch Hervorbringung von Dauereiern. Schon drei Wochen nach dem ersten Regen, der die ausgetrocknete Pfütze füllte, kann die Erhaltung der Art einem abermaligen Austrocknen gegenüber sichergestellt sein, und jede weitere Woche, welche der Colonie gegönnt wird, vermehrt die Anzahl der Dauereier, während zugleich ununterbrochene Jungfernzeugung für Erhaltung und Vermehrung der lebenden Individuen Sorge trägt.

Dieser erste Fall ist zugleich der einfachste und in Bezug auf seine

Ursachen der klarste. So genau und auffallend hier auch die Beziehung zu den äussern Lebensbedingungen ist, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass ein directer Zusammenhang zwischen beiden nicht besteht, dass momentane äussere Einwirkungen auf die Ein- oder Zweigeschlechtlichkeit der Generationen ganz ohne Einfluss sind. So oft und unter welchen äussern Umständen auch die Versuche wiederholt wurden, immer zeigte sich die gleiche Art der Generationsfolge und der Schluss ist unvermeidlich, dass dieselbe hier in der Constitution der Art selbst begründet liegt, dass sie ein für allemal fixirt ist und unter allen Umständen in derselben Weise eintritt. Ich betone dies besonders deshalb, weil es ein Licht auf die zweite Art der Generationsfolge wirft, die weniger scharf ausgeprägt, wechselvoller und deshalb auch schwieriger in ihren wahren Ursachen zu erfassen ist.

Diese zweite Form der Generationsfolge findet sich bei denjenigen polycyclischen Arten, welche nicht ausschliesslich die kleinsten Wasseransammlungen bewohnen, sondern vorwiegend grössere, also weniger Pfützen und Regenlachen, als tiefere Wasserlöcher, Gräben und Sumpfe. Sie unterscheidet sich von der ersten durch die Zahl der rein eingeschlechtlichen Generationen; es folgen deren mehrere aufeinander, ehe zweigeschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Die Zahl der eingeschlechtlichen Generationen ist offenbar je nach der Art verschieden, bei *Daphnia pulex* sind es deren zwei bis vier, bei *Polyphemus* schwerlich mehr als zwei, bei *Daphnella* aber wahrscheinlich wieder mehr. Von der Zahl der rein eingeschlechtlichen Generationen, natürlich auch von der Schnelligkeit, mit welcher sich dieselben folgen und von der Zeit, welche der ganzen Art gegeben ist, muss es abhängen, ob mehrere Generationscyclen sich im Jahre abspielen können oder nur ein einziger.

Daphnella brachyura tritt im Bodensee stets nur monocyclisch, in den benachbarten Sümpfen aber oft polycyclisch auf und es ist sehr wahrscheinlich, dass gar manche dieser Arten, welche im Süden von Deutschland die Zeit zu zwei Cyclen noch finden, im Norden nur einen Cyclus durchlaufen können. Mit Sicherheit wird man dies von den arktischen Daphnien annehmen können. Dass diese noch unter dem 80° nördlicher Breite vorkommen, ist mir aus mündlicher Mittheilung meines Freundes, Herrn Dr. BESSELS, dem kühnen Theilnehmer an der Polaris-Expedition vom Jahre 1871—1872, bekannt¹⁾. Auch in Island

1) In dem nach Abschluss des Manuscriptes erschienenen grossen Reisewerke von EMIL BESSELS: »Die amerikanische Nordpol-Expedition« findet sich

kommt eine Daphnia-Art vor, und zwar *D. hyalina*, die Bewohner in unserer Seen, wie ich aus einigen isländischen Exemplaren ersehe, welche ich der Güte des Herrn von ROUGEMONT verdanke. Allerdings ist diese letztere Art auch bei uns monocyclisch.

Alle Arten, welche in der vierten oder fünften Brut schon Dauereier hervorbringen, werden unter günstigen klimatischen und meteorologischen Verhältnissen zwei oder mehr Cyclen im Jahr durchlaufen können. Es wird dies zuerst vom Eintritt des Frühjahrs abhängen und von der mit ihm verbundenen bestimmten Höhe der Wassertemperatur, bei welcher die überwinterten Eier ihre Brut entlassen. Damit ist also der Anfang des ersten Cyclus gegeben und nach den oben mitgetheilten Daten über *Polyphemus* und *Daphnella* darf man vermuthen, dass dieser Anfang nicht für alle Arten gleichzeitig erfolgt, sondern dass die Dauereier verschiedener Arten bei verschiedener Temperatur sich entwickeln. Diese Annahme wird noch wesentlich gestützt durch die im Mai 1879 gemachte Beobachtung, dass die Sexualperioden von *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus* und *Chydorus sphaericus* zwar gleichzeitig in demselben Sumpfe eintraten, die von *Ceriodaphnia reticulata* aber etwas später und die von *Daphnia longispina* noch später.

Die Schnelligkeit, mit welcher die Bruten einer neugegründeten Colonie aufeinander folgen, hängt wesentlich von der Wassertemperatur ab und so wird also eine zweite, wenn auch bedeutend geringere Ursache der zeitlichen Schwankungen im Eintritt der Sexualperiode in den ferneren Witterungsverhältnissen liegen, welche die neugegründete Colonie treffen und man wird sich nicht wundern dürfen, wenn z. B. bei *Daphnia pulex* die erste Geschlechtsperiode des Jahres bald in den März, bald in den Mai oder Juni fällt, und zwar nicht nur an verschiedenen Localitäten während desselben Sommers, sondern auch an derselben in verschiedenen Jahren. Von der Zeit aber, in welcher die neuen Dauereier abgelegt werden, muss es in erster Instanz wieder abhängen, ob noch ein zweiter Cyclus beginnen kann oder nicht. Es wurde für die bekanntesten Sumpfbewohner gezeigt, dass ihre Dauereier sich auch ohne Austrocknen entwickeln, dass sie aber auch bei Aufbewahrung unter Wasser stets eine Latenzperiode einhalten, welche durch höhere Temperatur nicht abgekürzt werden kann. Es folgt daraus, dass auch mitten im Sommer erst nach Ablauf dieser Latenzperiode die Entstehung eines zweiten Cyclus möglich ist, und dessen

neben vielen andern, höchst interessanten faunistischen Bemerkungen auch eine Notiz (p. 308), nach welcher während des Sommers sich ungeheure Mengen kleiner Kruster (*Daphnia rectispina* Kr. und *Branchinecta grönländica* Verrill.) in den Landseen bei der Polaris-Bay auf beinahe 82° nördl. Breite zeigten.

Realisirung wird dann wieder davon abhängen, ob zu dieser Zeit die Wassertemperatur nicht schon wieder unter das Minimum gesunken ist, bei welchem sich die Eier noch entwickeln. Aehnlich wird sich die Sache gestalten, wenn ein Austrocknen des betreffenden Sumpfes im Sommer eintritt. Da vollständiges Austrocknen der Dauereier sie zu sofortiger Entwicklung disponirt, so wird ein zweiter Cyclus sich stets entwickeln können, falls der den Sumpf füllende Regen nicht allzuspät im Jahre, d. h. bei einer allzu niedrigen Temperatur eintritt.

Aus diesen Erwägungen geht hervor, dass der Eintritt der Geschlechtsperioden bei vielen dieser Arten nicht genau an bestimmte Monate gebunden sein kann, wie dies bei den monocyclischen Arten der Fall ist. In der That ist dem auch nicht so, denn auch die zweite Sexualperiode fällt bei *Daphnia pulex* z. B. keineswegs immer in den September, sondern oft schon in den August und nicht selten findet man Dauereibildung noch im October oder selbst November, von der ohne Beobachtung derselben Colonie während des ganzen Sommers freilich nicht zu sagen ist, ob es die zweite, oder aber vielleicht eine dritte ist.

Im Allgemeinen wird man sagen können, dass der Eintritt der Geschlechtsperioden und damit zugleich die Anzahl der Jahrescyclen um so grösseren Schwankungen ausgesetzt sein wird, je kürzer der Cyclus und je niedriger das Temperatur-Minimum für die Entwicklung der Dauereier ist. Das Erstere ist selbstverständlich, das Letztere beruht darauf, dass das erste flüchtige Steigen der Wassertemperatur in kleinen Wasseransammlungen zu sehr verschiedener Zeit des Frühjahrs eintreten kann, während eine gewisse noch höhere Temperatur vermuthlich erst nach länger anhaltender wärmerer Witterung erreicht wird, also auch der Zeit nach constanter eintritt.

Es fragt sich nun, ob auch bei dieser mehrgliedrigen Form des polycyclischen Generationscyclus die Anpassung an die äussern Lebensbedingungen sich erkennen lässt.

Darauf muss im Allgemeinen gewiss bejahend geantwortet werden, wenn auch von vornherein zuzugeben ist, dass diese Anpassung nicht so scharf und bestimmt hervortritt wie bei dem zweigliedrigen Cyclus von *Moina*. Es unterliegt keinem Zweifel, dass in sehr vielen Fällen die Wohnstätten dieser Arten im Sommer austrocknen und es kann dagegen nicht in Betracht kommen, dass dies auch häufig nicht geschieht, denn Anpassungen können immer nur ad majorem partem geschehen, die grössere Zahl der Fälle entscheidet, ob es für die Erhaltung der Art nothwendig ist, oder nicht, dass schon nach der dritten, vierten oder

fünften Generation Dauereier gebildet werden. Gerade deshalb aber, weil die Majorität entscheidet, fehlt uns ein bestimmtes Urtheil, ob im einzelnen Fall wirklich eine Anpassung vorliegt oder nicht und wir werden sicherer gehen, wenn wir aus der Kürze des Cyclus schliessen, dass die Mehrzahl der Colonien der betreffenden Art einem sommerlichen Austrocknen unterworfen ist, als wenn wir umgekehrt versuchen wollten abzuschätzen, ob wirklich in der Mehrzahl der Fälle ein Austrocknen stattfindet, und danach zu entscheiden, ob die kurze Dauer dieser Cyclen auf Anpassung beruht. Diese Sumpfbewohner sind deshalb zu einem förmlichen Beweis, dass die Cyclusform auf Anpassung an die Lebensverhältnisse beruht, am wenigsten geeignet.

Erspriesslicher erscheint es, sich zu vergegenwärtigen, welcherlei Verhältnisse hier überhaupt in Betracht kommen. Zuerst ist nicht aus dem Auge zu verlieren, dass die Gliederzahl des Generationscyclus sich nur im Laufe länger Zeiträume fixirt haben, dass sie deshalb auch im Allgemeinen keinem raschen, dem augenblicklichen Wohnort entsprechenden Wechsel unterworfen sein kann. Wenn wir z. B. sehen, dass *Polyphemus* in den Sümpfen am Nordabhang der Alpen einen sehr kurzen und deshalb häufig doppelten Generationscyclus durchmacht, obgleich in dem feuchten Sommerklima der dortigen Gegend ein Austrocknen der Sümpfe meist nicht eintritt, so ist zu bedenken, dass die Art weit verbreitet sein und sich z. B. in den Sümpfen Ungarns oder Italiens andern Lebensbedingungen gegenüber sehen mag¹⁾.

Ferner kommt in Betracht, dass das Austrocknen nicht der einzige sommerliche Vernichtungsfactor einer Daphnidencolonie ist, sondern wie in dem Abschnitt über die »Vernichtungsursachen« dargelegt wurde, deren noch andere vermuthet werden müssen: Zu hohe Temperatur des Wassers (in wärmeren Gegenden) und Ausfüllung des freien Wassers mit wuchernder Pflanzenmasse.

Wenn sich aber schon das Austrocknen einer statistischen Behandlung vorläufig noch entzieht, so noch vielmehr diese Factoren. Wir müssen uns deshalb für jetzt damit begnügen, wahrscheinlich gemacht zu haben, dass die kurzen Generationscyclen der Sumpfbewohner auf Anpassung an die durchschnittliche kurze Dauer der ihnen gegönnten Lebensperioden oder Colonieperioden beruhen.

Nehmen wir dies einmal als erwiesen an, so wird sich aus den grossen Schwankungen, welchen diese Colonieperioden besonders für

1) Ueber die Verbreitung dieser Art in den genannten Ländern habe ich keine Angaben finden können.

die Bewohner kleinerer Wasserlöcher, Gräben u. s. w. unterworfen sind, eine weitere durch Beobachtung gefundene Eigenthümlichkeit dieser mehrgliedrigen Cyclusform verstehen lassen, ich meine das über mehrere Generationen zerstreute Erscheinen der Sexualthiere. In den Züchtungsversuchen mit *Daphnia pulex* traten Geschlechtsthiere nicht selten schon in der vierten Generation auf, häufiger in der fünften und sechsten, zuweilen aber auch schon in der dritten, wenn auch nur in späteren Bruten derselben. Dies heisst mit andern Worten, die Generationen III—VI sind gemischte, sie bestehen zum Theil aus Jungfern, zum Theil aus Geschlechtsthieren, und zwar so, dass in Generation III nur ganz vereinzelt Geschlechtsthiere enthalten sind, in IV deren mehrere, in V und VI aber dieselben die Mehrzahl ausmachen. Operirt man nur mit kleinen Individuen-Mengen, so kann es leicht geschehen, dass man weder in der dritten, noch der vierten Generation ein Geschlechtsthier erhält, während diese Wahrscheinlichkeit keine Geschlechtsthiere zu erhalten in Generation V und VI nur gering ist.

Offenbar entspricht dieses allmälige Anwachsen der Dauereibildung sehr wohl den Schwankungen im Eintritt der Vernichtungsperioden. Die Wahrscheinlichkeit des Eintrittes einer solchen schon in der dritten Generation ist sehr gering, dementsprechend auch die Anzahl der Geschlechtsthiere dieser Generation u. s. w.

Noch eine andere auffallende Erscheinung lässt sich auf Grund der bisherigen Erfahrungen erklären, während sie auf den ersten Blick ein Einwurf gegen die Theorie zu sein scheint. Es ist dies die Ungleichheit in der Intensität der Sexualperioden bei diesen polycyclischen Arten.

In der Regel findet man auf der Höhe der Geschlechtsperiode bei *Daphnia pulex* die immense Majorität aller Weibchen gleichzeitig in geschlechtlicher Fortpflanzung, in andern Fällen aber nur eine geringe Minorität. Das Letztere verlangt eine Erklärung und ich möchte sie darin sehen, dass die Entwicklung der Colonie aus Wintereiern nicht gleichzeitig, sondern während eines längeren Zeitraums stattgefunden hat. Es besteht dann streng genommen die betreffende Colonie nicht aus einem, sondern aus vielen übereinandergreifenden Generationscyclen, und die Folge muss sein, dass auch die Sexualperioden dieser Separatcyclen nicht zusammenfallen, sondern gewissermassen hintereinander herlaufen.

Damit stimmt die Thatsache, dass schwache Spexualperioden immer sehr lange andauern, starke dagegen nur verhältnissmässig kurz; damit stimmt weiter, dass solche schwache, man könnte sagen ver-

zettelte Sexualperioden gewöhnlich (soweit meine Beobachtungen reichen) zweite Sexualperioden sind. So wurden in Tümpel I vom 15. October 1876 bis Ende Januar 1877 fortwährend eine kleine Minorität von Geschlechtsthieren neben einer grossen Ueberzahl von Jungfernweibchen beobachtet und diese Thatsache würde sich gut verstehen lassen, wenn man annehmen dürfte, dass die im Mai 1876 massenhaft producirten Dauereier ihre jungen Thiere nicht genau zur gleichen Zeit, sondern ganz unregelmässig hintereinander entlassen hätten.

Diese Annahme hat nun durchaus nichts Bedenkliches, insofern die Versuche gelehrt haben, dass das Ausschlüpfen der Wintereier von *Daphnia* von mancherlei Umständen derart abhängig ist, dass daraus ganz wohl eine grosse Ungleichheit der Entwicklung resultiren kann.

Ein Theil der abgelegten Ehiphpien schwimmt auf der Oberfläche, ein anderer sinkt unter. Der Letztere nun lässt schon nach den oben angeführten Versuchen ein sehr ungleiches Ausschlüpfen der Jungen vermuthen, da die Eier zu einer ziemlich verschiedenen Länge der Latenzperiode disponirt zu sein scheinen. Bei dem Ersteren aber kommt es darauf an, wie bald und wie vollständig die ans Land getriebenen Eier austrocknen und dann wiederum, ob sie nach der Austrocknung plötzlich alle auf ein Mal etwa durch einen heftigen Gewitterregen wieder ins Wasser geschwemmt werden, oder aber durch kurze und schwache Regen in mehreren kleinen Partien. Im letzteren Fall wird auch das Ausschlüpfen der Jungen nicht gleichzeitig erfolgen können.

Sobald also nicht der ganze Tümpel austrocknet, hängt es von mancherlei Zufälligkeiten ab, ob die Entwicklung der Dauereier mehr oder weniger gleichzeitig erfolgt, von der Witterung, von den localen Terrainverhältnissen, von der steilen oder flachen Beschaffenheit der Ränder des Sumpfes u. s. w.

Anders steht die Sache bei vollständigem Austrocknen des ganzen Tümpels. Da hierdurch die Latenzperiode abgekürzt wird, werden sich alle Eier gleichzeitig entwickeln müssen, sobald derselbe sich von Neuem mit Wasser füllt, und dasselbe wird nach den oben mitgetheilten Eisversuchen eintreten müssen, wenn die im Eis eingefrorenen Eier im Frühjahr frei und höherer Wärme ausgesetzt werden.

Im Allgemeinen wird man deshalb erwarten müssen, dass die Sexualperiode des ersten Jahrescyclus eine zeitlich concentrirtere sein wird, als die zweite und es scheint in der That bei *Daphnia pulex* sich so zu verhalten.

An solchen Localitäten freilich, welche ein Ueberwintern einzelner Jungfernweibchen gestatten, muss auch das Bild der Frühlings-Sexualperiode in seiner Reinheit getrübt werden. Nach den oben mitgetheilten

Versuchen 48 und 49 muss geschlossen werden, dass die Nachkommen solcher überwinteter Weibchen auch wieder in geschlechtliche Fortpflanzung eintreten können. Eine solche zweite Sexualperiode ein und desselben Cyclus braucht aber durchaus nicht mit derjenigen des neuen, im Frühling begonnenen Cyclus zusammenzufallen.

Die Verhältnisse liegen hier complicirter, als bei irgend einer andern Gruppe und es werden noch viele Versuche und Beobachtungen zu ihrer völligen Klarlegung erforderlich sein.

Die monocyclischen Arten.

Der Generationscyclus ist hier immer ein vielgliedriger, und zwar beginnt derselbe mit einer grösseren Zahl eingeschlechtlicher Generationen, der sodann gegen Ende der warmen Jahreszeit die Geschlechtsgenerationen folgen. Diese bilden in den meisten Fällen den Abschluss des Cyclus, nur wenn die Sexualperiode wie bei *Daphnia hyalina* sehr früh fällt (Ende August), folgt noch eine Anzahl vorwiegend eingeschlechtlicher Generationen nach. Die Zahl der eingeschlechtlichen Generationen ist noch für keine Art genau bestimmt worden, doch muss sie jedenfalls für die verschiedenen Arten eine verschiedene sein. Man kann dies schon aus der verschiedenen Länge der eingeschlechtlichen Periode schliessen, wenn man zugleich die verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit in Betracht zieht.

So verlässt die junge *Sida* (in den Sümpfen) vermuthlich schon Ende April das Winterrei, während die Sexualperiode erst in der Mitte des October beginnt. Die rein eingeschlechtliche Periode dauert somit volle sechs Monate.

Daphnia hyalina findet sich schon Mitte April im Bodensee und zwar bereits trüchtig; ihre Sexualperiode beginnt aber schon Mitte August, so dass die Dauer der eingeschlechtlichen Fortpflanzung etwa vier Monate beträgt. *Bythotrephes* schlüpft Anfangs April aus dem Ei und pflanzt sich dann bis in den October, also volle sechs Monate lang rein eingeschlechtlich fort. *Leptodora* endlich verlässt bei uns wohl Anfang Mai das Ei (wenn nicht — wie im Lago maggiore¹⁾ — schon im

1) Ich möchte bei dieser Gelegenheit nicht unerwähnt lassen, dass sich meine früher geäusserte Vermuthung, die *Leptodora* werde sich in allen oberitalienischen Seen finden, inzwischen bestätigt hat. Mein Freund, Herr Professor PAVESI in Pavia, hat dieselbe kürzlich im See von Como, Lugano, Varese, Monate, Comabbio, Ghirla und im Albaner See bei Rom nachgewiesen; dagegen schien sie im Lago Trasimeno zu fehlen. Von *Bythotrephes* wurden einige Exemplare im Comersee gefunden; höchst wahrscheinlich wird derselbe aber auch in den übrigen Seen der Südalpen

April) und tritt im September in geschlechtliche Fortpflanzung, die aber erst im October ihren Höhepunkt erreicht. Die eingeschlechtliche Periode dauert also hier drei bis vier Monate.

Eine Abschätzung der Zahl der eingeschlechtlichen Generationen ist sehr schwer, da die Schnelligkeit der Fortpflanzung je nach der Temperatur des Wassers eine sehr verschiedene ist. Doch wird man vielleicht für *Sida* mindestens 20 Generationen annehmen dürfen, für *Daphnia hyalina* mindestens 42, für *Bythotrephes* vielleicht 40, für *Leptodora* wohl nur 6 oder 7.

Ein stricter Beweis, dass bei diesen Arten immer dieselben Generationen die Geschlechtssthiere enthalten, lässt sich somit für jetzt nicht führen, doch liegt auf der Hand, dass das ungemein regelmässige Eintreten der Geschlechtsperiode in ganz bestimmten Monaten sehr zu Gunsten dieser Auffassung spricht. Es kann durchaus nicht überraschen, dass hier dieselbe Generationszahl in jedem Jahr fast genau um das nämliche Datum herum erscheint, denn es liegt in der Natur des Wohnortes, dass auch der Anfang des *Cyclus* in jedem Jahr sehr genau in die nämliche Zeit fallen muss.

Die betreffenden Arten sind sämtlich Seebewohner und die Temperatur solcher grösserer Wassermassen hebt und senkt sich alljährlich fast genau in der gleichen Weise. Wohl ist *Sida crystallina* auch Bewohnerin grösserer Sümpfe und Weiher, sie ist aber auch in Seen nur Uferbewohnerin und wird deshalb an beiderlei Orten so ziemlich ähnlichen Temperaturverhältnissen unterworfen sein. Jedenfalls sind die jährlichen Schwankungen im Eintritt der für Entwicklung der Wintereier erforderlichen Minimaltemperatur in einem grösseren Sumpf oder Weiher sehr unbedeutend gegenüber denjenigen in einem kleinen Graben oder Wasserloch, wie solche den Hauptaufenthalt z. B. der *Daphnia pulex* bilden. In Letzteren kommt die directe Sonnenwirkung wesentlich in Betracht, während grössere Wassermengen doch nur der mittleren Lufttemperatur langsam nachfolgen.

Dass sich bei den bis jetzt genannten monocyclischen Arten die Monocyclie als Anpassung an die Lebensverhältnisse auffassen lässt, bedarf keiner besonderen Erläuterung. Die Thatsache wenigstens liegt

leben. Danach besitzt wenigstens *Leptodora* eine sehr weite nordsüdliche Verbreitung von den skandinavischen bis zu den mittelitalienischen Seen, eine Thatsache, die es wohl ausser Zweifel setzt, dass auch bei dieser Art mit nackten, des *Ephippiums* entbehrenden Dauereiern eine Verschleppung Letzterer durch Vögel stattfindet. Die Untersuchungen von PAVESI siehe in »Rendiconti del R. Istituto Lombardo Serie II. Vol. XII, fas. XI—XII. »Nuova serie di ricerche della fauna pelagica nei laghi italiani«. 1879.

vor, dass alle diese Arten im Winter aussterben und in den Monaten Januar, Februar und März im See fehlen. Warum sie im Winter aussterben, ist eine weitere Frage, deren Beantwortung nicht so einfach ist, als sie scheint, wie oben in dem Abschnitt über die Vernichtungsursachen zu zeigen versucht wurde. Die Temperatur der oberflächlichen Schichten des Sees sinkt auch in den Monaten Januar und Februar nicht unter 5° C. und bei dieser Temperatur pflanzt sich *Daphnia pulex* z. B. noch sehr gut fort und *Bosmina longispina* lebt thatsächlich den ganzen Winter durch im See. Es bedürfte also genau genommen erst des experimentellen Nachweises, dass die übrigen See-Daphnoiden eine so niedrige Temperatur nicht vertragen, oder sich wenigstens bei derselben nicht fortpflanzen, ehe man das Aussterben derselben auf die Temperaturverhältnisse zurückführen könnte.

Mag nun aber die winterliche Seetemperatur directe oder indirecte Ursache des Aussterbens sein, die Thatsache des Aussterbens steht fest und somit muss auch die dem Untergang der Colonie unmittelbar vorhergehende Bildung der Dauereier als eine Anpassung an das allwinterliche Aussterben aufgefasst werden.

Wohl aber ist man berechtigt zu fragen, warum bei einzelnen Arten die Sexualperiode dem Verschwinden der Art nicht unmittelbar vorhergeht, sondern noch eine ganze Reihe von eingeschlechtlichen Generationen folgt, denen höchstens noch einige Sexualthiere beigemischt sind?

Dies kommt von den in Betracht gezogenen Arten nur bei *Daphnia hyalina* vor, bei welcher die Sexualperiode schon Ende August ihren Höhepunkt erreicht, während Jungfernweibchen noch bis in den November hinein den See bevölkern.

Ich halte diese Erscheinung für eine sehr interessante, weil ich glaube, dass sie auf vergangene Lebensperioden dieser Art zurückweist. Aus den jetzigen Lebensverhältnissen der Art lässt sie sich jedenfalls nicht erklären, denn es liegt auf der Hand, dass es für die Art weit nützlicher wäre, wenn ihre Dauereibildung wie die der übrigen unmittelbar vor die Vernichtungsperiode fiel. So wie es jetzt ist, gehen alle Jungfernweibchen, welche noch nach der Sexualperiode auftreten, für die Erhaltung der Art einfach verloren.

Eine Erklärung des jetzigen Thatbestandes bietet sich nun in doppelter Weise. Beiden Erklärungsweisen liegt dieselbe Voraussetzung zu Grunde, dass das zu frühe Eintreten der Sexualperiode auf der Vorgeschichte der Art beruhen muss, darauf also, dass die äusseren Lebensverhältnisse der Vorzeit einen kürzeren Cyclus erforderten, als er jetzt nöthig wäre.

Es fragt sich dabei nur, wie weit man zurückzugehen hat. Hat dieselbe *Daphnia hyalina* etwa schon zur Eiszeit gelebt und hat die Vermehrung der Glieder ihres Cyclus seitdem nicht vollständig gleichen Schritt gehalten mit der Verlängerung des Sommers? oder müssen wir noch weiter zurückgehen und in dem relativ kurzen Cyclus ein Erbstück der sumpfbewohnenden *Daphnia*-Arten sehen?

Mag nun die eine oder die andere Erklärung die richtige sein, immer wird man die geschlechtlichen Nachzügler, welche den letzten Generationen des Jahres beigemischt sind, als ein Zeichen auffassen dürfen, dass die Sexualperiode in einer Verschiebung gegen den Winter hin begriffen ist. Es wäre zu einer sichereren Beurtheilung erwünscht, Beobachtungen aus einer Reihe von Jahren und aus mehreren Seen zu haben, wie sie ein einzelner Beobachter zu geben nicht im Stande ist.

Es ist nicht unmöglich, dass der ebenfalls sehr frühe Beginn der Sexualperiode bei *Leptodora* (September) in ähnlicher Weise zu erklären ist, nur dass bei dieser das Ende der Sexualperiode bereits so weit als irgend möglich gegen den Winter hin vorgeschoben erscheint (November, December).

Am günstigsten liegt die Geschlechtsperiode bei *Sida* und *Bythotrephes*, nämlich Ende October und November, d. h. zu derjenigen Zeit, in welcher die Individuenzahl der Colonie ihre grösste Höhe erreicht hat, somit also auch die grösste Anzahl von Dauereiern gebildet werden muss. Allerdings läuft aber bei *Bythotrephes* eingeschlechtliche Fortpflanzung ununterbrochen neben der geschlechtlichen her. Noch im December finden sich einzelne Jungfernweibchen mit Brut und man könnte auch diese Thatsache als den Versuch eines noch weiteren Verschiebens der Sexualperiode deuten.

Bei *Sida* verschwinden die Jungfernweibchen im November vollständig und man findet alle Weibchen in Wintereibildung. Dies stimmt vollkommen zu der Beobachtung, dass die *Siden* beim ersten Frost verschwinden, denn diese Art muss sowohl in den im Winter wasserarmen Sümpfen als in den Seen unter die Eiskecke gerathen, weil sie nur die Ufer bewohnt. Ein weiteres Hinausschieben der Sexualperiode gegen den Winter hin ist also hier nicht möglich.

Es wurden bisher blos die sicher als monocyclisch erkannten Arten ins Auge gefasst. Diese sind alle Bewohner von Teichen, Seen oder grösseren Sümpfen. Es ist sehr wohl möglich, dass noch eine Anzahl von *Lynceiden* hierher gehört, sowie von *Lyncodaphniden*, die nicht ausschliesslich Bewohner solcher grösserer Wasseransammlungen sind. Die eigenthümliche, dem Grunde der Gewässer angepasste Lebensweise vieler dieser Arten legt die Vermuthung nahe, dass sie im Stande sind

auch in grossentheils ausgetrockneten oder von Pflanzen erfüllten Stümpfen auszudauern, wo *Sida* und verwandte Formen zu Grunde gehen müssten.

3. Acyclische Arten.

Wenn wir schliesslich bei *Bosmina*- und *Chydorus*-Arten ein gänzlichcs Zurücktreten der Sexualperioden beobachten, so ist auch dieses vom Standpunkt der Nützlichkeit aus zu verstehen, insofern diese Arten auch im Winter ausdauern und sich fortpflanzen, somit also für die Fortdauer einer einmal bestehenden Colonie der Dauereier entbehren können. Ob freilich aus einer ununterbrochen andauernden parthenogenetischen Fortpflanzung nicht schliesslich Schäden irgend welcher Art entstehen müssen, darüber kann vorläufig noch nicht abgesprochen werden; zuerst wird genauer festzustellen sein, in welchem Maasse überhaupt die geschlechtliche Fortpflanzung bei diesen Arten geschwunden ist, ob etwa immer nur local, oder an verschiedenen Wohnorten in verschiedenem Grade, oder ob bei einzelnen Arten überall und fast vollständig. Bei *Chydorus sphaericus* ist die Acyclie jedenfalls nur an bestimmten Oertlichkeiten zur Ausbildung gelangt, an den meisten Wohnstätten der Art haben sich die Sexualperioden ungeschwächt erhalten. Man wird voraussagen können, dass Letzteres an allen solchen Wohnorten bleibend der Fall sein wird, an welchen Vernichtungsperioden eintreten. Eine Abschwächung der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Kreuzung mit rein eingeschlechtlichen Colonien wird nicht oder kaum je eintreten können, da den Letzteren die zur Verbreitung beinahe unentbehrlichen Dauereier fehlen.

Die hauptsächlichsten der bisher gewonnenen Resultate lassen sich etwa in folgende Sätze zusammendrängen:

1) Das Auftreten von Geschlechtsthieren im Generationscyclus der Daphnoiden wird nicht durch momentan wirkende äussere Ursachen hervorgerufen.

2) Dasselbe ist vielmehr ein fest bestimmtes, und zwar gebunden an bestimmte Generationen und Bruten.

3) Diese zweigeschlechtlichen Generationen sind bei verschiedenen Arten verschiedene, bei manchen Arten ist schon die zweite Generation zweigeschlechtlich, bei andern erst die dritte bis sechste, bei noch andern etwa die zehnte, zwölfte oder selbst zwanzigste.

4) Somit ist der Generationencyclus nicht für alle Daphnoiden der gleiche, sondern unterscheidet sich vor Allem durch die verschiedene Anzahl der den Geschlechtsgenerationen vorhergehenden eingeschlechtlichen Generationen.

5) Allen Cyclusformen gemeinsam ist nur die Zusammensetzung der ersten Generation, welche überall rein eingeschlechtlich ist.

6) Die Geschlechtsgenerationen können neben männlichen und weiblichen Geschlechtsindividuen noch eine grössere oder geringere Zahl von eingeschlechtlich sich fortpflanzenden Jungfernweibchen enthalten, nicht bei allen Daphnoiden aber gehen die Geschlechtsweibchen unter natürlichen Verhältnissen nach der Hervorbringung von Dauereiern zur Parthenogenese über.

7) Die Vertheilung der beiden weiblichen Fortpflanzungsweisen auf zweierlei Individuen ist eine verschiedenen scharfe, je nach Generation und nach Art; die erste Generation aller Arten vermehrt sich niemals auf geschlechtlichem Wege und bei einigen Arten sind die als Jungfernweibchen geborenen Individuen aller Generationen unfähig zur Hervorbringung befruchtungsbedürftiger Eier (Moina), wie auch umgekehrt bei einzelnen Arten (Polyphemus) Geschlechtsweibchen immer nur befruchtungsbedürftige Eier hervorbringen und nicht später zur Parthenogenese schreiten.

8) Eine indirecte Abhängigkeit der Cyclusform von den äussern Lebensverhältnissen äussert sich dadurch, dass die Anzahl der den Geschlechtsperioden vorausgehenden eingeschlechtlichen Generationen um so kleiner ist, je häufiger durchschnittlich die Colonien der betreffenden Art von Vernichtungsperioden heimgesucht werden und andererseits um so länger, je seltener Vernichtungsperioden eintreten; solche Arten, welchen regelmässig nur einmal im Jahre die Lebensbedingungen entzogen werden (durch die Winterkälte) haben den längsten Cyclus, Arten, welche sehr häufig der Vernichtung (durch Austrocknen, Kälte u. s. w.) ausgesetzt sind, haben einen sehr kurzen Cyclus; im ersteren Fall kann sich nur ein Cyclus im Jahr abspielen, im Letzteren deren zwei oder mehrere — monocyclische und polycyclische Arten.

9) Bei einzelnen Arten, welche Orte bewohnen, die ihnen das ganze Jahr hindurch Existenz und Parthenogenese ermöglichen, ist durch gänzlichen Ausfall der Geschlechtsthiere die cyclische Fortpflanzung zur acyclischen geworden — acyclische Arten.

VI. Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden.

Die Generationsfolge der Daphnoiden beruht auf einem Wechsel geschlechtlicher und parthenogenetischer Fortpflanzung, jedoch nicht so, dass aus der einen immer die andere unmittelbar hervorginge, dass also ein Alterniren beider Vermehrungsarten stattfände, vielmehr so, dass zwar aus der Geschlechtsgeneration stets eine parthenogenetische hervorgeht, aus einer parthenogenetischen aber nicht immer wieder eine geschlechtliche, sondern sehr häufig wieder eine parthenogenetische.

Diese Thatsache ist von Bedeutung, weil sie von vornherein zeigt, dass der Wechsel der Fortpflanzungsweise unabhängig ist von der thatsächlich vorhandenen Verschiedenheit der beiderlei Eiarten, der parthenogenetisch sich entwickelnden (agamen, LUBBOCK) und der befruchtungsbedürftigen. Diese Verschiedenheit ist meistens eine erhebliche und beruht, ausser auf der fehlenden oder vorhandenen Befruchtungsbedürftigkeit, auf Unterschieden der Form, Grösse und chemischen Zusammensetzung, sowie der Hüllenbildung.

In der Beschaffenheit und den Schutzhüllen des Eies, zuweilen auch in besondern Begattungsvorrichtungen (Bythotrephes, Evadne) andererseits in den mehr oder weniger complicirten Einrichtungen eines Brutraums sind die anatomischen Unterschiede der beiderlei Weibchenformen begründet, welche die beiden Eiarten hervorbringen. Es giebt jedoch Daphnoiden, bei welchen jeder sichtbare Unterschied fehlt (Sida) und somit die physiologische Eigenthümlichkeit, agame oder befruchtungsbedürftige Eier hervorzubringen, der einzige Unterschied zwischen beiderlei Weibchen ist. Aber selbst bei solchen Arten, deren Dauereier Schutzhüllen von Seiten des weiblichen Körpers erhalten (Ehippien), oder deren agame Eier sich mit Hülfe eines Nährbodens entwickeln, sind diese Unterschiede häufig nur vorübergehende, da dieselben Individuen zuerst geschlechtlich, dann parthenogenetisch sich fortpflanzen können. Bleibende Bauverschiedenheiten finden sich nur da, wo ein Theil der Weibchen ausschliesslich der sexuellen Fortpflanzung obliegt, ein anderer ausschliesslich der parthenogenetischen. Absolut scharf scheint aber diese Arbeits-

theilung nur bei wenigen Arten (*Polyphemus*) durchgeführt zu sein, bei andern (*Moina*) sind zwar die Jungfernweibchen niemals zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt und auch die Geschlechtsweibchen verharren unter normalen Verhältnissen bei der Production von Dauereiern, allein unter abnormen Verhältnissen (bei Männchenmangel) vermögen sie doch zur Parthenogenese überzugehen.

Für die grosse Mehrzahl der Daphnoiden gilt somit der Satz, dass die Jungfern- und die Geschlechtsweibchen sich durch keinerlei bleibende anatomische Merkmale unterscheiden, vielmehr nur durch vergängliche, d. h. solche, wie sie als Begleiterscheinungen der einen oder der andern Fortpflanzungsweise auftreten. Diese selbst muss natürlich in letzter Instanz auch auf anatomischen Unterschieden beruhen, auf Unterschieden im Bau des Ovariums, in der Anordnung der Keimzellen — sie sind aber zu feiner Natur, um für jetzt schon überall und in ihrer ersten Anlage erkannt zu werden.

Die beiden Eiarten unterscheiden sich aber nicht blos in ihrer physikalischen und chemischen Beschaffenheit, sondern auch in der Entwicklung ihres Embryo. Bei allen Daphnoiden treten die agamen Eier sofort nach dem Austritt aus dem Ovarium die Embryonalentwicklung an und vollenden sie ohne Unterbrechung im Brutraum der Mutter. Ebenso allgemein bleibt die andere Art von Eiern, die befruchtungsbedürftige, in ihrer Embryonalentwicklung stehen, nachdem sie das Blastulastadium erreicht hat; das Ei wird sodann gelegt und macht nun eine Latenzperiode durch, nach deren Ablauf es sich erst zum Embryo vollständig ausbildet. Die Begriffe agame Eier und befruchtungsbedürftige decken sich also mit denen von Subitaneiern¹⁾ (Sommereiern) und Dauer- oder Latenzeiern (Wintereier).

Es verdient dies wohl hervorgehoben zu werden, denn es ist keineswegs selbstverständlich, wie sogleich gezeigt werden soll.

Der Generationscyclus besteht nun in einer verschieden langen Reihe von eingeschlechtlichen Generationen, denen dann mehr oder weniger ausschliessliche Geschlechtsgenerationen folgen, d. h. Gene-

1) Es war gerade für die vorliegende Untersuchung unerlässlich, eine Bezeichnung für die agamen Eier zu bilden, welche an die sofortige (*subitus*) Entwicklung erinnerte und als Gegensatz zu den mit Latenzperiode sich entwickelnden Dauereiern (= Latenzeiern) dienen konnte. Continuirlich und discontinuirlich sich entwickelnde Eier würde den Begriff noch schärfer ausdrücken, wäre aber sprachlich allzu schwerfällig gewesen. Es kommt doch auch bei solchen Worthildungen weniger darauf an, den Begriff möglichst vollständig auszudrücken, als vielmehr ein handliches Wort zu haben, das einigermassen an den Begriff anklingt und nicht allzu barbarisch gebildet ist.

rationen, welche beide Geschlechter enthalten und deren weibliche Individuen Dauereier hervorbringen können. Es wird nun gefragt, wie ist dieser Generationscyclus entstanden, aus welchen Ursachen, in welcher Folge der Erscheinungen?

Die Frage lässt sich auflösen in eine Reihe von Unterfragen, deren erste wohl die sein muss: Ist überhaupt die cyclische Fortpflanzung bei den Daphnoiden selbst entstanden, oder ist sie ihnen von ihren Stammformen schon übermittelt worden?

Ohne Zweifel haben die Daphnoiden mit den Phyllopoden gleiche Wurzel, ja es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie sogar die directen Abkömmlinge eines Zweiges der Phyllopoden sind, der Estheriden¹⁾; die Uebereinstimmung im Bau zwischen Letzteren und den Daphniden sensu strictiori ist so gross, dass man die Annahme eines directen genetischen Zusammenhanges nur schwer zurückweisen kann. Es muss daher bedeutsam erscheinen, dass gerade die Estheriden keine Spur einer cyclischen Fortpflanzung besitzen. Von allen Phyllopoden hat nur die Gattung *Artemia* eine Andeutung davon, indem bei ihr zweierlei Eier vorkommen, wie bei den Daphnoiden: Subitaneier und Latenz-eier; weder bei dem nächstverwandten *Branchipus*, noch bei *Apus* werden Subitaneier gebildet und die oben gestellte Frage kann demnach bestimmt dahin beantwortet werden, dass die cyclische Fortpflanzung der Daphnoiden nicht überkommen, sondern erst in und mit dieser Ordnung erworben ist.

Wenn nun weiter gefragt wird, wie, von welchem Ausgangspunkt aus ist die cyclische Fortpflanzung der Daphnoiden entstanden, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der Anstoss dazu von der Eibildung ausgegangen ist, von der Differenzirung der weiblichen Geschlechtsproducte nach zweierlei Richtung in: Sommereier und Wintereier, agamische (parthenogenetische) und sexuelle (befruchtungsbedürftige), Subitaneier und Latenz-eier (Dauereier).

Wie diese vielen Namen für dieselbe Sache schon andeuten, ist der Unterschied zwischen beiden Eiarten ein doppelter: die agamen Eier sind zugleich Subitaneier, d. h. sie durchlaufen sogleich die ganze Embryonalentwicklung, die Latenzeier bedürfen zugleich der Befruchtung, um sich entwickeln zu können. Dass diese vier physiologischen Eigenthümlichkeiten sich auch in anderer Weise combiniren können,

1) Vergleiche: CLAUß, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

beweisen die Phyllopoden. Die Gattungen *Apus* und *Limnadia* erzeugen, wie die meisten Phyllopoden, nur eine Art von Eiern, nämlich Latenz-eier, diese können aber sowohl parthenogenetisch sich entwickeln, als auf Befruchtung hin; bei *Apus* sogar bei ein und derselben Art, bei *Limnadia* jedenfalls wenigstens bei verschiedenen Arten. Der Wegfall der Befruchtung kann somit nicht das Moment sein, welches die Subitanentwicklung bedingt, und umgekehrt die Befruchtung nicht das Moment, welches die Latenz bedingt. Weiter besitzen zwei *Artemia*-Arten, *A. salina* und *fertilis* zweierlei Eier, Subitaneier und Latenzeier und beide können sich sowohl parthenogenetisch entwickeln, als nach Befruchtung! Ersteres ist durch von SIEBOLD für *Artemia salina* festgestellt worden ¹⁾, Letzteres durch denselben Forscher für *Artemia fertilis* ²⁾. Ob die letztere Art sich auch parthenogenetisch fortpflanzt, ist allerdings noch ungewiss, und umgekehrt fehlt noch der sichere Nachweis, dass bei *Artemia salina* beide Eiarten befruchtungsfähig sind, dies ist aber für die hier ins Auge gefasste Frage gleichgültig, es genügt zu wissen, dass bei zwei nächstverwandten Arten die beiden Eiarten einmal parthenogenetisch, das andere Mal geschlechtlich entwicklungsfähig sind. Füge ich noch hinzu, dass die Dauereier von *Limnadia Hermannii* sich — wie es scheint — der Befruchtung gänzlich entwöhnt haben, während die von *Limnadia Stanleyana* Claus und von *L. africana* Brauer, sowie die von Branchipusarten durchweg befruchtungsbedürftig sind, so wird der obige Satz hinreichend belegt erscheinen.

Es wird zugleich aus den angeführten Thatsachen hervorgehen, dass der Gegensatz in der Natur des Eies, um dessen Erklärung es sich hier zunächst handelt, nicht der ist: befruchtungsbedürftig oder nicht, parthenogenetisch oder nicht, sondern Subitanentwicklung oder Latenz.

Ich glaube, dass man bisher allzu sehr den Wechsel von eingeschlechtlicher und sexueller Fortpflanzung in den Vordergrund gestellt hat, offenbar unter dem Einfluss der Thatsachen des Generationswechsels wie er von Hydrozoen und Trematoden bekannt war. Dort ist ja in der That der Wechsel von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generationen das Wesentliche der cyclischen Fortpflanzung und bei den Hydrozoen liegt sogar die Annahme nahe genug, dass der Generationswechsel aus der Arbeitsteilung am Stock hervorgegangen sei, sei es nun durch

1) v. SIEBOLD, »Ueber Parthenogenesis der *Artemia salina*«. Münchn. Sitzungsberichte. 1873. p. 468.

2) »Ueber die in München gezüchtete *Artemia fertilis* aus dem grossen Salzsee von Utah«. Verhandl. d. schweiz. naturf. Gesellschaft. Basel 1877.

Umwandlung der Geschlechtsorgane in Geschlechtsindividuen, oder auf dem umgekehrten Weg, oder auf beiden.

So gelangte man unwillkürlich zu der Vorstellung, als sei jeder Generationswechsel nothwendig mit einem Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung verbunden und fand diese Anschauung durch die Daphnoiden nur von Neuem bestätigt.

Dennoch bedingt die cyclische Fortpflanzung, als solche durchaus nicht schon diesen Wechsel der Entwicklungsmomente des Eies, wie wir aus den bisher bekannt gewordenen Fällen von Heterogonie erfahren haben. Beim Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge zeigen die periodisch mit einander abwechselnden Generationen prägnante Verschiedenheiten, die Fortpflanzung aber erfolgt in jeder Generation durch Eier und diese sind nicht nur völlig gleich, sondern entwickeln sich auch stets nur nach erfolgter Befruchtung und genau in der nämlichen Weise.

Wenn deshalb auch vollständig zugegeben werden darf, dass cyclische Fortpflanzung gerade von dem Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Vermehrung ausgegangen sein kann und in vielen Fällen wirklich ausgegangen ist, so wird es doch nicht erlaubt sein, aus dem Umstand, dass in einem bestimmten Fall von cyclischer Fortpflanzung der Wechsel der Generationen mit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung zusammenfällt, den Schluss zu ziehen, dass die geschlechtliche oder ungeschlechtliche Vermehrung auch hier das wesentliche Moment der cyclischen Entwicklung sei, dass sie den Ausgangspunkt für dieselbe gegeben habe.

Bisher war es unentschieden, ob nicht eine grosse Zahl von Sommereiern bei den Daphnoiden befruchtet werde, trotzdem sich dieselben auch ohne Befruchtung entwickeln können. Erst jetzt, nachdem für gewisse Arten (*Bythotrephes*, *Evadne*) eine Begattung der Jungfernweibchen als unmöglich nachgewiesen wurde¹⁾, sind wir berechtigt, das Vorkommen einer Befruchtung für die Subitaneier mindestens dieser Arten in Abrede zu stellen und daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit den Schluss zu ziehen, dass auch bei den übrigen Arten eine Befruchtung dieser Eiart nicht vorkomme.

Käme sie aber doch vor, wenn auch nur in einzelnen Fällen, wo bliebe da ein principieller Unterschied zwischen den beiderlei Generationen, falls man denselben eben in der Ungeschlechtlichkeit oder Geschlechtlichkeit finden wollte? Niemand wird übrigens in Abrede

1) Siehe oben bei: *Bythotrephes* und *Evadne*.

stellen wollen, dass man sich den Generationswechsel der Daphnoiden ganz wohl mit der Veränderung vorstellen könnte, dass auch die Sommereier befruchtet würden; er bliebe dennoch ein Wechsel von Generationen, welche sich in wesentlichen Punkten genau so unterschieden, wie sie sich heute unterscheiden.

Wenn also auch die eingeschlechtliche Fortpflanzung bei den Daphnoiden ihren Grund und ihre Bedeutung haben muss und eine Erklärung verlangt, so glaube ich doch nicht, dass auf ihr die cyclische Fortpflanzung hier beruht, ich glaube vielmehr, dass sie von den Fähigkeiten der beiden Eiarten ausging, sich sofort oder erst nach einer Latenzperiode zu entwickeln. Die oben nebeneinander gestellten Thatsachen über die Fortpflanzung der Phyllopoden werden diese Ansicht gerechtfertigt erscheinen lassen.

Die zunächst zu beantwortende Frage formulirt sich also so: Hatten die Urdaphnoiden Sommereier oder Wintereier, Subitaneier oder Latenzeier?

Die Antwort findet sich leicht. Einmal besitzen die Phyllopoden mit einziger Ausnahme von *Artemia* nur Latenzeier, speciell die Estheriden nur Latenzeier; dann aber ergibt eine einfache Erwägung der Lebensbedingungen, dass Daphnoiden kaum irgendwo und irgendwann ohne Dauereier hätten existiren können. Höchstens die Bewohner nie austrocknender Seen in tropischem Klima vermöchten solcher auf die Länge zu entbehren und ich habe oben in einzelnen *Bosmina*-Arten solche Formen nachzuweisen gesucht, welche durch ihre Fähigkeit, bei niedrigerer Temperatur auszudauern, selbst in unserm Klima sich nicht ausschliesslich, aber doch vorwiegend durch Subitaneier erhalten. Nun ist aber zu bedenken, dass die Daphnoiden wohl schon bei ihrer Entstehung Süss- oder wenigstens Brackwasser-Bewohner waren, dass sie somit hauptsächlich in geringeren bis ganz geringen Wasseransammlungen lebten, welche in warmem Klima dem häufigen Austrocknen, in kaltem dem Einfrieren ausgesetzt waren. Schliesslich kommt noch dazu, dass auch für die Verbreitung der Arten (von einem Süsswasser zum andern) die Hervorbringung von Dauer- oder Latenzeiern fast unerlässlich, jedenfalls aber ein so ungeheurer Vortheil war, dass er sicherlich nicht wieder aufgegeben wurde, wenn er einmal erworben war.

Wir werden deshalb mit grosser Bestimmtheit annehmen dürfen, dass die von den Estheriden überkommenen Dauereier anfänglich die einzige Eiform der damals noch nicht cyclischen Urdaphnoiden bildeten.

Natürlich wäre es ein nutzloser Wortstreit, wenn man hier ent-

gegenhalten wollte, dass diese Urdaphnoiden ohne cyclische Fortpflanzung eben noch keine Daphnoiden gewesen wären. Auf den Namen kommt es nicht an, es handelt sich nur darum festzustellen, dass die Formenreihe, welche von den Estheriden zu den heutigen Daphnoiden führte, anfänglich noch die einfache Fortpflanzung der Estheriden besessen haben muss. Dass die Latenzeier der Phyllopoden selbst wieder erworben, nicht aber von Alters her überkommen sind, ändert daran Nichts. Es ist selbstverständlich, insofern die continuirliche Entwicklung des Embryo, wie sie heute noch die meisten Thiere besitzen, ohne Zweifel das Primäre ist, die Einschiebung aber einer Latenzperiode mitten in die embryonale Entwicklung hinein auf Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse beruht. In Bezug auf die Daphnoiden ist es gleichgültig, zu welcher Zeit die Latenzeier bei den Phyllopoden entstanden sein mögen, nur darauf kommt es an, dass sie bei denselben vorhanden waren, als die Urdaphnoiden sich von ihnen abzweigten.

Es mag hier gleich festgestellt werden, dass diese Urdaphnoiden mit Dauereiern zweigeschlechtlich gewesen sein müssen; ihre Eier waren befruchtungsbedürftig. Dies folgt nicht nur daraus, dass heute noch die Dauereier aller Daphnoiden befruchtungsbedürftig sind, sondern vor Allem daraus, dass alle Phyllopoden-Gattungen Männchen besitzen und dass selbst die Eier solcher Arten, welche Parthenogenese aufweisen, doch immer auch befruchtungsfähig sind (Apus). *Limnadia Hermannii* scheint darin eine Ausnahme zu machen, da aber *Limnadia africana* und *Stanleyana* Männchen besitzen, so müssen auch bei *L. Hermannii* früher Männer vorhanden gewesen sein. Die Parthenogenese muss eine später erworbene sein.

Wenn nun also die Urdaphnoiden lediglich eine Art von Eiern hervorbrachten und zwar befruchtungsbedürftige Dauereier, so fragt es sich, wie aus oder neben diesen sich die zweite Art von Eiern entwickelt hat, die Subitaneier? zuerst ist zu entscheiden: aus welchen Motiven?

Wenn man die Fortpflanzung eines Apus oder Branchipus mit der einer *Daphnia* vergleicht, so wird man über den Nutzen der Subitaneier nicht lange im Unklaren bleiben. Je grösser die Anzahl der eierbildenden Individuen einer Colonie ist, um so grösser wird auch die Zahl der Eier und um so grösser die Sicherung der Existenz für die Colonie, sowie die Wahrscheinlichkeit ihrer weiteren Ausbreitung. Bei den Urdaphnoiden harrten sämtliche Eier, welche von einer Colonie abgelegt wurden, so etwa wie heute bei Apus oder *Limnadia* — in

latentem Zustand auf dem Boden der Gewässer aus, und überdauerten dort die durch Trockene oder Frost aussterbende Colonie. Wenn nun — etwa durch Besiedelung neuer Wohnorte, oder durch klimatische Veränderungen — die Vernichtungsperiode durchschnittlich später eintrat, als vorher, so resultirte daraus eine Verlängerung der Zeit, welche je einer Colonie zum Leben und zur Fortpflanzung gegönnt war — der Colonieperiode.

Sobald eine Verlängerung dieser Colonieperiode eintrat, war damit die Möglichkeit gegeben, dass der ersten Generation noch eine zweite unmittelbar nachfolgte. Darin muss ein Vortheil gelegen haben, weil dadurch die Anzahl der von der Colonie producirten Dauereier ungemein vermehrt wurde. Sobald aber darin ein Vortheil lag, muss auch die Tendenz aufgetreten sein, die Latenzperiode der von der ersten Generation producirten Eier abzukürzen, weil dadurch die jungen Thiere der zweiten Generation um so mehr Aussicht erhielten, noch zur Fortpflanzung zu gelangen.

Diese Erwägungen beruhen keineswegs auf blossen Hypothesen. Die Einrichtung der Dauereier, wie wir sie bei den Phyllopoden vorfinden, hat in erster Linie ihren Grund in der durchschnittlichen Kürze der Colonieperioden, welche diesen Thieren vermöge ihrer Aufenthaltsorte gegönnt ist. Eine alte Beobachtung von BENEDICT PRÉVOST¹⁾ zeigt mir, dass auch heute noch die Kürze dieser Periode der Colonie zuweilen den Untergang bringt, ehe sie Zeit hatte, Eier hervorzubringen. Nach diesem Beobachter entwickeln sich die Eier von Branchipus zuweilen schon nach kurzen Regengüssen und die jungen Thiere gehen dann lange vor ihrer Geschlechtsreife durch das rasch erfolgende Austrocknen der Pfützen zu Grunde. Auch durch eintretenden Frost soll dasselbe erfolgen können.

Bei solchen Lebensbedingungen ist es gewiss vom grössten Vortheil, dass die Eier alle Dauereier und dass ihre Latenzperiode möglichst lang ist. PRÉVOST giebt an, dass die Eier — wenn sie unter Wasser aufbewahrt werden — sich zwar entwickeln, aber erst nach 4—7 Monaten. Dadurch wird verhindert, dass bei mittlerer Dauer der Colonieperiode die Jungen ausschlüpfen und dann durch Austrocknen der Pfützen zu

1) B. PRÉVOST, Mém. sur le Chirocephale, publicirt in JURINE's Hist. des Monocles, Genève 1820. Dort heisst es p. 236: »s'il survient, pendant la sécheresse, quelques pluies de peu de durée, les oeufs éclosent aussitôt et le petit périt dès que l'humidité vient à manquer. C'est ce qui arriva ici en décembre 1804« . . . und weiter: »comme une chaleur de 8 à 90 R. suffit pour faire éclore les oeufs, la gelee peut souvent surprendre ensuite les petits et ils périssent«.

Grunde gehen. Auf der andern Seite ist es vom grössten Vortheil, dass eingetrocknete oder eingefrorene Eier (ebenso wie bei den Daphnoiden) sich unmittelbar nach dem Anfeuchten entwickeln, da auf diese Weise die Colonieperiode so viel als irgend möglich ausgenutzt wird.

Ueberhaupt leuchtet es ein, dass, wenn einmal die Entwicklung des Embryo begonnen hat, eine möglichst rasche Entwicklung im Interesse aller dieser Arten mit beschränkter Colonieperiode liegt. Wir finden deshalb auch bei Allen eine relativ ungemein rasche Entwicklung und frühe Fortpflanzung. Doch muss diese Beschleunigung der Entwicklung ihre Grenzen haben und diese werden verschieden sein je nach der Complicirtheit des Baues, nach der absoluten Grösse, kurz nach der Constitution der Art.

Dies führt auf die Daphnoiden zurück. Offenbar ist auch die Dauer einer Colonieperiode eine relative Grösse, d. h. dieselbe, z. B. einen Monat lang ausdauernde Pflanze kann für die eine Art mit rascherer Entwicklung eine lange Colonieperiode darstellen, für die andere mit langsamerer Entwicklung eine kurze. Eine Verlängerung der Colonialperiode wird somit nicht nur durch wirkliche Verlängerung derselben erzielt werden können, sondern auch durch Abkürzung der Entwicklung der betreffenden Arten.

Nun ist aber thatsächlich die Entwicklungsdauer der Daphnoiden eine bedeutend kürzere, als die der Phyllopoden, hauptsächlich wohl durch Wegfall der Metamorphose und in letzter Instanz durch Verkleinerung des Körpers und Vereinfachung des Baues. Wir werden also somit zu der Ansicht geführt, dass die Möglichkeit einer mehrgliedrigen, unmittelbaren Generationsfolge während einer Colonieperiode wesentlich nicht durch Wechsel des Wohnortes oder klimatische Veränderungen geschaffen wurde, — wie ich oben vorläufig annahm — sondern durch Umwandlungen der Thiere selbst, welche mit Abkürzungen der Entwicklung verbunden waren. Gerade dadurch, dass der Bau der Phyllopoden sich in den der Daphnoiden allmähig umformte, kam eine relative Verlängerung der Colonieperiode zu Stande und wurde ein mehrgliedriger Generationscyclus möglich. Die Vermuthung wird nicht voreilig sein, dass in diesen Verhältnissen sogar eines der wesentlichsten Momente lag, welches die Ordnung der Daphnoiden ins Leben gerufen hat.

Die Vereinfachung des Baues, die Abkürzung der Metamorphose und damit der ganzen Entwicklung einerseits und die Einschaltung von Subitangenerationen andererseits wird sich somit gleichzeitig und entsprechend gesteigert haben.

Stellen wir nun aber die Frage, auf welche Weise die Umwandlung der althergebrachten Latenzeier in Subitaneier zu Stande kam, so giebt es nur die eine Antwort darauf: durch Naturzüchtung. Wir können uns den Gang des Ausleseprocesses hier sehr leicht vorstellen.

Die oben mitgetheilten Versuche über die Entwicklungsbedingungen der Daphnoiden-Dauereier haben gezeigt, dass bei ein und derselben Art die Dauer der Latenzperiode eine sehr ungleiche ist. Wenn die Eier unter Wasser aufbewahrt werden — und nur davon kann hier die Rede sein — betrug die Latenzperiode bei *Moina paradoxa* 40 bis 43 Tage, bei *Daphnia pulex* von etwa 20 bis etwa 80 Tagen. Diese Schwankungen konnten nicht auf Verschiedenheiten der äusseren Entwicklungsbedingungen zurückgeführt werden, sie müssen also in der Constitution der Eier selbst ihren Grund haben. Eine bedeutende Variabilität der Latenzperiode muss auch bei den Dauereiern der heutigen Phyllopoden bestehen, da PRÉVOST dieselbe für *Branchipus diaphanus* auf 4—7 Monate angiebt.

Die Grundlage jeden Ausleseprocesses: individuelle Variabilität, ist demnach hier in reichlichem Maasse vorhanden und wir können uns leicht vorstellen, wie zuerst nur bei einem Theil der hervorgebrachten Eier die Latenzperiode mehr und mehr abgekürzt wurde, bis sie schliesslich ganz ausfiel, d. h. zu Sommer- oder Subitaneiern wurde. Wir können auch bestimmen, welche Eier zuerst auf diese Weise in Sommer- oder Subitaneier umgewandelt wurden, nämlich die zuerst gereiften, weil diese am meisten Aussicht hatten, noch vor dem Eintritt der Vernichtungsperiode zur Geschlechtsreife und zur Fortpflanzung zu gelangen.

Wohl gleichzeitig ist ein geringer Grad von Brutpflege entstanden. Es gehörten dazu keine grossen anatomischen Umwandlungen, da ja schon bei den Estheriden die Eier eine Zeit lang unter der Schale aufbewahrt werden.

Es wird somit zuerst eine Generationsfolge entstanden sein, wie wir sie heute bei *Artemia fertilis* vorfinden. Diese producirt nach VON SIEBOLD zuerst ein Mal Subitaneier oder, wie man gewöhnlich sagt: »sie ist zuerst ein Mal vivipar« dann aber folgen nur noch Dauereier.

Je mehr nun die relative Länge der Colonielperiode zunahm oder — was dasselbe ist — je mehr die Entwicklung vom Ei bis zum geschlechtsreifen Thier sich verkürzte, um so weiter musste der auf Auslese beruhende Umwandlungsprocess der Eier voranschreiten. So werden nacheinander auch der zweite, dritte, vierte Eiersatz der ersten Generation sich in Subitaneier umgewandelt haben und wir können auf diese Weise uns einen zweigliedrigen Cyclus entstanden denken, dessen

erste Generation nur Subitaneier, die zweite nur Latenzeier hervorbringt; die erste stammt aus Dauereiern, die zweite aus den von der ersten Generation in mehreren Sätzen geborenen Subitaneiern. Bezeichnet man die Weibchen der ersten Generation nach der Eiart, welche sie hervorbringen, als Subitanweibchen, die der zweiten Generation in entsprechender Weise als Latenzweibchen, so hätten wir also hier einen *Cyclus*, in welchem stets Subitan- und Latenzweibchen miteinander abwechseln. Ich kenne keinen Fall, der diesem theoretisch construirten ganz gleich käme, es müsste denn sein, dass einzelne Colonien von *Artemia salina*, etwa die von LEYDIG in Cagliari beobachtete Colonie einen solchen *Cyclus* besässe¹⁾.

Geht man aber noch einen Schritt weiter, so gelangt man wieder zu Verhältnissen, wie sie heute noch thatsächlich vorkommen.

Nimmt man nämlich an, dass die Verhältnisse für manche Arten so lagen, dass zwar zuweilen die Vernichtungsperiode schon in der zweiten Generation eintrat, häufiger aber erst später, so wird es für die Erhaltung der Art vortheilhaft gewesen sein, wenn die Fähigkeit, Subitaneier zu erzeugen, sich auch noch auf die zweite Generation übertrug.

Die Uebertragung selbst wird man sich durch Vererbung begünstigt und dadurch beschleunigt vorstellen dürfen. Trotzdem wird keine vollständige Umwandlung der gesammten zweiten Generation in Subitanweibchen eintreten können, so lange die äussern Lebensbedingungen die angenommenen sind. So lange es noch öfters vorkommt, dass die Vernichtungsperiode schon in der zweiten Generation eintritt, kann diese zweite Generation sich nicht ganz auf die Hervorbringung von Subitaneiern beschränken, weil dann bei jeder Colonie ein völliges Aussterben ohne Hinterlassung von Dauereiern von Zeit zu Zeit eintreten müsste, mithin die Existenz der Art in Gefahr käme. Es wird somit nur ein Theil der zweiten Generation die Eigenschaft annehmen, Subitaneier hervorzubringen, der andere Theil wird bei der alten Gewohnheit der Latenzeier beharren.

Wir gelangen damit zu der Art der cyclischen Fortpflanzung wie wir sie heute bei den pflüzenbewohnenden *Moina*-Arten vorfinden: die erste Generation producirt nur Subitaneier, die zweite vorwiegend Latenzeier, daneben aber auch noch Subitaneier und zwar sind die Individuen streng getheilt in solche, die nur Latenzeier und solche, die nur Subitaneier hervorbringen, also — wenn der kurze Ausdruck erlaubt ist — in Latenz- und Subitanweibchen.

1) LEYDIG, »Ueber *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Diese Zeitschrift. Bd. III. p. 280.

Sobald nun in der zweiten Generation Subitanweibchen auftraten, konnte auch noch eine dritte Generation folgen, wofern nicht der Eintritt der Vernichtungsperiode dieselbe abschnitt und in dieser dritten Generation musste sich wiederum derselbe Kampf wiederholen, der früher in der zweiten stattfand. So kam es auch in der dritten Generation zu einer Spaltung in Subitan- und Latenzweibchen, wobei wiederum — wie die Erfahrung bei Moina zeigt — die Letzteren ganz bedeutend überwiegen. Wir können die Lebensbedingungen solcher Arten nicht so genau beurtheilen, um abschätzen zu können, warum dies der Fall sein muss, wir können nur im Allgemeinen verstehen, dass das Zahlenverhältniss zwischen beiden davon abhängen wird, ob die Wahrscheinlichkeit baldiger Zerstörung der Colonie grösser ist, oder die längerer Dauer, d. h. ob bei den meisten Colonien von Moina die Zerstörungsperiode in die zweite, dritte, vierte u. s. f. Generation fällt. Da es immer einzelne Colonien giebt, die unter besonders günstigen Verhältnissen leben, so dass hier eine sehr lange Reihe von Generationen auf einander folgen kann, so ist es auch erklärlich, warum in jeder folgenden Generation von Moina immer wieder einzelne Subitanweibchen enthalten sind, denn so lange das Leben in der betreffenden Pfütze überhaupt möglich ist, so lange ist es auch vortheilhaft für die Art, dass neue Generationen den absterbenden nachfolgen. Ob schliesslich eine Generation folgt, die nur aus Latenzweibchen besteht, ist mir bisher noch nicht gelungen mit voller Sicherheit festzustellen; die Colonie würde dann mit diesen aussterben, ihr Wiederaufleben wäre aber durch eine grosse Masse von Latenzeiern völlig gesichert.

Ich sehe in der Fortpflanzung der Moina die älteste Form des Daphnoidencyclus, welche uns erhalten ist; nur die erste Generation besteht ausschliesslich aus Subitanweibchen, alle andern enthalten daneben, meist sogar in überwiegender Menge Latenzweibchen.

Es hält nun nicht schwer aus dieser Form des Cyclus alle übrigen, wie sie bei den Daphnoiden vorkommen, abzuleiten und ich kann mich in dieser Beziehung kurz fassen. Alle Arten, deren Wohnort ein sehr rasch erfolgendes Austrocknen u. s. w. ausschliesst, werden keiner Gefahr ausgesetzt worden sein, wenn sie nicht schon in der zweiten Generation Latenzeier hervorbrachten. Die Tendenz der ersten Generation, ihre Fortpflanzungsweise auf die zweite Generation zu vererben, wird von Seiten der Naturzüchtung begünstigt worden sein, es werden somit in der zweiten Generation bald alle Weibchen ausschliesslich Subitaneier producirt haben oder — wie man es auch ausdrücken kann — es werden allmählig alle Latenzweibchen aus dieser Generation ausgemerzt worden sein.

In dieser Weise wird sich der Process weiter fortgesetzt haben, nach der zweiten wird die dritte, nach der dritten die vierte von demselben Einfluss betroffen worden sein und so wird genau in dem Maasse, als die Dauer der Colonieperiode wuchs, auch eine Generation nach der andern in reine Subitangenerationen umgewandelt worden sein. Auf diese Weise entstanden Cycles, wie der von *Daphnia pulex*, bei welchem nur die erste und zweite Generation lediglich aus Subitanweibchen besteht, die dritte daneben schon einige Latenzweibchen enthält, die dann in der vierten, fünften und sechsten Generation sehr bedeutend an Zahl zunehmen.

Es ist klar, dass eine Generation, welche zu weilen schon von der Vernichtungsperiode überfallen wird, die Latenzweibchen nicht gänzlich eliminiren darf, sie wird derselben aber um so weniger bedürfen, je seltener dieses Ereigniss sie trifft. Dies erklärt die verschiedene Mischung der einzelnen Generationen, in welchen die Zahl der Latenzweibchen mit der Generationszahl zunimmt (*Daphnia pulex*). Offenbar kann sich die Erzeugung von Latenzweibchen auf eine um so kürzere Zeit concentriren, je weniger der Eintritt der Vernichtungsperioden hin und her schwankt. Bei allen Arten also, welche grosse Wassermassen bewohnen, Seen, Teiche, grosse und tiefe Sümpfe, bei welchen in der Regel erst der Frost die Vernichtung der lebenden Colonie herbeiführt, werden Dauereier erst im Herbst producirt zu werden brauchen und da die Anzahl der von einer Colonie producirten Dauereier um so grösser ist, je mehr Individuen sich an ihrer Hervorbringung betheiligen, da ferner die Zahl der Individuen um so mehr anwächst, je mehr Generationen unmittelbar auf einander gefolgt sind, so wird es also von Vortheil sein, wenn die Latenzweibchen aus allen Generationen eliminirt werden, in denen sie nicht unbedingt nothwendig sind. Erst kurz vor dem Eintritt der Vernichtungsperiode, d. h. im Herbst, oft erst im Spätherbst, treten bei solchen Arten die Latenzweibchen auf, dann aber auch so massenhaft, dass die vorletzte Generation schon zum grossen Theil, die letzte beinahe ganz aus Latenzweibchen besteht.

Die letzte denkbare Steigerung dieses Ausmerzungsprocesses der Latenzweibchen besteht darin, dass sie nun auch in der letzten Jahresgeneration verschwinden. Das kann nur eintreten, wenn die Lebensbedingungen das ganze Jahr hindurch günstig sind und, wie oben gezeigt wurde, ist dies bei einigen Arten wirklich der Fall; einige *Bosmina*-arten, ein *Chydorus*, haben wirklich (wenigstens in einzelnen Colonien) die alljährlich wiederkehrende, regelmässige

Hervorbringung von Dauereiern aufgegeben; sie pflanzen sich das ganze Jahr hindurch durch Subitaneier fort. Damit ist dann zugleich der Generationscyclus wieder zur einfachen acyclischen Fortpflanzung zurückgekehrt.

Ein Punkt wurde bei der bisherigen Betrachtung noch ganz ausser Acht gelassen, dass nämlich mit der Entstehung der Subitaneier zugleich Wegfall der Befruchtung, Uebergang der zweigeschlechtlichen zur eingeschlechtlichen Fortpflanzung verbunden ist. Die Latenzeier sind hier zugleich die befruchtungsbedürftigen, die Subitaneier entwickeln sich parthenogenetisch.

Wenn es sich bei der Einführung von Subitaneiern in die Fortpflanzung der Daphnoiden vorwiegend darum handelte, die Anzahl der Individuen, welche zuletzt durch Production von Latenzeiern die Fortdauer der Art sicher stellen, nach Möglichkeit zu vergrössern, so lässt sich das Wegfallen der geschlechtlichen Fortpflanzung gerade bei den Subitangenerationen leicht aus demselben Gesichtspunkt verstehen. Denn wenn bei geschlechtlicher Fortpflanzung nur etwa die Hälfte aller Individuen Eier hervorbringt, nehmen bei der eingeschlechtlichen alle Individuen Theil an der Eiproduction. Sobald es also möglich ist, dass die Männchen wegfallen und gewissermassen alle Individuen in Weibchen verwandelt werden, so muss die Vermehrung der Colonie ungemein viel rascher vor sich gehen und das ist es gerade, worauf es hier vor Allem ankommt.

Es war deshalb hier keineswegs gleichgültig, ob die Subitan- oder die Latenzgenerationen die Fähigkeit parthenogenetischer Fortpflanzung erlangten. Wären die Latenzgenerationen die eingeschlechtlichen, so würde der daraus entspringende Vortheil sich darauf beschränken, dass in jeder Latenzgeneration die doppelte Anzahl Eier geliefert würde. So aber, wie es sich wirklich verhält, liefert jede Subitangeneration schon die doppelte Anzahl Nachkommen; da aber die Vermehrung in geometrischer Progression zunimmt, so wächst durch diese Verdoppelung jeder einzelnen Subitangeneration die Gesamtzahl der Individuen am Schluss der subitanen Fortpflanzung nicht um das Doppelte, sondern unendlich viel stärker.

Dass die subitane oder latente Form der Eientwicklung mit der Eigenschaft der monogonen oder amphigonen Entwicklung nicht zusammenfällt, wurde oben schon gezeigt. Offenbar haben diese beiden physiologischen Eigenschaften des Eies Nichts mit einander zu thun und es lässt sich nicht nur der umgekehrte Fall wie bei den Daphnoiden vorstellen, sondern er scheint auch wirklich vorzukommen. Bei *Artemia salina* ist durch VON SIEBOLD festgestellt, dass in der Colonie

von Capo d'Istria Subitan- und Latenzeier erzeugt werden und dass beide sich auf parthenogenetischem Wege entwickeln. LEYDIG beobachtete dagegen in Cagliari, dass die meisten der Weibchen Subitaneier hervorbrachten (vivipar waren) und zugleich, dass eine grosse Menge von Männchen vorhanden war und sich mit diesen Weibchen begattete. So viel darf daraus wohl mit Sicherheit abgeleitet werden, dass die Subitaneier von Cagliari befruchtet wurden; ob freilich die Latenzeier dort nicht befruchtet wurden, das kann erst durch weitere Untersuchungen festgestellt werden. Jedenfalls hat sich in den Colonien von Capo d'Istria und auch von Cette die Fähigkeit der parthenogenetischen Entwicklung bei beiden Eiarten ausgebildet.

Es scheint mir nun sehr lehrreich, dass diese beiden Eiarten gerade bei *Artemia* in Grösse, Dotterinhalt und also gewiss auch in chemischer Zusammensetzung ganz gleich sind. Aus VON SIEBOLD'S Angaben scheint mir dies hervorzugehen, wenn es auch nicht ausdrücklich angegeben wird. Der einzige anatomische Unterschied besteht darin, dass die Subitaneier nur eine zarte Dotterhaut besitzen, die Latenzeier ausserdem noch eine secundäre derbere Eischale. Wenn wir nun aus dieser Thatsache den Schluss ziehen dürfen, dass an und für sich die Fähigkeit zur subitanen Entwicklung keine andere Zusammensetzung des Eies bedingt, als die zur latenten, dass ferner die Fähigkeit zur parthenogenetischen Entwicklung keine andere bedingt, als die zur geschlechtlichen¹⁾, so fragt es sich, wie die grosse Verschiedenheit zwischen Sommer- und Wintereiern der Daphnoiden zu erklären ist.

Bekanntlich sind — so weit wir wissen — bei allen Arten Sommer- und Wintereier verschieden, nicht nur durch Grösse, sondern oft noch viel auffallender durch Farbe und Beschaffenheit des Dotters.

Ich bin oben mit Hinweis auf die Verhältnisse bei den Estheriden von der Annahme ausgegangen, dass die Urdaphnoiden nur eine Art von Eiern besaßen und dass dies Latenzeier waren. Können wir annehmen, dass diese ältesten Dauereier den heutigen schon im Wesentlichen gleich waren, dass somit nur die aus ihnen hervorgegangenen Subitaneier sich auch in ihrem Aussehen umgewandelt haben? oder müssen auch die Latenzeier seit jener Zeit bedeutende Wandlungen durchgemacht haben?

Offenbar ist das Letztere der Fall. Hat sich doch seit jener Zeit

1) Es handelt sich hier natürlich nur um die gröbere chemisch-physikalische Zusammensetzung des Eies.

die Metamorphose der Daphnoiden bis auf einen einzigen Fall (*Leptodora*) vollständig verloren und ist dies doch (für die Dauereier) nur möglich gewesen durch eine Vergrößerung des Eies. Da sämtliche Phyllopoden heute noch als Nauplius oder Metanauplius das Ei verlassen, da der Nauplius auch noch bei *Leptodora* vorkommt, so unterliegt es keinem Zweifel, dass die Metamorphose erst während der Entwicklung der Daphnoidenordnung verloren ging. Die Latenz-eier müssen also seit jener ältesten Zeit relativ grösser geworden sein.

Man kann aber noch auf einem viel directeren Wege zu diesem Schluss gelangen. Die Entdeckung P. E. MÜLLER's, dass bei vielen Daphnoiden die Eier aus je vier Zellen entstehen, von welchen drei sich auflösen und nur die vierte sich zum Ei ausbildet, wurde im zweiten Heft dieser Beiträge dahin erweitert, dass ausnahmslos bei allen Daphnoiden der Bildung eines Eies eine solche vierzellige »Keimzellengruppe« oder »Keimgruppe« zu Grunde liege. Es wurde aber noch weiter dargethan, dass nur die Subitaneier, die sogen. Sommereier, sich mit den drei Nährzellen ihrer Keimgruppe begnügen, dass dagegen die Winter- oder Latenzeier bei vielen Arten mehrere Keimgruppen in Anspruch nehmen, dass bei *Leptodora* ein Dauerei zwei Keimgruppen und also sieben Nährzellen zu seiner Bildung bedarf, bei *Daphnia* vier Keimgruppen und demnach 15 Nährzellen, bei *Moina* etwa 43 Nährzellen.

Es wurde nachgewiesen, dass die grosse Anzahl dieser »secundären« Nährzellen in genauem Zusammenhang steht mit der Grösse der Dauereier, welche stets, aber bei verschiedenen Arten in sehr verschiedenem Grade, dem Sommeri an Volumen überlegen sind.

Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass bei vielen Phyllopoden die Eier aus ganz ähnlichen vierzelligen »Keimgruppen« hervorgehen, wie bei den Daphnoiden, nur dass — soweit man weiss — stets eine jede Keimgruppe auch ein Ei liefert, secundäre Nährzellen also nicht vorkommen. Besonders werthvoll erscheint mir die kurze Bemerkung SPANGENBERG's, dass bei *Limnadia* die Eibildung in dieser Weise vor sich geht¹⁾. Wir sehen daraus, dass die Einrichtung der vierzelligen Keimgruppen eine sehr alte ist, dass sie bei den Phyllopoden ihren Ursprung haben mag und dass dort je eine Keimgruppe eben gerade die Anzahl von Keimzellen in sich vereinigte, wie sie zur Bildung eines Eies erforderlich war.

1) SPANGENBERG, Zur Kenntniss von *Branchipus stagnalis*. Diese Zeitschrift. Supplementband zu Bd. XXV. p. 4.

Diese Einrichtung ging auf die Abkömmlinge der Estheriden, auf die Daphnoiden über und wenn wir nun sehen, dass zwar bei der einen Eiart, welche die Daphnoiden hervorbringen, die Keimgruppen ihre alte Bestimmung beibehielten und eine jede sich zu einem Sommer- oder Winter- Eie ausbildete, dass aber zur Bildung je eines Winter- Eies mehrere solche Keimgruppen verwendet werden, so werden wir nicht umhin können, darin eine Bestätigung des oben schon gezogenen Schlusses zu sehen, dass nämlich die Latenz- Eier der Daphnoiden im Laufe der phyletischen Entwicklung an Grösse zugenommen haben und zum Theil sehr bedeutend. Natürlich kann hier nur von relativer Grösse die Rede sein, nicht von absoluter. Es handelt sich nur um das Verhältniss von Eivolumentum zum Körpervolumen; Letzteres hat wahrscheinlich bei allen Daphnoiden im Verhältniss zu ihren Stammeltern abgenommen, die Eigenthümlichkeiten des Baues lassen sich ja vielfach gerade aus einer Abnahme der Körpergrösse verstehen. Dabei hat aber die Grösse der Dauereier relativ zugenommen.

Wir kommen so zu dem scheinbaren Paradoxon, dass zwar die Einrichtung der Dauereier eine weit ältere ist, als die der Subitaneier, dass aber dennoch die Bildungsweise der heutigen Dauereier die jüngere ist. Die Subitaneier bilden sich noch heute, wie die Dauereier der Urdaphniden, aus je einer Keimgruppe, die heutigen Dauereier aber haben sich bei vielen Arten eine complicirtere Bildungsweise angewöhnt¹⁾.

1) In Abhandlung I dieser »Beiträge« habe ich versucht, die merkwürdige Einrichtung der Einährzellen physiologisch zu erklären. Ich ging dabei von dem Gedanken aus, dass eine bestimmte Zelle bei bestimmter Ernährungsintensität auch nur eine bestimmte Maximalgrösse erreichen könne, dass diese aber noch gesteigert werden könne, wenn die Ernährung eine intensivere werde. Wenn nun also in der phyletischen Entwicklung einer Artengruppe eine weitere Vergrösserung des Eies aus irgend einem Grunde wünschenswerth, d. h. vortheilhaft war, so konnte diese dadurch erzielt werden, dass eine oder mehrere Eizellen sich als Nährzellen auflösten und ihr gelöstes Protoplasma die Maximalgrösse des Eies hinaufsetzte.

CLAUS hat sich dann in seiner Abhandlung über »Polyphemiden« (Wien 1877) gegen die Berechtigung dieses Erklärungsversuches ausgesprochen, ohne aber — wie mir scheint — den Kern der Frage getroffen zu haben. Seine Erwägungen sind zum Theil ganz richtig, sprechen aber nicht gegen meinen Erklärungsversuch. Gewiss ist der allmählig in der Phylogenese eingetretene Ausfall der Metamorphose Hauptursache der eingetretenen Eivergrösserung. Darum handelte es sich aber für mich nicht, vielmehr darum, weshalb die nothwendige Vergrösserung des Eies nur auf dem Wege der Hinzufügung weiterer Nährzellen erreicht werden konnte. CLAUS meint meine Anschauung von der für eine bestimmte Ernährungsweise fixirten Maximalgrösse dadurch zu widerlegen, dass er

Wenn aber gefragt wird, in wiefern eine Abkürzung der Entwicklungsdauer in dem Wegfall der Metamorphose gelegen sei, so ist ein präziser Nachweis dieser gewöhnlich als selbstverständlich betrachteten Annahme kaum zu leisten. Sicherlich entwickelt sich eine heutige Daphnia rascher aus dem Ei zur Geschlechtsreife, als sie es thun würde, wenn sie als Nauplius das Ei verliesse; es fragt sich nur, ob nicht die Bildung grösserer Eier, respective die Abscheidung nahrungsreichen Fruchtwassers um ebensoviel Zeit mehr in Anspruch nimmt, als die Ontogenese des jungen Thieres abgekürzt wird. Höchst wahrscheinlich ist dies nun nicht der Fall, sondern die Herbeischaffung desselben Quantums Nährmaterial, wie es zum Aufbau einer jungen Daphnie erforderlich ist, wird rascher und mit weniger Kraftaufwand vom Mutterthier geleistet als es von einer winzigen Larve geschehen könnte.

Uebrigens kommt dieses Moment nur für die Sommereier in Betracht, da die Zeit, welche mit Bildung der Dauereier verloren geht, nicht dem Generationscyclus verloren geht, zu welchem die Sprösslinge dieser Dauereier gehören, sondern dem vorhergehenden. Hier wird also das Ziel: raschere Ausbildung zur Geschlechtsreife (resp. zur Fortpflanzung) jedenfalls erreicht werden. Allerdings aber musste durch die Vergrösserung der Dauereier eine Verminderung ihrer Anzahl herbeigeführt werden, dieser Nachtheil aber wurde reichlich dadurch aufgewogen, dass die gleichzeitig entstandene Generationsfolge durch Einschaltung von Subitangenerationen die Individuenzahl der Colonie ins Ungeheure vermehrte.

Wenn nun auch diese Umwandlung der indirecten in eine directe Entwicklung bei den Sommereiern zum grossen Theil durch intrauterine Ernährung der Embryonen erzielt wurde, so würde man doch irren,

darauf hinweist, wie bei den Polyphemiden die Grösse der Sommereier durch Uterinalernährung der Embryonen auf ein Minimum gesunken sei und dennoch die drei Nährzellen beibehalten wurden. Ich bezweifle nicht, dass die Eizelle – wenn sie eine andere Geschichte hinter sich hätte – im Stande wäre, ein »so winziges« Ei »aus eigener Kraft«, ohne den Beistand von Nährzellen hervorzubringen, allein CLAUS vergisst dabei nur, dass sie eine Geschichte hinter sich hat, dass die Keimgruppen eine altererbte Einrichtung sind, die nicht ohne Weiteres wieder aufgegeben werden kann!

Ich bin weit entfernt, meinen Erklärungsversuch für ausreichend zu halten. CLAUS hat ganz recht, wenn er von einer »wahren Erklärung« dieser Vorgänge den Nachweis verlangt, »aus welchem Grunde und unter welchen Bedingungen Eizellen zu Nährzellen werden etc.«, nur sind solche Fragen leichter zu stellen, als zu beantworten. Die Grundidee meines Versuches scheint mir auch heute noch richtig und wenn damit auch nur ein erster Schritt zur vollständigen Erklärung gethan ist, so ist es eben doch immer ein Schritt.

wollte man in den heutigen Sommereiern die unveränderten Abkömmlinge der Eier der Urdaphnoiden sehen. Vielmehr drängt Alles zu der Annahme, dass auch diese Eiart Wandlungen durchgemacht hat und zwar nicht bloß solche der Grösse sondern auch solche der Qualität.

Eine Verminderung der Eizahl und eine Zunahme der Eigrösse wird sehr wahrscheinlich auch bei den Sommereiern stattgefunden haben. Dafür spricht zuerst die grosse Anzahl sehr kleiner Eier bei den Estheriden (*Limnadia*), dann aber der Umstand, dass offenbar die Brutpflege erst sehr allmählig bei den Daphnoiden entstanden ist. Dies geht aus der sehr verschiedenen Intensität hervor, mit welcher dieselbe heute von den verschiedenen Gruppen der Daphnoiden ausgeübt wird, sowie aus der Verschiedenartigkeit der Einrichtungen, durch welche dieselbe ermöglicht wird. Da nun bei allen Daphnoiden ohne eine einzige Ausnahme die Metamorphose bei den Sommereiern ganz verloren gegangen ist, so darf man vermuthen, dass sie auch hier ursprünglich mit einer Vergrösserung des Eies begonnen haben wird und dass die intrauterine Entwicklung erst nachträglich hinzugetreten ist. In dem Maasse aber, als diese Letztere intensiver wurde durch immer vollständigeren Abschluss des Brutraumes (*Daphnia*), durch Bildung blutführender Schwellkörper am Boden des Brutsackes (*Moina*), schliesslich durch Entstehung förmlicher Milchdrüsen in demselben (*Polyphemus*), um so mehr war die Möglichkeit gegeben, die Grösse der Eier wieder zu vermindern und dafür ihre Zahl zu vermehren.

Dies ist denn auch wirklich in mehreren Fällen geschehen, so bei *Moina* und *Polyphemus*, bei welchen beiden die Sommereier ungemein klein und beinahe dotterlos sind, dafür aber ihre Anzahl relativ gross.

Nicht immer aber hat die Natur den durch die Uterinalernährung erlangten Vortheil nach dieser Richtung weiter verwerthet. Nicht überall ist die Eizahl der jedesmaligen Brut mit dem Sinken der Eigrösse vermehrt worden. Bei *Bythotrephes*, wie auch bei *Podon* und *Evadne* treten stets nur wenige Eier gleichzeitig in den Brutsack, allein dieselben werden über das gewöhnliche Maass hinaus ernährt, sie bleiben länger im Uterus und erreichen eine grössere Reife, als sonst bei den Daphnoiden geschieht. Die aus dem Brutsack ausschlüpfenden Jungen von *Bythotrephes* sind bei jungen Müttern nur $\frac{1}{4}$ kleiner, als ihre Erzeugerin ¹⁾.

Was nun den zweiten Punkt in Betreff der Sommereier betrifft,

1) Siehe: Abhandlung III. p. 149. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII. p. 178.

nämlich ihre chemische und physikalische Zusammensetzung, so ist es ja bekannt, wie sehr sich Sommer- und Wintereier bei ein und derselben Art unterscheiden. Die Sommereier enthalten stets im Centrum des Eies jene grosse, oft gefärbte Fettkugel, welche LEYDIG als »Oeltropfen« bezeichnet hat; ferner enthält der Dotter grosse und kleine, immer lichte, durchscheinende und meist charakteristisch gefärbte Dotterkugeln; beim Winterei fehlt der centrale Oeltropfen und der Dotter entbehrt der grösseren Fettkugeln, besteht aus sehr kleinen körnigen oder kugligen Elementen und ist stets ganz undurchsichtig. Chemische Analysen der beiden Eiarten liegen bis jetzt nicht vor.

Die Thatsache, dass hier zwei in Aussehen und chemischer Constitution höchst verschiedene Eier genau ein und dasselbe Thier liefern, scheint mir in allgemeiner Beziehung bisher zu wenig beachtet worden zu sein. Was kann grösser sein, als der Unterschied zwischen Winter- und Sommerei bei *Moina rectirostris*? Ersteres enorm gross, undurchsichtig, ziegelroth, aus feinsten Körnchen bestehend, Letzteres winzig klein, nur wenig schön blassblauen, durchsichtigen Dotter enthaltend. Aber aus beiden entsteht dasselbe Thier, die junge *Moina rectirostris*, gleich gross, gleich weit entwickelt.

Man hat gesagt, es müsse auf geringen Unterschieden der chemischen und physikalischen Constitution des Eies beruhen, dass aus dem einen Ei eine Gans, aus dem andern eine Ente komme.

Ogleich im letzten Grunde wohl richtig, enthält dieser Satz doch eine Ungenauigkeit, die ihn unrichtig macht; das beweisen die Winter- und Sommereier der Daphnoiden. Der Unterschied in der physikalischen und soweit hieraus ersichtlich auch der chemischen Constitution ist um Vieles grösser, als der zwischen Gänse- und Entenei und dennoch entsteht aus beiden das gleiche Wesen. Der Schluss scheint unabweisbar, dass eben nicht die chemisch-physikalische Constitution des ganzen Eies, auch überhaupt nicht die chemisch-physikalische Constitution in dem gewöhnlichen, gröberem Sinne die Ursache der einzuschlagenden Entwicklungsrichtung ist sondern eben jene feinste und für uns noch unfassbare Constitution der lebenden Zelle, auf welcher es beruht, dass die ererbte Entwicklungsrichtung stets wieder von Neuem eingehalten wird. Nur der Körper der Eizelle selbst, das Protoplasma im weiteren Sinn (den Kern mit eingeschlossen) kommt hier in Betracht, nicht die Zuthaten an Dottersubstanzen, welche die Ernährung des Embryo besorgen. Gerade dieser Fall beweist, wie mir scheint, dass das Deutoplasma (E. VAN BENEDEN) keine andere Rolle bei dem Aufbau des Embryo spielt, als

etwa das nahrungsreiche Fruchtwasser von Polyphemus oder als das mütterliche Blut in der Placenta eines Säugethiers.

Welche von beiden Eiarten den Eiern der Urdaphnoiden in chemisch-physikalischer Hinsicht am nächsten stehen, liesse sich vielleicht durch Vergleichung mit den Phyllopodeneiern, speciell mit denjenigen der Estheriden, entscheiden. Doch stand mir frisches Material nicht zu Gebot und die bisherigen Angaben darüber genügen zu diesem Zwecke nicht.

Die cyclische Fortpflanzung der Daphnoiden beruht danach also auf folgendem Vorgang. Die Stammformen besaßen dieselbe noch nicht, sondern verhielten sich, wie heute die Mehrzahl der Estheriden, d. h. sie pflanzten sich lediglich durch Dauereier fort und zwar zweigeschlechtlich. Ihre in Menge producirten Eier sanken in den Schlamm ein und entwickelten eine neue Generation in der Regel erst lange nach dem Absterben der ersten. Cyclische Fortpflanzung entstand dann dadurch, dass ein Theil der Dauereier in Subitaneier sich umwandelte. Es folgten nun je zwei Generationen unmittelbar aufeinander, von denen die erste sich allmähig vollständig auf die Bildung von Subitaneiern concentrirte, während die zweite zuerst noch reine Latenzeier-Production betrieb, später aber daneben auch noch Subitaneier hervorbrachte. So entstand ein *Cyclus* von drei Generationen, später durch Einschaltung von Subitanweibchen in die dritte Generation ein *Cyclus* von vier Generationen und so fort. Von dem früheren oder späteren Eintritt der Vernichtungsperioden hing es ab, wie weit die Dauereibildung hinausgeschoben werden konnte, wie viele Generationen also ausser der ersten nur aus Subitanweibchen bestehen durften, von den Schwankungen im Eintritt der Vernichtungsperioden dagegen hing es ab, auf wie wenige Generationen die Latenzeierbildung beschränkt sein durfte. Je weiter diese letztere hinausgeschoben werden konnte und je concentrirter, d. h. auf je weniger Generationen beschränkt sie auftreten durfte, um so vortheilhafter war es für die Erhaltung der Art, denn um so grösser wurde die Gesamtzahl der bis zum Ende jedes *Cyclus* producirten Dauereier.

Der Ausfall der Befruchtungsbedürftigkeit für die Subitaneier trat mit oder nach der Subitanentwicklung auf und beruht wohl auf demselben Motiv, welches diese hervorrief, auf dem Streben nach einer möglichst raschen Vervielfältigung der Individuenzahl.

Die Veränderungen, welche die Eier im Laufe der phyletischen Entwicklung erlitten, blieben aber nicht darauf beschränkt, dass ein Theil von ihnen die Latenzperiode aufgab, und zugleich die Fähigkeit parthenogenetischer Entwicklung erwarb, sondern es ging damit Hand in Hand

die Tendenz, die bisher mit Metamorphose verbundene Entwicklung zu einer directen umzugestalten. Dies geschah bei den Latenzeiern durch bedeutende Vergrößerung des Eies, bei den Subitaneiern zum Theil wohl auch auf diesem Wege, hauptsächlich aber durch Herstellung von Einrichtungen zur Ernährung der Embryonen aus dem Blute der Mutter. In beiden Fällen muss die Zahl der von einem Individuum erzeugten Nachkommen abgenommen haben.

Es bleibt nun noch zu untersuchen übrig, ob dieser Entwurf einer Entstehungsgeschichte des Daphnoidencyclus nicht in Widerspruch steht mit irgend welchen Thatsachen, ob sich also auch solche Züge in dieses Bild eintragen lassen, die beim Entwerfen desselben nicht speciell berücksichtigt wurden.

Nur eine oberflächliche Betrachtung wird darin einen Einwurf gegen die entwickelte Theorie sehen, dass die parthenogenetische Fortpflanzung bei den meisten Arten so ausserordentlich überwiegt, dass die geschlechtliche Fortpflanzung sich gewissermassen nur als Ausnahme von der Regel darstellt. Aber dieses Ueberwiegen äussert sich zum Theil in einer Weise, welche auch tieferem Eingehen als ein Widerspruch gegen die Theorie erscheinen kann und nicht ohne Weiteres mit ihr in Einklang zu setzen ist.

Ich meine die beiden Thatsachen, dass nach Ablauf der Sexualperiode wieder Vermehrung durch Subitaneier eintritt und dass in vielen Fällen die Geschlechtsweibchen selbst, nachdem sie Dauereier hervorgebracht haben, zur Bildung von Subitaneiern übergehen. Nach der Theorie — so könnte man etwa schliessen — sollte man erwarten, dass eine scharfe Trennung von reinen Subitan- und Latenzweibchen allmähig erzielt worden sein müsse, jedenfalls aber, dass die Erzeugung von Subitaneiern ihren Abschluss mit dem Eintritt der Sexualperiode finden müsse. Was kann für ein Nutzen für die Art darin liegen, dass der Geschlechts-generation noch reine Jungferngenerationen nachfolgen und doch müsste irgend ein Nutzen damit verbunden sein, wenn die Theorie richtig ist und wirklich Dauereier erzeugende Geschlechtsthier das Primäre waren? Denn was sollte sonst die Latenzweibchen bestimmt haben, die altererbt Gewohnheit der Latenzeier-Production theilweise aufzugeben?

Darauf ist nun Folgendes zu erwiedern. Zuerst gilt es keineswegs für alle Daphnoiden, dass die Geschlechtsweibchen auch Subitaneier hervorbringen. Bei Polyphemus, bei Sida und möglicherweise auch bei

Latona scheinen die Sexualweibchen im strengen Sinne des Wortes Latenzweibchen zu sein, d. h. ausschliesslich Latenzeier hervorbringen; die Colonie stirbt mit ihnen aus. Bei andern Arten (*Moina rectirostris* und *paradoxa*) besitzen die Latenzweibchen zwar die Fähigkeit, Subitaneier hervorzubringen, aber sie thun dies nur dann, wenn es an Männchen zur Befruchtung der Dauereier fehlt und wenn diese letzteren im Ovarium oder im Brutraum in Folge dessen zerfallen. Bei einer dritten Reihe von Arten ist es allerdings die Regel, dass die Sexualweibchen zuerst ein oder zwei Mal Latenzeier und dann Subitaneier hervorbringen (*Daphnia pulex* u. s. w.).

Hält man diese drei thatsächlich vorkommenden Fälle zusammen, so erkennt man in ihnen unschwer drei Stadien eines Umwandlungsprocesses. Von welcher Seite her derselbe begonnen hat, lässt sich allein aus diesen Daten nicht ersehen, jedenfalls aber ist die Auffassung, dass es sich hier um ein allmähiges Vorrücken der Fähigkeit zur Subitaneibildung handle nicht minder berechtigt, als die umgekehrte.

Weiter aber ist gegen die obigen Einwürfe geltend zu machen, dass wenigstens für polycyclische Arten auch ein Vortheil darin liegen kann, dass auf die Sexualperiode noch parthenogenetische Generationen folgen. Vorausgesetzt nämlich, dass sie sich eine geraume Zeit hindurch ungehindert fortpflanzen, also z. B. den Winter überdauern können, vermögen sie eine zweite Sexualperiode einzuleiten (man vergleiche: *Daphnia pulex*, Versuch 48 und 49). Sehr wahrscheinlich kann eine ganze Reihe von Arten den Winter über ausdauern, so *Bosmina*-, *Chydorus*-, *Lynceus*-, *Daphnia*- und *Simocephalus*-Arten, und noch viel häufiger wird es vorkommen, dass ihre Colonieperiode den ganzen Sommer hindurch ohne Unterbrechung fort dauert. Eine vollständige Abschaffung der Sexualperioden braucht daraus noch keineswegs hervorzugehen, würde vielmehr nur dann eintreten können, wenn dies nicht bloß häufig und an vielen Localitäten, sondern regelmässig und an fast allen Wohnorten der Art vorkäme.

Ich glaube deshalb, dass die auf den ersten Blick sehr befremdende Thatsache des Wiedereintritts der parthenogenetischen Fortpflanzung nach Ablauf der ersten Sexualperiode seinen Grund zumeist darin hat, dass häufig die Vernichtungsperioden keine absoluten sind, d. h. dass viele Colonien nicht jedes Mal von ihnen getroffen werden. Es entspricht dann dem Nützlichkeitsprincip, dass die der Sexualperiode unmittelbar nachfolgenden Generationen sich wieder durch Subitaneier vermehren und die Dauereibildung sich nur in einer der späteren Generationen, die an das Ende des Sommers oder (bei Ueberwintern) in den Anfang des Frühjahrs fällt, erhalten und fixirt hat. Bei

polycyclischen Arten würde demnach eine zweite Sexualperiode nicht nur innerhalb desselben Jahres oder Sommers eintreten können, sondern auch innerhalb derselben Colonieperiode, d. h. innerhalb einer continuirlichen Reihe von Jungferngenerationen.

Aber wenn selbst der Art keinerlei Vortheil daraus erwüchse, dass ihre Sexualweibchen einen Theil ihrer Kraft in der Erzeugung von Subitaneiern verwendeten, wenn also diese der Sexualperiode nachfolgenden Subitangenerationen durch die Vernichtungsperiode stets nachkommenlos vertilgt würden, so könnte man daraus dennoch keinen Einwurf gegen die Theorie ableiten. Denn wer vermöchte die Behauptung zu widerlegen, welche in der Uebertragung der Fähigkeit zur Subitaneibildung auf die Latenzweibchen bloß einen einfachen Vererbungsvorgang sehen wollte? eine mechanische Folge des Einflusses so vieler vorhergegangener reiner Subitangenerationen, der zu widerstehen selbst Naturzüchtung nicht stark genug sei? Leider sind wir auch hier noch lange nicht so weit, um der Natur nachrechnen zu können, aber bei der Kenntniss der Vererbungsvorgänge, wie wir sie heute besitzen, sollte man sich fast weniger darüber wundern, dass die grosse Ueberzahl von Subitangenerationen ihre Eigenschaften schliesslich auch auf die Latenzweibchen übertragen, als vielmehr darüber, dass diese Letzteren nicht längst von dem überwiegenden Einfluss der Ersteren ganz zu Subitaneibildung umgewandelt wurden! Wir sehen wohl die Nothwendigkeit ein, dass dies nicht geschehe, weil ein gänzliches Ausfallen der Dauereibildung den Untergang der meisten Arten herbeiführen würde, aber wir sehen nicht sogleich ein, wieso es der Naturzüchtung gelingen konnte, diesem Postulat nachzukommen. Ich werde auf diesen Punkt im letzten Abschnitt näher eingehen.

Wenn wir aber auch in Bezug auf die tieferen Ursachen der fraglichen Thatsache lediglich auf Vermuthungen angewiesen sind, so stehen wir auf etwas soliderem Boden, wenn es sich nur um die Erkenntniss der nächsten Ursache handelt. Mag ein Nutzen für die Art darin liegen, oder nicht, so viel lässt sich nachweisen, dass in den Latenzweibchen gewissermassen ein Kampf vor sich geht zwischen der Tendenz zur Bildung von Dauereiern und derjenigen zur Bildung von Subitaneiern.

Bei *Daphnia pulex* tritt dies in sehr interessanter Weise hervor. Ich habe schon früher mitgetheilt¹⁾, dass ganz junge Thiere dieser Art

1) Siehe: diese Beiträge Abhandlung IV. p. 202. Die erste Beobachtung solcher abortiver Dauerei-Keime gehört Sir JOHN LUBBOCK, der sie indessen nicht — wie ich früher irrig annahm — bei jungen, erstbrütigen Weibchen, sondern bei erwachsenen

nicht selten eine Dauereianlage im Ovarium erkennen lassen, welche einige Tage hindurch wächst, sogar beginnt, den charakteristischen, feinkörnigen Dotter des Dauereies in sich abzulagern, dann aber in der Entwicklung stille steht, um sich sodann allmählig aufzulösen und vollständig zu verschwinden.

Statt eines Dauereies entwickeln sich dann mehrere Subitaneier und das betreffende Thier bleibt dann bei der Parthenogenese — soweit meine Beobachtungen reichen.

Man beobachtet also hier direct den Kampf zwischen der Anlage zur Dauereibildung und der zur Anlage der Subitaneibildung und zwar bleibt in diesen Fällen die jüngstererbte Tendenz Siegerin. Aber auch im umgekehrten Falle, wenn es zur vollen Ausbildung des Dauereies gekommen wäre, hätte ein solcher Kampf stattgefunden, denn — wie früher dargelegt wurde — gehören zur Ausbildung eines Dauereies immer ausser den vier Keimzellen der Dauereianlage selbst noch mehrere vierzellige Keimgruppen, welche als Nährzellen des Eies functioniren. Diese Letzteren unterscheiden sich aber in Nichts von den gewöhnlichen Sommereianlagen; es sind somit unter allen Umständen neben der Dauereianlage stets auch Subitaneianlagen vorhanden und es fragt sich nur, welche von beiden Anlagen die Oberhand gewinnt.

Nachdem einmal die hier dargelegten theoretischen Anschauungen über die Entstehung des Daphnoidencyclus ausgebildet waren, lag die Frage nahe, ob etwa bei allen Individuen stets beide Eianlagen nebeneinander vorhanden sind, oder ob nicht vielmehr die Generationen sich hierin verschieden verhalten. Wenn die Theorie richtig ist, wenn in der That der heutige Cyclus von *Daphnia* dadurch zu Stande kam, dass zuerst die erste Generation aus Latenz- in Subitanweibchen verwandelt wurde, dann die zweite und dritte, dass in den späteren Generationen aber ein Theil der Weibchen die Latenz Eierbildung beibehielt, während sie ein anderer Theil ebenfalls aufgab, so müssen wir erwarten, derartige abortirende Wintereianlagen am häufigsten in den Generationen zu finden, welche Geschlechtsthiere enthalten, oder welche wenigstens unmittelbar an die Sexualgenerationen anstossen, am seltensten aber in den von den Sexualgenerationen weit entfernten, vor Allem in der ersten Generation.

beobachtete. Beinahe alle Weibchen sollen, sobald sie Brut abgesetzt haben, die Anlage eines Dauereies im Ovarium erkennen lassen, welches dann aber meistens nicht zur Entwicklung gelangt. Die Beobachtung selbst ist richtig, die darauf gegründete Ansicht aber zu sehr verallgemeinert. Die abortirenden Dauereianlagen kommen nur in bestimmten Generationen vor. Vergleiche: LUBBOCK, »On the two methods of reproduction in *Daphnia* etc.« *Philosoph. Transact.* 1857.

Soweit ich bis jetzt den Sachverhalt prüfen konnte, verhält es sich nun wirklich so und darin scheint mir ein schwerwiegender Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Theorie zu liegen.

Ich habe viele Individuen der ersten Generation vom Ausschlüpfen aus dem Ei an Tag für Tag verfolgt und niemals die Anlage eines Dauereies gefunden; ebenso fehlte eine solche bei allen untersuchten Individuen der zweiten Generation. Leider verhinderte das Fehlschlagen eines Zuchtversuchs die genaue Controlirung der folgenden Generationen und ich vermag nicht anzugeben, in welcher Generation zuerst abortirende Dauereikeime auftreten¹⁾. Nur so viel kann ich mit Sicherheit sagen, dass in späteren Generationen sehr häufig solche Keime als erste Eianlagen auftreten, eine Zeit lang wachsen und körnigen Dotter abscheiden und dann wieder verschwinden.

Allerdings liessen sich auch diese Thatsachen, wenn man sie allein ins Auge fast, in umgekehrtem Sinne deuten, nicht als Nachklang der allmähig zurückgedrängten Dauereibildung, sondern als Zeichen beginnender Ausbreitung derselben. Sobald man aber die übrigen Verhältnisse mit berücksichtigt, ist es klar, dass an einen heute im Gange befindlichen Ausbreitungsprocess der Dauereibildung nicht zu denken ist.

Noch ein anderes Verhältniss spricht zu Gunsten der aufgestellten Theorie: die Reihenfolge, in welcher Latenz- und Subitaneier von demselben Individuum hervorgebracht werden. In allen neueren Arbeiten und Schriften über Daphnoiden wird stillschweigend angenommen, dass dieselben Individuen abwechselnd und ohne bestimmte Reihenfolge bald Winter-, bald Sommereier hervorbrächten. Dies verhält sich aber keineswegs so. Schon JURINE war es bekannt, dass die Sexualweibchen von *Daphnia pulex* das Fortpflanzungsgeschäft in der Regel mit der Hervorbringung von Dauereiern beginnen und ganz ebenso ist es bei vielen Daphnoiden²⁾. Ich führte schon an, dass bei Einigen (*Sida*, *Latona*, *Polyphemus*) die betreffenden Individuen bei der Dauereierzeugung zu verharren scheinen, also Sexualweibchen im strengen Sinne des Wortes sind, während bei Andern die Möglichkeit, Subitaneier nachfolgen zu lassen, zwar vorhanden ist, aber nur in ganz bestimmten Fällen benutzt wird. Bei *Moina* kommt es im normalen Zustand einer Colonie niemals vor, dass ein Sexualweibchen noch Sommereier erzeugt. Nur wenn die Männchen fehlen, die erzeugten Dauereier also nicht befruchtet werden können, dann tritt der Uebergang zur Sommereibildung ein; so z. B. wenn man ein Latenzweibchen

1) Siehe den »Nachtrag« zu dieser Abhandlung.

2) Bei *Daphnella brachyura* produciren im Beginn der Sexualperiode viele Weibchen zuerst Sommereier und dann erst Wintereier.

von Männchen absperrt. Bei *Moina rectirostris* werden die Dauereier erst während und durch den Begattungsact aus dem Ovarium in den Brutraum übergeführt. Tritt keine Begattung ein, so bleibt das Ei im Ovarium liegen und zerfällt schliesslich und dann kommt es zur Bildung von Sommereiern. Hier gewinnt also — so kann man sich den Vorgang etwa zurechtlegen — die in jedem Individuum natürlich vorhandene Anlage zur Sommereiproduction erst dann die Ueberhand, nachdem der Versuch, Dauereier abzusetzen, erfolglos geblieben war ¹⁾.

Bei *Daphnia* hat schliesslich die Tendenz zur Sommereibildung in den Latenzweibchen einen noch höheren Grad erreicht und es kommt immer zur Sommereibildung, nachdem ein oder zwei Mal Wintereier gebildet worden waren. Hier ist diese Tendenz so stark, dass sogar in einzelnen Fällen die durch die Vererbung ursprünglich bedingte Reihenfolge der Eiarten durchbrochen wird. Es war schon JURINE bekannt und ebenso LUBBOCK, dass in einzelnen Fällen die Fortpflanzung mit der Erzeugung von Sommereiern beginnt, darauf die von Dauereiern folgt, um schliesslich wieder zur Sommereibildung zurückzukehren.

Wer jemals die Anlage eines Wintereies im Ovarium von *Daphnia* gesehen und die Entwicklung zum fertigen Ei verfolgt hat, der wird sich das Mechanische einer solchen zeitlichen Verschiebung in der Bildung der beiderlei Eiformen sehr leicht klar machen können. In den oben besprochenen Fällen des Abortirens der Wintereigruppe bilden sich die vor der Wintereianlage befindlichen Keimgruppen zu Sommereiern aus und die Wintereigruppe geht zu Grunde. Da nun aber die Sommereier zu ihrer Ausbildung keiner Beihülfe bedürfen, so wird es vorkommen können, dass trotz Ausbildung von Sommereiern die Wintereigruppe sich erhält. Dann kann später noch eine Entwicklung derselben eintreten, indem neue

1) Nicht blos durch künstliche Isolirung kann man die Sexualweibchen zur Bildung von Sommereiern zwingen; es kommen solche Fälle auch spontan vor. So beobachtete ich kürzlich eine aus mehreren Hundert Individuen bestehende Colonie von *Moina rectirostris*, bei welcher gar keine Dauereier gebildet wurden, höchstens einmal ein leeres Ehippium. Trotzdem waren zahlreiche Männchen vorhanden, aber die nähere Untersuchung derselben ergab, dass ihre Hoden durchweg keine oder doch abnorm beschaffene Samenelemente enthielten und die Weibchen erwiesen sich zum grossen Theil als Sexualweibchen, welche aber ihre Dauereier nicht hatten absetzen können und deshalb zur Sommereibildung übergegangen waren. Entweder befand sich im einen Ovarium noch ein in Zerfall begriffenes Winterei, während vom andern Ovarium aus schon Sommereier in den Brutraum getreten waren, oder der Brutraum enthielt Sommereier oder Embryonen, daneben aber die unverkennbaren Reste eines in Auflösung begriffenen Wintereies. In diesem Falle hatten beide Ovarien Sommereier erzeugt.

Nährgruppen aus dem Keimlager an ihr vorbeirücken und das Material zur Bildung des Dauereies liefern. Dann aber wird wieder Sommerbildung eintreten, falls nicht das Ovarium noch eine zweite Dauereigruppe enthielt. Wenn aber auch das Mechanische dieses Vorganges verständlich ist, so sind doch die Motive, welche den Ausschlag geben in diesem Kampf, welche entscheiden, ob Dauer- oder Sommererei siegen wird, dunkel. Wir können nur vermuthen, dass Vererbungsgesetze hier massgebend sind.

Man nimmt gewöhnlich und im Allgemeinen gewiss mit Recht an, dass die längstvererbten Tendenzen die stärkeren sind; gerade in dieser Beziehung liegt aber der Fall besonders verwickelt bei *Daphnia* und auch bei *Moina*. Allerdings nämlich ist die Tendenz zur Dauereibildung die längstvererbte, allein die Form des Dauereies, wie wir sie heute vor uns sehen, ist nicht die alte ursprüngliche, sondern eine neuerworbene! Die Wintererier sind im Verlauf der phyletischen Entwicklung bedeutend vergrössert worden und zwar durch Hinzuziehung einer grossen Anzahl von Keimgruppen als Nährmaterial für das Ei. Die Tendenz dieser secundären Nährgruppen sich zu Gunsten des Winterereies aufzulösen, ist jünger, als die Tendenz derselben, sich zu Sommeriern auszubilden und so können wir uns nicht wundern, wenn wir die letztere zuweilen noch über die erstere siegen sehen, obgleich die altererbte Tendenz zur Ausbildung des Winterereies dem entgegensteht.

Mag man mich aber in diesen Erwägungen weiter oder weniger weit begleiten, so viel wird man immer zugeben müssen, dass in den erwähnten Ausnahmefällen keine Instanz gegen die aus der Regel abgeleitete Theorie gesehen werden kann, dass sie vielmehr von dieser aus — wenn auch nicht wirklich erklärt —, so doch einigermaßen plausibel zurechtgelegt werden können.

Ein Punkt wurde bisher nicht näher berührt: die Entstehung der Männchen. Man könnte eine Erklärung verlangen, warum die Männchen immer zur selben Zeit mit den Geschlechtsweibchen auftreten. Eine Erklärung nun in dem Sinne eines Nachweises der Ursachen, auf welchen es beruht, dass das eine Ei sich zum männlichen, das andere zum weiblichen Thier entwickelt, kann nicht gegeben, sie kann aber auch für jetzt nicht verlangt werden. Nur so viel lässt sich feststellen, dass die Befruchtung hier ganz ohne Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung ist, ja überhaupt auf die Qualität des jungen Thieres. Denn es können bei ein und derselben Art nicht nur Männchen und Geschlechtsweibchen,

sondern auch Jungfernweibchen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, die beiden ersten entstehen sogar immer aus solchen; Jungfernweibchen aber gehen auch aus befruchteten Eiern hervor.

So verdanken die Jungfernweibchen der ersten Generation bei allen Arten befruchteten Eiern ihr Dasein, die der zweiten aber unbefruchteten Eiern.

Sollte aber gefragt werden, warum die Männchen stets gleichzeitig mit den Geschlechtsweibchen erscheinen, so erklärt sich dies in soweit sehr einfach, als nach unserer Anschauung die primäre Form der Fortpflanzung eben die zweigeschlechtliche war, die Erzeugung von beiderlei Geschlechtsthieren also nur in gewissen Generationen beibehalten, nicht aber neu erworben wurde.

Kurz zusammengefasst beruht demnach die Entstehung des Daphnoidencyclus und der Daphnoiden selbst zunächst darauf, dass die Stammformen dieser Ordnung, den heutigen Estheriden nahe verwandt, allmählig kleiner und einfacher von Bau wurden, als ihre Voreltern. Dadurch verkürzte sich die Ontogenese, so dass zwei Generationen sich in derselben Colonieperiode folgen konnten und dies mit um so grösserer Sicherheit, als nun auch bei den Eiern der ersten Generation eine immer mehr zunehmende Verkürzung der Latenzperiode eintreten musste. Relative Vergrösserung der Dauereier, andererseits gänzliche Umwandlung der Eier der ersten Generation in Subitaneier und Beginn einer Uterinernährung des Embryo begleiteten und steigerten die zunehmende Verkürzung der Metamorphose und führten schliesslich zum gänzlichen Ausfall derselben. Gleichzeitig übertrug sich die Fähigkeit der Subitaneierbildung und Brutpflege auf die zweite Generation, bei den meisten Arten später auch noch auf die dritte, vierte u. s. w. und schliesslich fixirte sich die Generationsfolge so, dass Latenzeier nur noch in den Generationen hervorgebracht wurden, welche der Vernichtungsperiode vorhergingen.

Hand in Hand mit der Ausbildung der Subitaneier ging die Entstehung der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung, wie denn überhaupt alle diese Umwandlungsvorgänge auf das Genaueste zusammenhängen und ineinander greifen. Wenn auch der erste Anstoss von einer Seite her erfolgt sein wird, so haben sich doch nachher alle diese Neuerungen nicht hintereinander, sondern nahezu gleichzeitig ausgebildet, eine gestützt, gefördert, zum Theil wohl auch hervorgerufen durch die andere. So gab die Vereinfachung des Körperbaues zuerst wohl den Anstoss zur Bildung einer Generationsfolge innerhalb einer Colonieperiode und zur Entstehung von Subitaneiern; aber diese Folge brachte

nun ihrerseits eine viel grössere Individuenzahl zu Wege und bot dadurch die Möglichkeit zur Herabsetzung der Eizahl und dadurch zu einer relativen Vergrösserung der Eier (oder zur Brutpflege) und damit zur allmäligen Zusammenziehung der Metamorphose. Diese wiederum wirkte günstig auf die rasche Vermehrung der Colonie, erlaubte einen noch grösseren Aufwand von Material für das einzelne Ei und führte so den gänzlichen Wegfall der Metamorphose, die directe Entwicklung herbei. Als weitere Beförderung raschester Vermehrung kam dann noch die Einführung der Parthenogenese, respective der Wegfall der Männchen für die Subitangenerationen hinzu.

So wirkten also: Vereinfachung des Baues, Umwandlung eines Theils der Eier in Subitaneier, Vergrösserung der Dauereier, Einführung der Brutpflege für die Subitaneier, sowie der Parthenogenese (Wegfall der Männchen), Umwandlung der eingliedrigen Fortpflanzung in einen vielgliedrigen Cyclus alle zusammen und miteinander, um die heutige Fortpflanzungsweise der Daphnoiden hervorzurufen. Und darin möchten auch viele wesentliche Eigenthümlichkeiten des Baues, wie sie uns heute vorliegen, ihre Erklärung finden können, jedenfalls, soweit sie sich auf die Fortpflanzung beziehen.

Wenn nun auch hiermit der Gang der Entwicklung annähernd richtig geschildert sein sollte, so fragt es sich doch noch vor Allem, wodurch es möglich wurde, dass bestimmte Fortpflanzungsweisen sich auf bestimmte Generationen fixirten. Eine Lösung dieser Frage soll in dem folgenden Abschnitt versucht werden.

VII. Gedanken über Wesen und Entstehung der cyclischen Vererbung.

Jede cyclische Fortpflanzung beruht darauf, dass Abänderungen zunächst latent vererbt werden um erst wieder bei der Generation evident zu werden, welche derjenigen entspricht, bei welcher sie entstanden sind, oder kürzer bei der »correspondirenden« Generation.

Schon in den Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge suchte ich diese Form der Vererbung als »cyclische Vererbung« näher zu kennzeichnen. Ihre Entstehung und damit ihre nächste Ursache suchte ich in folgendem Satze auszudrücken:

»Umstimmende Einflüsse, wenn sie in regelmässigem Wechsel alternirend eine lange Reihe ursprünglich gleicher Generationen treffen,

modeln nur die betroffenen Generationen um, nicht aber die dazwischen gelegenen; oder kürzer: Cyclisch einwirkende Abänderungsursachen erzeugen cyclisch auftretende Abänderungen; unter ihrem Einfluss gestaltet sich die Reihe monomorpher Generationen zu einem Cyclus di- oder polymorpher Generationen «.

Wendet man diese Sätze auf die Daphnoidenfortpflanzung an, so scheinen sie nicht ganz zu passen, denn man fragt sogleich, welches sind hier die umstimmenden Einflüsse, welche durch ihre cyclische Einwirkung das Alterniren der Fortpflanzung hervorgerufen haben? Die Weibchen aller Generationen leben ja unter wesentlich gleichen Bedingungen und es war gerade die erste Aufgabe dieser Abhandlung nachzuweisen, dass die äusseren Lebensbedingungen direct keinerlei Einfluss auf den Modus der Fortpflanzung ausüben, dass weder die Temperatur, noch die Quantität oder Qualität des Wassers im Stande ist, den einen in den andern Modus umzuwandeln, dass sie ihn also auch direct nicht hervorgerufen haben können.

Wenn sie ihn aber nur indirect hervorgerufen haben, so kann hier von »umstimmenden Einflüssen« überhaupt nicht die Rede sein; die einzelnen Individuen sind überhaupt von gar keinen umstimmenden Einflüssen getroffen worden, rein nur durch Beseitigung der für die Erhaltung der Art momentan weniger geeigneten Individuen hat sich der Generationencyclus festgestellt. Dies ist wenigstens die einzige Annahme, welche als Versuch einer Erklärung gemacht werden kann; Zurückweisung der Naturzüchtung heisst in diesem Falle, wie in so vielen andern: Verzicht auf Erklärung.

Wenn nun aber Naturzüchtung auch nach den bekannten Grundsätzen die Umwandlung von Latenz- in Subitanweibchen ganz wohl hervorgerufen konnte, wie war es möglich, dass sie allein auch im Stande war, den periodischen Wechsel von Latenz- und Subitangenerationen festzustellen?

Bei oberflächlicher Betrachtung scheint das zwar sehr einfach und in der That ist der äusserliche Vorgang dabei auch wirklich ein einfacher. Wie oben schon ausgeführt wurde, werden zuerst eine Anzahl von Latenzweibchen zu Subitanweibchen geworden sein, nach dem Nützlichkeitsprincip werden sie zuerst in der ersten Generation zur Herrschaft gelangt sein und nun nach demselben Princip, unterstützt durch das der Vererbung auch in der zweiten Generation die Latenzweibchen mehr und mehr verdrängt haben, genau nach dem Maasse der Nützlichkeit, bei *Moina* nur theilweise, bei *Daphnia*, *Sida*, *Leptodora* ganz.

Erst wenn man sich ganz klar macht, wie das geschah, wird man sich der Schwierigkeit der ganzen Erklärung bewusst. Im Laufe der Jahrzehnte hatten jedesmal die Subitanweibchen, d. h. diejenigen, welche für rasche Vermehrung sorgten, am meisten Aussicht zu überleben in ihren Nachkommen, also Nachkommen in der zweiten, dritten, x. Generation zu hinterlassen, deren Dauereier nun überwinterten und im nächsten Frühjahr ausschlüpfen. Dass dem so sein muss, ist auch ganz plausibel, denn wenn eine Art — Sida z. B. — im Jahre zehn Generationen hätte, und es existirten überhaupt in der zweiten Generation schon Latenzweibchen (was in Wirklichkeit jetzt längst nicht mehr der Fall ist), so würde jedes von diesen einige Dauereier, ich will annehmen zehn, hervorbringen. Die Subitanweibchen der zweiten Generation aber würden statt dessen jedes vielleicht 100 weibliche Nachkommen lebendig gebären, von diesen würde jedes wieder 100 Nachkommen hinterlassen, also in der vierten Generation im Ganzen 100 Mal $100 = 10000$ Nachkommen eines einzigen Weibchens der zweiten Generation! In der zehnten Generation würden die Nachkommen dieses einen Weibchens zu einer ungeheuren Zahl angewachsen sein, die immer noch sehr gross bliebe, auch wenn wir einen hohen Vernichtungscoefficienten mit in Rechnung setzten. Genug! in der zehnten Generation würden die Tausende von Nachkommen des einen Thieres, soweit sie weiblichen Geschlechtes sind, Dauereier produciren und die Aussicht, dass ein Dauerei des supponirten Latenzweibchens der zweiten Generation der Zerstörung durch Feinde u. s. w. entgehe und im nächsten Frühjahr ausschlüpfe, wird sich zu derjenigen, dass ein Dauerei aus der Generationsfolge des Subitanweibchens der zweiten Generation ausschlüpfe, verhalten wie eins zu vielen Tausenden, oder mit andern Worten, der letztere Fall wird sehr wahrscheinlich, der erstere sehr unwahrscheinlich sein.

Nun lautet der weitere Schluss bei Naturzüchtung gewöhnlich so: da nun das betreffende Weibchen mehr oder — wenn wir häufige Wiederholung der Auslese durch längere Zeiträume hindurch annehmen — allein Aussicht hat, Nachkommen in das nächste Jahr hinüberzusenden, so wird es auch allein seine Eigenschaften auf diese Nachkommen vererben; unter diesen befindet sich auch die Fähigkeit, parthenogenetische Subitaneier zu erzeugen, also werden seine Nachkommen wieder Subitanweibchen sein.

So richtig aber analoge Schlüsse für die gewöhnlichen Fälle von Naturzüchtung sind, so ungenügend sind sie hier, denn die gesammte Frühjahrgeneration stammt ja nicht von Subitanweibchen ab, sondern

von Latenzweibchen; sie kommt aus Dauereiern. Warum erbt sie nun nicht die Eigenschaften ihrer Eltern?

In Folge des Gesetzes der cyclischen Vererbung wird man sagen! Sie schlägt auf die »correspondirende Generation« zurück!

Gerade hier liegt der Kern der ganzen Frage. Welches ist die correspondirende Generation? und wodurch wird sie in sich selbst als solche gekennzeichnet?

Sobald der Cyclus auf direct wirkenden Einflüssen beruht, ist dies nicht schwer zu sagen. Beim Saison-Dimorphismus z. B. werden gewisse Generationen dadurch zu correspondirenden, dass in jedem Jahre wieder von Neuem die Sommerwärme auf sie einwirkt. Insofern konnte ich sagen: »cyclisch einwirkende Abänderungsur-sachen erzeugen cyclisch auftretende Abänderungen«; ich stellte mir vor, dass z. B. die Sommerwärme, welche allmählig die Umfärbung einer Schmetterlingsart hervorruft, nur diejenige Generation umwandeln kann, auf welche sie alljährlich einwirkt. Ich hätte aber noch schärfer einen Punkt dabei betonen sollen, dass nämlich nur dann die Umwandlung sich nicht auch auf die übrigen Generationen vererbt, wenn diese unter einem andern, gewissermassen entgegengesetzten Einfluss stehen. Allerdings liegt dies schon in dem Satz, »dass sofort ein Cyclus von Generationen sich bildet, sobald dieselben unter regelmässig alternirenden Einflüssen stehen«, aber es muss geradezu ausgesprochen werden, dass die latente Vererbung der Sommercharaktere durch die Wintergeneration hindurch nur dadurch hervorgerufen sein kann, dass auf diese entgegen-gesetzte Einflüsse sich geltend machen; liessen dieselben auf die Dauer nach, gerieth also z. B. die Art in ein Klima, in welchem sie einer wirklichen Winterkälte nicht mehr ausgesetzt wäre, so müsste sich sofort der Einfluss der Sommergeneration an ihr offenbaren, die Sommercharaktere müssten sich auf sie übertragen und müssten im Laufe der Jahre die Winterform ganz beseitigen. Dies würde eintreten, obgleich auch dann die Wintergeneration noch lange nicht einem Sommerklima ausgesetzt wäre, vielmehr lediglich deshalb, weil die Ursache, welche das Winterkleid hervorgerufen und auch bisher erhalten hat, weggefallen ist.

Beim Saison-Dimorphismus werden also die »correspondirenden Generationen« dadurch in sich gekennzeichnet, dass sie denselben periodisch wiederkehrenden äussern Einflüssen unterworfen sind.

Derartige Einflüsse fehlen bei den Daphnoiden. Was ist es nun hier, das gewisse Generationen als correspondirende

charakterisirt und die cyclische Vererbungsform hervorruft? Woran erkennt sich z. B. die letzte Generation des Jahres bei monocyclischen Arten?

Man wird darauf nicht antworten wollen: an der eintretenden Kälte, denn es ist ja gezeigt worden, dass weder Kälte noch Wärme die Natur der Generationen direct beeinflusst.

Die Antwort kann vielmehr nur lauten: eine Generation wird lediglich durch den regelmässigen Turnus sämmtlicher vorangegangener Generationen zu einer correspondirenden. Bei näherem Eingehen auf die Entstehungsweise wird der Sinn dieses Satzes erst recht klar werden.

Gehen wir als Ausgangspunkt der Betrachtung auf die Zeit zurück, in welcher die Entstehung von Subitanweibchen bereits erfolgt war, in welcher es sich also nur noch um Regulirung des numerischen Verhältnisses handelte, in welchem die Subitan- und Latenzweibchen in jeder Generation zu einander stehen sollten. Die indirecte Wirkung der äussern Lebensverhältnisse, d. h. also Naturzüchtung, Auslese des Passendsten übernimmt diese Regulirung und zwar durch Beseitigung der Nachkommenschaft derjenigen Individuen, deren Eiqualität in Verbindung mit der Generationszahl, der sie angehören, weniger vortheilhaft für die Erhaltung der Art war. Am deutlichsten wird dies bei der letzten Generation des Jahres. Gesetzt, es seien bis dahin in dem betreffenden Sommer nur Subitanweibchen aufgetreten, so dass also noch keine Dauereier vorhanden sind, welche die Art über den Winter hinaus erhalten, so ist es klar, dass die Art aussterben müsste, wenn nun auch diese letzte Generation lediglich aus Subitanweibchen bestünde, denn diese würden sammt ihrer Brut durch den Eintritt der Kälte vernichtet werden. Es liegt also im Interesse der Erhaltung der Art, dass in dieser Generation nur Latenzweibchen auftreten, wie aber ist es möglich, dass diesem Interesse Genüge geschieht?

Ich suchte zu zeigen, dass der Cyclus mit Latenzweibchen begonnen haben muss, die Subitanweibchen traten secundär auf und verdrängten die Ersteren aus einer Generation nach der andern, warum nun nicht auch aus der letzten? Die Antwort: weil dies gegen das Nützlichkeitsprincip wäre, ist nicht ausreichend, wenn nicht zugleich gezeigt werden kann, dass dieses Princip auf irgend einem Wege die Constitution dieser Generation beeinflussen kann. Es ist ganz richtig, dass jedes Individuum der letzten Generation, welches nur Subitaneier erzeugt, verloren ist für die Art, aber wer verhindert es, dass nicht dennoch sämmtliche Individuen miteinander durch den übermächtigen Einfluss aller vorher-

gehenden Generationen zu Subitanweibchen gestempelt werden? Die stete Beseitigung aller Subitanweibchen in der letzten Generation ist doch nur ein negatives Moment, welches an und für sich unmöglich die Entstehung der nothwendigen Latenzweibchen hervorrufen kann!

Der Fall liegt entschieden anders als beim Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Dort beeinflusst die Kälte in jedem Winter wieder von Neuem die Wintergeneration und verhindert so das Evidentwerden der Sommercharaktere, hier aber kann unmöglich das Zugrundegehen der Nachkommenschaft der Subitanweibchen Schuld daran sein, dass die andern Weibchen der letzten Generation Dauereier hervorbringen.

Man kann sich die Sache noch einfacher vorstellen, wenn man annimmt, es habe eine Art bisher in zwei verschiedenen Formen *A* und *B* bestanden, aber so, dass in jeder Generation beide Formen gleich günstig für die Erhaltung der Art gewesen seien, und nun ändern sich die äussern Bedingungen und begünstigen die Form *A* in der ersten, die Form *B* in der zweiten Generation. Durch Naturzüchtung wird nun *A* in der ersten, *B* in der zweiten Generation zur Herrschaft gelangen und in dem Maasse als dies geschieht, wird die Zahl der Individuen *A* in der ersten Generation sich vermehren, welche nicht von *A* herkommen, sondern von *B*, und umgekehrt die Zahl derjenigen Individuen *B* wird in der zweiten Generation steigen, welche nicht von Individuen der Form *B* der ersten Generation, sondern von Individuen der Form *A* abstammen — mit andern Worten, die sogenannte »alternirende Vererbung« wird sich ausbilden und wird zur Regel werden, sobald die Naturauslese es soweit gebracht hat, dass in der ersten Generation nur noch Individuen der Form *A*, in der zweiten nur noch solche der Form *B* enthalten sind.

Der thatsächlich vorliegende Fall unterscheidet sich von diesem hypothetischen nur dadurch, dass hier die Ausbildung der beiden verschiedenen Formen, unter welchen die Art auftritt der Zeit nach mit der Ausbildung des Cyclus zusammenfällt, nicht aber ihr vorhergeht.

So beruht denn der Cyclus darauf, dass die Individuen der Form *A* die Gewöhnheit annehmen, Individuen der Form *B* hervorzubringen, die Individuen der Form *B* aber solche der Form *A*. Damit ist, wie mir scheint, doch etwas mehr gesagt, als mit dem Wort: alternirende Vererbung; wenn man damit auch noch nicht auf die letzten Ursachen zurückgeführt wird, so kommt man doch zu der Einsicht, dass es sich hier um die Fixirung einer Aufeinanderfolge von Stadien handelt,

von denen immer das folgende nothwendig aus dem vorhergehenden hervorgeht.

Der Vergleich mit den Stadien der Ontogenese ist gewiss kein bloss äusserlicher, sondern beiden Cyclen liegen die gleichen Ursachen zu Grunde.

Die Ontogenese eines jeden, auch des einfachsten Thieres, setzt sich aus zahlreichen, wenn man will aus unzähligen Stadien zusammen; nehmen wir aber einmal nur wenige Stadien, $a—e$ an, so zwar, dass a den Eizustand, b das junge, e das fortpflanzungsfähige Individuum bedeute, so werden bei vielen Thieren die Stadien b, c, d, e nur geringere Unterschiede aufweisen und unter sehr allmäligen Wandlungen in einander übergehen, es wird aber trotzdem aus b nicht ohne Weiteres wieder a hervorgehen können, sondern nur c und aus d ebenso nicht a , sondern e . Nun wissen wir aber, dass jedes dieser Stadien umwandlungsfähig ist. Durch directe und indirecte Einwirkung äusserer Lebensbedingungen kann ein jedes Stadium allmähig abändern und zwar ohne dass nothwendig alle ändern auch abändern. Dass dem so ist, lehrt die Metamorphose (secundäre) der Insecten. Es kann also z. B. das Stadium d sich allmähig in d^1 verwandeln. Dennoch geht es nach wie vor aus c hervor und erzeugt e . Es kann sich vielleicht noch stärker verändern, etwa in d^2, d^3, d^4 etc., ohne dass das vorhergehende oder nachfolgende eine wahrnehmbare Veränderung zu zeigen braucht.

Je nachdem nun die Abänderung durch directe, oder durch indirecte Wirkung der Verhältnisse hervorgerufen wird, muss der Gang des ganzen Processes ein anderer sein.

Fassen wir zuerst die directe Abänderung ins Auge, so wird die Umwandlung eines einzelnen Stadiums damit beginnen, dass ein umwandelnder Einfluss dasselbe einmal trifft (genau genommen das Stadium vorher; doch kann man von dieser Complication absehen, wenn man das Wort »Stadium« als Stadiencomplex auffasst). Die Umwandlung wird meist oder wohl immer eine sehr geringfügige sein und wird keinen Einfluss auf die folgenden Stadien ausüben. Gesetzt, es sei das Stadium e , das der Puppe + Schmetterling durch Wärme ein wenig verändert worden, so würde dies auf das folgende Stadium a , das Ei, keinen Einfluss ausüben, das Ei würde sich vollständig gleich bleiben, der in seiner Färbung minimal veränderte Schmetterling würde Eier legen, welche denen der früheren Generation genau entsprächen.

So scheint es wenigstens. Nichts destoweniger muss eine solche Abänderung auch eine minimale Aenderung in der Zusammensetzung der Eizelle, resp. der Samenzelle hervorrufen, sonst wäre die Thatsache, dass solche directe Abänderungen sich häufen und erblich werden

können, unerklärlich. Die Aenderung der Eizelle, welche auf einmalige Abänderung eines Stadiums hin eintritt, wird freilich so minimal sein, dass sie sich nicht einmal in der weiteren Entwicklung des neuen Individuums geltend machen kann und es ist ja genügend festgestellt, dass einmalige Abänderungen selten oder nicht vererbt werden. Wenn nun aber viele Generationen hindurch stets derselbe abändernde Einfluss auf das Puppenstadium einwirkt, dann muss wohl die schwache Tendenz zur Vererbung dieser Abänderung insofern zur Geltung kommen, als sie bewirkt, dass die Reaction auf den abändernden Einfluss immer leichter und damit auch immer stärker eintritt. Dadurch wird umgekehrt auch die Tendenz der Abänderung zur Vererbung stärker und die Thatsachen lehren uns, dass sie schliesslich so stark wird, dass der neue Charakter auch dann auftritt, wenn die ihn ursprünglich hervorrufende Ursache einmal ausbleibt.

Hier geht also die Abänderung des betreffenden Stadiums der Abänderung des Keimes voraus.

Umgekehrt verhält es sich bei der indirecten Abänderung. Es handelt sich hier um Naturzüchtung, also um Fixirung und Steigerung einer nützlichen Abänderung. Die äussern Verhältnisse, welche der Abänderung den Nützlichkeitsstempel aufdrücken, sind nicht im Stande, sie direct hervorzurufen, sie können sie nur — wenn sie einmal da ist — bevorzugen. Der Grund der Abänderung muss also im Organismus selbst und zwar zunächst im vorhergehenden Stadium liegen. Es ist denkbar, dass dieses etwas anders sich entwickelt, als gewöhnlich bei der betreffenden Art und dass daraus eine Abänderung des folgenden Stadiums hervorgeht.

Diese abweichende Entwicklung des vorhergehenden Stadiums — *d* — könnte durch directe Wirkung äusserer Verhältnisse hervorgeufen worden sein, dann aber würde der Fall in die schon besprochene Kategorie der directen Abänderung gehören. Ist dies nicht der Fall, so kann sie ihren Grund nur im Stadium *c* haben, welches sich ebenfalls um ein Minimum anders verhält, als sonst, und dessen Abänderungsursache im Stadium *b* liegen muss. Dieses aber entwickelt sich entsprechend der Beschaffenheit von *a* und so werden wir also für die sichtbare Abänderung des Stadiums *d* auf den Keim als Grund verwiesen, den wir etwas anders beschaffen annehmen müssen, als den der übrigen Individuen der Art.

DARWIN nimmt dem entsprechend mit Recht an, dass die individuelle Variation ihren Grund schon im Keime habe, dass die Naturzüchtung also mit sogenannten »angeborenen« Variationen operire. Dass auch diese Keimesänderung, welche die Ursache ange-

borener Abänderungen ist, in letzter Instanz auf directer Wirkung äusserer Einflüsse beruht, habe ich an einem andern Ort eingehend zu begründen gesucht¹⁾; hier braucht dies nicht weiter in Betracht zu kommen.

Nach dieser Vorstellung liegt also der Grund der indirecten Abänderung in einer Keimesabänderung. Wenn Naturzüchtung z. B. die ihr gebotene Abänderung des Stadiums d in d^1 gutheisst, so bevorzugt sie damit die Beschaffenheit des Keimes, aus welcher d^1 resultirte. Bezeichnen wir dieselbe mit a^1 , so ist klar, dass eine Steigerung der gewünschten Abänderung z. B. d^2 , d^3 , d^4 u. s. w. nur eintreten kann, wenn sich vorher Keime a^2 , a^3 , a^4 dargeboten haben. Obgleich nun die Veränderungen des Keimes nicht durch directe Einwirkung irgend einer bestimmten äussern Ursache hervorgerufen werden, sondern nur entsprechend den wechselnden Einflüssen, welche sie während ihrer Entstehung treffen, innerhalb naher Grenzen hin und herschwanken, so wird doch durch den Züchtungsprocess selbst das Auftreten der gewünschten Keimesvariationen befördert werden. Wenn nämlich das Keimesstadium, wie jedes andere Stadium, Variationen von einer gewissen Schwingungsweite um einen Normalpunkt herum macht, und nun durch Naturzüchtung etwa die je höchsten Abweichungen von der Normale bevorzugt werden, so muss die Normale selbst sich stetig nach der betreffenden Seite hin entfernen und es werden sich also — je länger der Züchtungsprocess dauert auch um so höhere Abweichungen des Keimes darbieten.

Darauf, scheint mir, beruht die Steigerungsfähigkeit eines Charakters durch Naturzüchtung.

Es besteht also ein wesentlicher Unterschied in dem Transmutationsprocess, je nachdem er auf directer oder indirecter Abänderung beruht und dieser Unterschied macht sich auch da geltend, wo es sich um alternirende Umwandlungen handelt.

Greift man auf die letzten Ursachen der Transmutationen zurück, dann gelangt man bei beiden Abänderungswegen zu demselben Anfangspunkt: den direct abändernden äussern Einflüssen. Denn auch die Grundlage der Naturzüchtung: die individuelle Variation kann nur auf ungleiche äussere Einwirkungen zurückgeführt werden, welche den Keim beeinflusst haben, sei es direct, sei es vermitteltst ungleicher Vererbung. Ich habe an einem andern Orte nachzuweisen gesucht, dass die allen organischen Formen eigene individuelle Variabilität sich verstehen lässt als eine durch ungleiche äussere Einflüsse bedingte

1) Siehe meine »Studien zur Descendenztheorie«. Leipzig 1876. Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen: IV.

Ablenkung der durch die Vererbung vorgezeichneten Entwicklungsrichtung.

In Bezug auf die Entwicklung cyclischer Fortpflanzung ist, wie gesagt, dieses Zurückgreifen auf die letzten Ursachen überflüssig; wenden wir uns deshalb wieder zu unserm eigentlichen Thema, so wird man sich die Wirkung directer Abänderungsursachen ganz so vorstellen müssen, wie dies oben schon für die gewöhnliche, nicht-cyclische Fortpflanzung dargelegt wurde, nur mit dem Unterschied, dass das Minimum von Keimesabänderung, welches z. B. beim Saison-Dimorphismus durch die erstmalige Wärmewirkung im Keim des minimal abgeänderten Schmetterlings entstand, in der folgenden Generation wirkungslos blieb, weil in dieser die abändernde Ursache (Wärme) nicht wieder einwirkte. Wir sind aber unzweifelhaft zu der Annahme gezwungen, dass schon diese erste Abänderung sich in Gestalt einer minimalen Keimesänderung bis auf die dritte Generation übertrug und dort der nun zum zweiten Male einwirkenden Wärme einen um ein Minimum günstigeren Boden bereitete. Diese Annahme müssen wir machen, weil ohne dieselbe eine Steigerung der Abänderung, die doch offenbar stattgefunden hat, unmöglich eintreten könnte. Wenn nicht bereits die erste Abänderung den Keim bis auf die dritte Generation hin beeinflusste, so würde die zweite oder dritte Wärme-Einwirkung keine stärkere Abänderung zu Stande bringen können, als die erste.

Durch die in jeder andern Generation von Neuem eintretenden Abänderungsanstösse wird nun auch die Keimesänderung sich entsprechend steigern und wir könnten uns vorstellen, dass sie schliesslich so stark würde, dass sie der Wintergeneration das Sommerkleid aufdrängen müsste, wirkte hier nicht stets wieder derjenige Einfluss entgegen, der die Färbung der Winterform hervorgerufen hat: die Kälte. Dieser stets wieder von Neuem auf den Keim der Wintergeneration wirkende Einfluss muss die Gewohnheit, sich in der althergebrachten Richtung, d. h. zur Winterform zu entwickeln immer von Neuem wieder befestigen. Das sogen. Latentbleiben der Sommercharaktere in der Wintergeneration beruht somit darauf, dass diese beiden Generationen zusammen eine höhere Einheit bilden, den Generationencyclus, dessen Glieder sich zu einander verhalten, wie die Stadien der Ontogenese, d. h. dessen Glieder sich daran gewöhnt haben auseinander hervorzugehen. Durch allmälige Abänderung der sich einschiebenden Sommergeneration gewöhnten sich die von ihr producirtten Keime daran, sich immer nur in der altererbten Weise zu entwickeln und diese Entwicklungsrichtung wird deshalb

auch dann noch beibehalten, wenn der sie ursprünglich bedingende Einfluss — die Kälte — einmal ausbleibt. Der Versuch hat gezeigt, dass dem so ist.

Der *Cyclus* entsteht also in diesem Fall durch alternirend einwirkende Abänderungseinflüsse, ist er aber einmal festgestellt, so nimmt er seinen Ablauf auch ohne dass diese Einflüsse in jedem einzelnen Falle von Neuem einwirken, er beruht also jetzt auf einer secundär von der primären Abänderung des Schmetterlings aus entstandener alternirender Keimesänderung.

Bei der durch Naturzüchtung entstandenen cyclischen Fortpflanzung nimmt die Feststellung des *Cyclus* gerade den entgegengesetzten Weg. Das Primäre ist die Keimesänderung, das Secundäre die Abänderung der ausgebildeten Individuen. Durch Auslese werden stets diejenigen Individuen einer jeden Generation zur Nachzucht erhalten, welche derartig abgeänderte Keime produciren, wie sie zur Hervorbringung der gewünschten Abänderungen der folgenden Generation führen müssen. Wenn also fünf Generationen einen *Cyclus* bilden, und zwar so, dass die Generationen *a, b, c, d* nur aus Sommerweibchen bestehen, *e* allein aus Geschlechtsthieren, so kann sich dieser *Cyclus* nur dadurch gebildet haben, dass die Keime der Geschlechtsgeneration *E* durch natürliche Auslese der auf sie folgenden Generation *A* allmähig derart abänderten, dass sie nicht mehr, wie ursprünglich Geschlechtsthier hervorgebracht, sondern nur noch Subitanweibchen; ebenso werden die Keime der Generation *A* durch Auslese der auf sie folgenden Generation *B* in Subitankeime verwandelt worden sein, desgleichen die Keime der Generationen *B* und *C* durch Auslese der reifen Thiere der Generationen *C* und *D*. So muss also eine Reihe von Generationen entstanden sein, welche nur aus Subitanweibchen bestanden und zugleich auch Keime zu Subitanweibchen hervorgebracht, nämlich die Generationen *A, B* und *C*. Die Keime der Generation *D*, der vorletzten des als Beispiel angenommenen *Cyclus*, müssen dagegen durch umgekehrte Auslese in der letzten Generation die ursprüngliche Beschaffenheit beibehalten und sich nach wie vor zu Geschlechtsthieren entwickelt haben, denn diese (die vorletzte) Generation des *Cyclus* hat sich aus Geschlechtsthieren in Subitanweibchen umgewandelt, dabei aber die Eigenschaft beibehalten, Eier zu produciren, aus denen sich Geschlechtsthier entwickeln.

Man sieht aus diesem Process, dass die einzelnen Generationen Transmutationen erleiden können, wie die Stadien der Ontogenese, ohne dass die von ihnen hervorgebrachten Keime sich ändern, so in Generation *D*; dass aber andererseits eine Keimesänder-

rung eintreten kann, ohne dass die den Keim producirenden Individuen eine Abänderung erlitten zu haben brauchen, so in Generation *E*. Die zwischen *E* (der letzten) und *D* (der vorletzten des folgenden Cyclus) eingeschobenen Generationen *A*, *B* und *C* lassen sich betrachten als die in mehrere gleichgestaltige Generationen auseinander gelegte Generation *D* und müssen auch so entstanden sein, wie oben gezeigt wurde.

Die ganze Entstehung des Cyclus beruht offenbar auf der Möglichkeit, dass die einzelnen Stadien des Individuums bis zu einem gewissen Grad unabhängig von einander sind und ein jedes für sich durch Naturzüchtung verändert werden kann. Es hat hier eine doppelte Auslese bei jeder Generation stattgefunden. In der Generation *D* z. B. wurde durch Auslese jedes Geschlechtsthier eliminirt, aber zugleich auch jedes Individuum, aus dessen Subitaneiern sich Subitanweibchen entwickelten, anstatt Geschlechtsthier. Die Naturzüchtung war also stets einerseits auf die Beschaffenheit des reifen Individuums gerichtet, andererseits auf die intime Beschaffenheit der von ihm hervorgebrachten Keime. Dies gilt natürlich ganz ebenso auch für die Generationen *B* und *C*, welche wieder ihres Gleichen hervorbringen. In der letzten Generation *E* aber war die Auslese einerseits gegen die Subitanweibchen, andererseits gegen diejenigen Geschlechtsthier gerichtet, deren Keime (männliche oder weibliche) zur Entstehung von Geschlechtsthieren Veranlassung gaben, denn die darauffolgende erste Generation *A* sollte ausschliesslich Subitanweibchen enthalten.

Wieso es nun möglich wird, dass die Stadien der Ontogenese sich unabhängig von einander ändern können, lässt sich nicht weiter einsehen, wir können nur die Thatsache constatiren und daraus den Schluss ziehen, dass die sogen. latente Vererbung dadurch entsteht, dass eine Reihe von gleichen Stadiencomplexen (oder Individuen) durch Abänderung einzelner derselben zu einer ungleichen wird und zwar derart, dass auf die abgeänderten und die nicht abgeänderten doppelte Züchtung eingewirkt hat.

Da alle diese Prozesse als sehr langsame vorgestellt werden müssen, so kann man sich dieselben auch als eine langsam eintretende Gewöhnung begrifflich machen und z. B. sagen, der Cyclus kommt zu Stande, indem eine Generation sich gewöhnt, etwas abweichende Keime hervorzubringen, eine zweite aber sich zu etwas abweichender Form und Function zu entwickeln, dabei aber die Gewohnheit Keime der althergebrachten Form zu produciren beizubehalten.

Uebrigens darf nicht übersehen werden, dass die Umwandlungen, auf welchen der *Cyclus* beruht, sich keineswegs bloß auf je eine, oder auf die zwei aufeinanderfolgenden Generationen erstreckt. Sowie die Generation *B* mit *A* zusammenhängt und durch diese bedingt ist, so hängt auch *C* wieder mit *B* und durch diese mit *A* zusammen und ist durch diese bedingt. Der *Cyclus* der Generationen bildet so gut ein Ganzes, wie der *Cyclus* der Stadien (Eikreis), und kein Glied kann in demselben fehlen, so wenig, als das Raupenstadium in einer Schmetterlingsentwicklung fehlen könnte.

Wenn also die oben aufgeworfene Frage wieder aufgenommen wird: woran die einzelnen Generationen des *Cyclus* als correspondirende oder nicht correspondirende zu erkennen seien, subjectiv, d. h. gewissermassen in ihrem eigenen Wesen, so wird die Antwort lauten: durch ihre Abstammung. Die Generation *E* z. B. wird sich daran als solche erkennen, dass ihre Ahnen vier Generationen hindurch Subitanweibchen waren, und erst in der fünften (rückwärts gelegenen) Latenzweibchen; die Generation *C* wird sich als solche dadurch fühlen, dass sie von zwei Subitangenerationen abstammt, dann von einer Latenzgeneration, dann wieder von einer Subitangeneration u. s. f.

In dieser Beziehung wird der durch Naturzüchtung entstandene *Cyclus* sich ganz so verhalten, wie der durch direct wirkende, alternirende Einflüsse, denn auch z. B. beim Saison-Dimorphismus gräbt sich die Generationsfolge schliesslich so tief der physischen Natur der einzelnen Generationen ein, dass die entsprechenden Formen auseinander hervorgehen, auch wenn die Einflüsse, welche sie hervorgerufen haben, einmal nicht eintreten, wenn also auf die Wintergeneration keine Kälte einwirkt, oder auf die Sommergeneration keine bedeutende Wärme. Dass diese Letztere unter längerem Einfluss der Kälte mehr oder weniger häufig (je nach der *Species*) in die Winterform übergeht, spricht nicht gegen diese Auffassung, sondern zeigt nur, dass die jüngere Sommerform noch nicht so fest fixirt ist, als die ältere Winterform.

Bei dem Daphnoidencyclus findet wohl heute noch fortwährend eine Auswahl durch Naturzüchtung statt, am meisten bei den Arten mit starken Schwankungen im Eintritt der Vernichtungsperiode. Gerade in diesen Schwankungen in den äussern Verhältnissen liegt auch der Grund, warum bei vielen Arten eine so scharfe Fixirung des *Cyclus* nicht möglich ist, warum der Eintritt der Sexualperiode und die Production der Latenz Eier nicht immer genau und ausschliesslich an die-

selbe eine Generation gebunden ist, warum Subitan- und Latenzeierproduction oft mehrere Generationen hindurch nebeneinander herlaufen, kurz, warum die Erscheinung in ihrer Realisirung nicht so scharf und glatt ausgeprägt erscheint, wie in der reinen Theorie. Am nächsten kommen derselben die monocyclischen Arten, bei denen der Beginn der Generationsfolge, sowie der Schluss derselben durch die Jahreszeit bedingt wird. Hier wird annähernd wenigstens die Dauer des Cyclus die gleiche sein und damit auch die Zahl der Generationen. Dem entsprechend wird auch die Production der Dauereier auf wenige, in besonders günstigen Fällen vielleicht sogar auf eine einzige Generation concentrirt worden sein.

VIII. Beziehung des Daphnoidencyclus zu andern Generationscyclen.

Wenn man den Generationscyclus der Daphnoiden zur Heterogonie zählt, so wird dies heute wohl kaum noch auf Widerspruch stossen.

Ich habe in einer früheren Arbeit¹⁾ den Versuch gemacht, Metagenese und Heterogonie nach ihrer Genese von einander zu scheiden. Bisher hatte man unter Metagenese jene Fälle cyclischer Fortpflanzung verstanden, bei welchen geschlechtlich sich fortpflanzende Generationen mit ungeschlechtlich sich fortpflanzenden abwechseln; unter Heterogonie dagegen die Aufeinanderfolge verschieden gestalteter Geschlechts- generationen. Mir schien diese Unterscheidung ungenügend, weil ich überzeugt war, dass die cyclische Fortpflanzung keineswegs überall auf einer Verschiedenheit der Fortpflanzungsart beruht. Ist aber dies richtig — und ich glaube in vorliegenden Untersuchungen einen weiteren Beweis dafür geliefert zu haben, so kann die Fortpflanzungsweise auch nicht ferner als natürliches Eintheilungsprincip gelten. Man würde sie auch schwerlich bisher so in den Vordergrund gestellt haben, hätte es sich nicht gewissermassen von selbst so gemacht durch den historischen Entwicklungsgang der Wissenschaft. Der Generationswechsel wurde entdeckt an den Salpen, dann an den Medusen und Trematoden, also an lauter Formen, bei welchen in der That geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen miteinander abwechseln. Es kann nicht Wunder nehmen, dass man gerade diesen Wechsel der Fortpflanzungsweise für das Wesentliche, für die Grundlage eines jeden Generationswechsels nahm und nun auch ohne Bedenken die Fortpflanzung der Aphiden als einen ganz analogen Vorgang auffasste.

Dennoch ist er dies nicht und man zählt ihn mit Recht heute allge-

1) Studien zur Descendenztheorie. I.

mein zur Heterogonie, der andern Gruppe des Generationswechsels, welche nach der heute üblichen Auffassung aus verschiedenen gestalteten Geschlechtsgenerationen besteht. Fragen wir aber: warum hält man die Parthenogenese der Aphidenweibchen nicht mehr für Ammenzeugung und rechnet diese in gewissem Sinn doch auch ungeschlechtliche Fortpflanzung jetzt mit zur geschlechtlichen? Aus keinem andern Grunde, als weil man jetzt erkennt, dass sie auf ganz anderm Wege entstanden sein muss, als jene, also wegen ungleicher Genese. Die »Ammenzeugung« der Polypen, Trematoden u. s. w. ist die Form der ungeschlechtlichen Vermehrung, wie sie auf einer sehr niedrigen Stufe thierischer Differenzirung schon auftrat, der geschlechtlichen Fortpflanzung vorherging oder doch unabhängig von ihr entstand und sie heute noch bei vielen niedern Thieren begleitet, die Parthenogenese der Aphiden aber ist, wie alle Parthenogenese wohl unzweifelhaft aus der geschlechtlichen Fortpflanzung secundär hervorgegangen.

Man muss also wissen, wie die betreffende Vermehrungsart sich phyletisch entwickelt hat, um beurtheilen zu können, ob man sie als Parthenogenese oder als Ammung auffassen, ob man den ganzen Generationswechsel somit als Metagenese oder als Heterogonie zu betrachten hat. Damit hat man aber schon den Weg betreten, den ich vorschlage bis zu Ende zu gehen: den genetischen Weg.

Mir scheint es richtiger, nicht blos auf die Genese der Fortpflanzungsweise zurückzugehen, sondern — soweit möglich — gleich auf die Genese des Generationswechsels selbst und nach dieser die verschiedenen Formen desselben zu kennzeichnen.

Ich schlug deshalb als Versuch einer genetischen Eintheilung vor, unter Metagenese diejenigen Fälle des Generationswechsels zu begreifen, deren Ausgangspunkt eine phyletisch ungleichwerthige Formenreihe gewesen sein muss, unter Heterogonie dagegen solche Fälle, als deren Ausgangspunkt eine phyletisch gleichwerthige Formenreihe zu betrachten ist. Danach würde der Daphnoidencyclus zur Heterogonie zu zählen sein, zu welcher er übrigens auch nach dem andern Eintheilungsprincip gehören würde, sobald man die Parthenogenese als geschlechtliche Fortpflanzung auffasst. Keineswegs aber kann man in ihr blos die »Vorstufe eines wahren Wechsels zweier verschieden sich fortpflanzender Generationen« sehen, und dieselbe als eine Art »unvollkommener Heterogonie« betrachten, wie CLAUS¹⁾ neuerdings will.

Allerdings ist es hier häufig dasselbe Individuum, welches beiderlei

1) Grundzüge der Zoologie. 4. Auflage. 1879.

Fortpflanzungsweisen vollzieht, welches sich zuerst zweigeschlechtlich dann eingeschlechtlich fortpflanzt, zuweilen auch in umgekehrter Reihe, aber nichtsdestoweniger existiren hier »ausschliesslich parthenogenesirende Generationen«, welche CLAUS als das sine qua non der »wahren Heterogonie« postulirt. Es wurde oben nachgewiesen, dass die aus Wintereiern schlüpfende erste Generation eines jeden Cyclus niemals Männchen enthält, niemals Dauereier hervorbringt, sondern sich stets rein parthenogenetisch fortpflanzt. Dies selbst bei solchen Arten, welche (Moina) schon in der zweiten Generation in geschlechtliche Fortpflanzung eintreten. Bei vielen Arten ist nicht nur die erste, sondern auch die zweite rein parthenogenetisch, und bei den streng monocyclischen Arten sogar eine grössere Anzahl von Generationen. Die CLAUSsche Forderung für »wahre Heterogonie« ist somit erfüllt. Mir scheint es allerdings fraglich, ob diese Forderung überhaupt berechtigt ist. Nachdem man zuerst die Heterogonie als »Aufeinanderfolge verschieden gestalteter, unter abweichenden Ernährungsverhältnissen lebender Geschlechtsgenerationen« definirt, also genau die gleiche Fortpflanzungsweise für beiderlei Generationen constatirt hat, legt man nachher gerade auf den strengen Wechsel verschiedenartiger Fortpflanzung den Hauptwerth und will nur da die Fortpflanzungsweise der Rotatorien und Phyllopoden als »wahre Heterogonie« anerkennen, wo rein parthenogenetische Generationen mit zweigeschlechtlichen abwechseln. Was ist nun also das Kennzeichen der Heterogonie, Formverschiedenheit der Generationen oder Verschiedenheit des Fortpflanzungsmodus?

Ich meine, schon aus der einen Thatsache, dass »wahre Heterogonie« einmal mit gleichartiger, das andere Mal mit ungleichartiger Fortpflanzung verbunden ist, geht hervor, dass das Wesen derselben nicht in dem Fortpflanzungsmodus der beiderlei Generationen zu suchen ist. Damit wird es aber überhaupt bedenklich, ob man gut thut, nach der bisherigen Weise den Wechsel oder Nichtwechsel sexueller und nicht sexueller Vermehrung als Eintheilungsprincip des Generationswechsels bestehen zu lassen. Will man es aber, dann muss man auch dieses Princip scharf einander gegenüberstellen und die Metagenese als den Wechsel von Knospen- und von Eigenerationen, die Heterogonie aber als den Wechsel verschiedenartiger Eigenerationen bezeichnen. Es ist nicht richtig, dass durch die Parthenogenese die Grenze zwischen geschlechtlicher (Ei) und ungeschlechtlicher (Spore) Fortpflanzung verwischt wird. Unter den Metazoen wenigstens wird man in der Ein- oder Mehrzelligkeit des Keimes immer ein scharfes Kriterium haben; wir kennen bis jetzt keinen Fall einzelliger Keime, welche nicht als Eier zu betrachten wären und deren

ohne Zutritt einer Samenzelle erfolgende Entwicklung sich nicht als Parthenogenese enthüllte. Die Gemmulae der Schwämme sind vielzellige Keime, die Statoblasten der Bryozoen desgleichen. Beide kommen überdies bei Thieren vor, welche auch noch in anderer Form sich durch Knospung fortpflanzen. Man könnte somit ganz wohl in dieser Form das Princip der Vermehrungsart zur Scheidung des Generationswechsels in Metagenese und Heterogonie verwerthen, allerdings aber nur für die Metazoen.

Schon diese letztere Beschränkung aber deutet wieder von Neuem darauf hin, dass wir mit diesem Princip nicht ausreichen; schon aus dem Grund, weil auch bei den Protozoen Generationswechsel vorkommen kann und wahrscheinlich auch wirklich vorkommt, müssen wir uns nach einem andern Eintheilungsprincip umsehen. Wenn aber eine natürliche Eintheilung nichts Anderes heisst, als Aehnliches zusammenbringen, Unähnliches scheiden, wie könnten wir dies Erscheinungsreihen gegenüber besser thun, als wenn wir auf die Entwicklung derselben zurückgehen und das für gleichartig erklären, was sich in gleicher Weise entwickelt hat, das für ungleichartig, was in ungleicher Weise? Wenn deshalb CLAUS meinen Versuch einer genetischen Eintheilung des Generationswechsels als »eine ziemlich willkürliche und wissenschaftlich unberechtigte Determination« kurzer Hand abmacht, so dürfte ihm der Beweis dafür vielleicht schwer fallen. Ich zweifle nicht, dass mein Versuch noch mancher Verbesserung fähig ist, aber der Grundgedanke desselben ist wohl ohne Zweifel vollkommen berechtigt. Vielleicht wird man später die Gegensätze besser formuliren, vielleicht auch statt nur zwei Formen des Generationswechsels deren drei oder noch mehr unterscheiden, aber auf dem Princip der Genese muss man stehen bleiben, denn gerade dieses ist, wie ich wenigstens glaube, auch auf diesem Gebiet das einzig berechtigte. Jedenfalls wird man daraus, dass nach meinem Eintheilungsprincip die bisher als Metagenese aufgefasste Fortpflanzung der Salpen mit unter den Begriff der Heterogonie fiele, einen Einwurf gegen dieses Princip kaum herleiten können; hat man ja doch auch die früher als Metagenese angesehene Fortpflanzung der Blattläuse später zur Heterogonie gezogen und damit den Begriff der Heterogonie nicht unwesentlich verändert¹⁾. Dergleichen Begriffe sind ja überhaupt fluctuirende, sie verändern sich mit der

1) Das Wort »Heterogenesis« wird sogar noch in ganz anderm Sinn gebraucht; HERBERT SPENCER versteht darunter »ungeschlechtliche Fortpflanzung mit von Zeit zu Zeit wiederkehrender geschlechtlicher Fortpflanzung« — im Gegensatz zu »Homogenesis«, bei welcher alle Generationen geschlechtliche Fortpflanzung besitzen. Principien der Biologie deutsch von VETTER. Stuttgart 1876.

Zunahme unserer Kenntnisse und mit dem Auftauchen neuer Gesichtspunkte. Der Gesichtspunkt aber als sei ein Alterniren verschiedenartiger Generationen nur auf Grund verschiedener Vermehrungsarten möglich, auf Grund eines Wechsels ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung, ist längst aufgegeben und so wird es auch berechtigt sein, einen neuen aufzustellen, die Erscheinungen des Generationswechsels auf ihre Genese zu untersuchen und danach zu Gruppen zu vereinigen.

Freiburg im Br., den 4. August 1879.

Nachtrag zur Abhandlung VII.

Bis zum Abschluss des Manuscriptes konnte ich aus Mangel an Zeit die merkwürdige Thatsache, dass Keime zu Dauereiern im Ovarium von *Daphnia pulex* sehr häufig auftreten, um wieder zu verschwinden, nicht so weit verfolgen, als ich gewünscht hätte. Zwar wurde festgestellt, dass solche abortive Dauereikeime nur bei bestimmten Generationen auftreten, aber es musste doch wo möglich noch genauer beobachtet werden, wie weit das Auftreten der Abortivkeime ein regelmässiges sei, gebunden an bestimmte Generationen, vielleicht auch an bestimmte Eisätze¹⁾. Namentlich auch das Letztere bedurfte besonderer Prüfung und so kam es mir sehr erwünscht, dass Herr Dr. J. VAN REES aus Amsterdam, der vorigen Sommer auf dem zoologischen Institut in Freiburg arbeitete, sich bereit erklärte, die Versuche nach dieser Richtung hin von Neuem aufzunehmen und in Gemeinschaft mit mir soweit fortzusetzen, als es die Zeit erlauben würde.

Es wurden zwei Arten zu den Versuchen benutzt; *Simocephalus vetulus* und *Daphnia pulex*. Da eine vollkommen ausreichende Ernährung erste Vorbedingung normaler Eibildung ist, so wurde besondere Sorgfalt auf die Ernährung verwendet. Für Solche, welche etwa die Versuche aufnehmen und weiterführen wollen, bemerke ich, dass ich seit Jahren als *Daphnia*futter mit bestem Erfolg den Ueberzug organischer, theils lebender, theils verwesender Substanzen benutze, welcher sich an den Wänden und am Boden von Brunnentrögen mit fliessendem

1) Unter »Eisatz« verstehe ich die Totalität der gleichzeitig reifenden, also auch gleichzeitig abgesetzten Eier.

Wasser ansetzt. Wenn es sich, wie in diesen Versuchen, nicht um Isolirung einzelner Daphnien handelt, kann dieser flockige Ueberzug frisch verwandt werden, im andern Falle dient er auch gekocht und durch Schütteln fein zertheilt, nur muss er dann öfters erneuert werden.

Simocephalus vetulus.

Von dieser Art wurden nur die beiden ersten Generationen verfolgt.

Die erste Generation, d. h. die aus Dauereiern hervorgegangenen Individuen zeigten niemals eine Spur eines Dauereikeimes. Sie wurden verfolgt von der Hervorbringung des ersten Eisatzes bis zu der des fünften.

Die zweite Generation enthält bei dieser Art bereits einzelne Männchen. Vierzehn in ihrer Eibildung verfolgte Weibchen zeigten alle schon bei dem ersten Eisatz eine Dauereianlage, welche bei 44 sich wieder auflöste, bei dreien sich zum Dauerei ausbildete. Von diesen 44 Weibchen gehörten fünf dem ersten Eisatz der ersten Generation an, neun dem zweiten; von Ersteren wurde ein Winterei ausgebildet, von Letzteren zwei, es verhalten sich also diese beiden ersten Brutsätze der ersten Generation fast genau gleich. Dabei verdient hervorgehoben zu werden, dass bei dieser Art stets eine gewisse Menge von Dotter von der Dauereizelle abgeschieden wird, auch wenn dieselbe sich später wieder auflöst. Bei *Daphnia pulex* verhält sich dies anders.

Bei jedem folgenden Eisatz dieser Generation fehlte niemals die Dauereianlage.

Die dritte und vierte Generation wurde nur in wenigen Fällen untersucht, aber auch hier fehlte die Dauereianlage niemals, sobald der rechte Moment der Beobachtung nicht versäumt wurde, d. h. sobald unmittelbar nach der Entleerung eines Eisatzes in den Brutraum untersucht wurde.

Daphnia pulex.

Von dieser Art wurden die ersten fünf Generationen verfolgt, die Letzte aber nur bis zur Entwicklung des ersten Eisatzes.

Bei der ersten Generation wurde, wie bei *Simocephalus*, niemals ein Dauereikeim beobachtet, wenigstens nicht bei der Ausbildung der drei ersten Eisätze.

Bei der zweiten Generation fehlte sie constant bei der Ausbildung des ersten Eisatzes im Gegensatz zu *Simocephalus*. Bei zwei Individuen fand sich aber unmittelbar nachdem der erste Eisatz in

den Brutraum übergetreten war eine unverkennbare¹⁾ Dauereianlage noch ohne Spur von Dotterkörnchen. Höchst wahrscheinlich kommt es bei dieser Brut überhaupt nicht zur Abscheidung von Dotter in der Dauereizelle, da neun andere Individuen, welche jenen beiden um wenige Stunden in der Entwicklung voran waren, bereits keine Spur einer Dauereianlage mehr erkennen liessen. Offenbar also steht in dieser Brut der Dauereikeim schon sehr früh in der Entwicklung still und bildet sich rasch wieder zurück.

Bei Ausbildung des dritten Eisatzes fehlte die Dauereianlage in keinem der beobachteten Fälle und erhielt sich bedeutend länger, nämlich 1—2 Tage. Es kommt zur Ablagerung feinkörnigen Dotters in der Dauereizelle, der zuerst vollkommen schwarz aussieht (bei durchfallendem Licht), dann aber während seiner Resorption bräunlich wird und schliesslich als bräunlicher Flecken vorn im Keimlager die Stelle des schwindenden Dauereikeimes andeutet.

Ganz ebenso verhält es sich beim dritten, vierten und fünften Eisatz dieser zweiten Generation. Zur Ausbildung von Dauereiern kommt es noch nicht, ebensowenig finden sich Männchen unter dieser Generation.

Beide treten erst in der folgenden, der dritten Generation auf, wenn auch die Männchen nur in geringer Zahl. Auch in dieser Generation zeigt sich die Dauereigruppe in der Mehrzahl der Fälle erst beim zweiten Eisatz. Beim ersten wurde sie nur bei drei Individuen beobachtet als eine sehr kleine und gänzlich dotterlose, dennoch aber durch die relative Lagerung der vier Zellen und den Grössenunterschied von den umgebenden Keimgruppen sicher zu erkennende Dauereianlage. Bei etwa 30 andern jungen Thieren desselben Stadiums war keine Spur davon aufzufinden und falls dieselbe dennoch vorhanden gewesen sein sollte, müsste sie eine ausserordentlich ephemere Existenz gehabt haben. Ob es bei den drei Thieren mit Dauereianlage zur Ausbildung derselben gekommen sein würde, liess sich nicht entscheiden, da dieselben starben.

Beim zweiten Eisatz wurde die Dauereianlage in allen Fällen (14) beobachtet und zwar stets mit reichlicher Dotterabscheidung in der Eizelle. In keinem dieser Fälle kam es indessen zur Ausbildung von Dauereiern; es waren lauter Abortivkeime.

Beim dritten, vierten und fünften Eisatz verhält es sich

1) Sie charakterisirt sich einmal durch ihre Lage weit hinten am Ventralrand des Eierstocks, dann durch bedeutendere Grösse als die vor ihr gelegenen Keimgruppen und schliesslich durch die gegenseitige Lagerung ihrer Zellen, von welchen die dreieckige Eizelle stets ventral liegt, mit der Hypothense ventralwärts, während auf den beiden Katheten die drei Nährzellen aufliegen.

ebenso, nur mit dem Unterschied, dass nicht selten die Dauereianlage sich zum fertigen Dauerei entwickelt.

Die vierte Generation verhält sich fast genau wie die dritte. Gegen Erwartung gelang es hier bei keinem von 10 Individuen schon beim ersten Eisatz einen Dauereikeim zu entdecken. Möglich, dass die geringe Anzahl der untersuchten Exemplare daran schuld ist, da grosse individuelle Schwankungen gerade bei dieser Art schon durch die oben niedergelegten Beobachtungen constatirt sind. Indessen darf nicht verhehlt werden, dass auch bei der fünften Generation die 12—14 darauf untersuchten Individuen beim ersten Eisatz noch keine Dauereianlage erkennen liessen.

Das Verhältniss der Weibchen, welche die Dauereianlage zur Ausbildung brachten, zu denen, bei welchen sie wieder verschwand, würde sich nur dann annähernd feststellen lassen, wenn man mit grösseren Individuenmengen operirte. Dazu fehlte leider die Zeit.

Aus vorstehenden Beobachtungen geht hervor, dass die Dauereikeime im Grossen und Ganzen etwa so auftreten, wie man es der Theorie nach erwarten musste. Bei beiden untersuchten Arten fehlen sie vollständig in der ersten Generation, bei *Daphnia pulex* auch in dem ersten Satz der zweiten Generation, beim zweiten Eisatz aber treten sie auf, um rasch wieder sich aufzulösen, ohne nur einmal bis zur Dotterabscheidung gelangt zu sein, beim dritten Eisatz kommt es dann bis zur Dotterbildung, ohne dass aber je ein Keim zur vollen Ausbildung gelangte; sie sind alle abortiv. Erst in der dritten Generation bleiben einige Dauereikeime Sieger im Kampfe mit den Sommereikeimen und es kommt zur Ausbildung fertiger Dauereier, aber auch in dieser Generation erlangen die Dauereikeime erst allmähig, nicht schon beim ersten Eisatz den Sieg, ja bei diesem ersten fehlen sie sogar häufig noch ganz. Das kann nicht Wunder nehmen, wenn man erwägt, dass der Zeit nach der erste Eisatz der dritten Generation mit dem zweiten Eisatz der zweiten Generation zusammenfällt, dass dieser letztere aber stets nur Abortivkeime enthält. Diese Erklärung würde für den ersten Eisatz der vierten Generation kaum gelten können, gewiss nicht für den des fünften, vielmehr muss für diese die Erklärung späteren und weiter fortgeführten Untersuchungen vorbehalten bleiben. Höchstens darf einstweilen daran erinnert werden, dass eine absolute Gleichheit im Verhalten aller Individuen ein und derselben Generation oder Brut nirgends weniger zu erwarten ist, als bei *Daphnia pulex* und ähnlich lebenden Arten, deren Vernichtungsperioden grossen Schwankungen

nach Ort und Jahr unterliegen. Eine Zerstreung der Sexualthiere über einen längeren Zeitraum, somit eine Mischung der gleichzeitig lebenden Thiere aus Jungfernweibchen und Sexualthieren entspricht hier am meisten den äussern Bedingungen. Man wird deshalb das Verhalten bestimmter in dieser Weise gemischter Bruten in Bezug auf Dauereikeime nur nach Beobachtung zahlreicher Individuen sicher beurtheilen können. Gerade dieser Umstand erschwert aber ungemein die Weiterführung dieser Versuche, ihre Ausdehnung auf die verschiedenen Bruten, aus welchen jede Generation zusammengesetzt ist und auf die späteren Generationen.

Bei *Simocephalus* tritt das allmälige Ueberwiegen der Dauereibildung weniger scharf hervor, weil es hier auf einen kürzeren Zeitraum zusammengedrängt ist. Während in der ersten Generation die Dauereikeime noch ganz fehlen, kommt es in der zweiten schon zu Bildung reifer Dauereier. Dennoch lässt sich auch hier erkennen, wie die Tendenz zur Dauereibildung sich allmähig steigert, bis sie den Sieg über die Sommereikeime erlangt und zwar an der allmähig zunehmenden Zahl reifer Dauereier. In der zweiten Generation zeigt jedes Weibchen schon beim ersten Eisatz eine Dauereianlage, allein nur sehr wenige, etwa 27 Procent, produciren dann auch wirklich reife Dauereier.

Das Verhältniss der producirten Dauereier zur Individuenzahl wurde nun freilich für die dritte und vierte Generation nicht ziffermässig festgestellt, ich kann aber aus früheren Beobachtungen verschiedener Colonien von *Simocephalus* angeben, dass auf der Höhe der Sexualperiode die Mehrzahl der Weibchen Dauereier hervorbringt.

Weitere Versuche würden sich zunächst auf das wahrscheinlich verschiedene Verhalten der einzelnen Bruten zu richten haben, welche jede Generation zusammensetzen, sodann aber auf die späteren Generationen. Es ist sehr möglich, dass nach Ablauf der Sexualperiode auch die abortiven Dauereikeime mehr und mehr verschwinden, bis sie in noch viel späteren Generationen — falls der Colonie eine so lange Lebensperiode gegönnt ist — zum zweiten Mal auftauchen, allmähig die Oberhand gewinnen und zu jener zweiten Sexualperiode innerhalb derselben Colonieperiode führen, welche wenigstens in einigen Fällen oben constatirt werden konnte.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. *Sida crystallina*, Hoden eines jungen Thieres¹⁾ im optischen Querschnitt. *Kl*, Keimlager, in welchem Zellgrenzen erst bei *a* sichtbar waren. Weiter nach hinten ist der Klüftungsprocess in vollem Gang, durch welchen die Zellen zum grossen Theil sich von der Wandung abschnüren und als Samenzellen in das neugebildete Lumen gelangen; *Sz*, *Sz'*, solche in Abschnürung begriffene Samenzellen. Vergrösserung: HARTNACK 3/VII (300).

Fig. 2. *Sida crystallina*. Hoden eines noch jüngeren Thieres im optischen Querschnitt; Abspaltungsprocess im Beginn; *L*, *L*, Lumen. Vergrösserung: HARTNACK 3/VII (300).

Fig. 3. *Sida crystallina*. Aelterer Hoden; der dünnen Wandung *W* sitzen hier und da in Ablösung begriffene Samenzellen *Sz* an. Vergrösserung: HARTNACK 3/VII (300).

Fig. 4. *Sida crystallina*. Hoden des reifen Thieres, Wandung *W* dünn, Lumen gefüllt mit durcheinander wogender Masse von Samenzellen, deren dickste Partie in der Mitte den Kern *K* enthält und als Haufen glänzender Körner hervortritt, während der blattförmige Theil des Zellkörpers als Fadenbündel erscheint. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 5. *Sida crystallina*. Samenzellen, frisch ins Wasser ausgetreten; *A* und *C* zeigen an beiden Enden des blattförmigen Zellkörpers feine Ausläufer, *B* nur am einen Ende. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 6. *Latona setifera*. *A*. Begattungsorgane eines jungen Männchens. *P*, *P'*, Penis; zwischen beiden das Ende des Postabdomen mit den Schwanzklauen (*Skr*) und dem After, sowie dem Rectum mit den radiär ausstrahlenden Musculi dilatatores. *Skr*, Schwanzkrallen, *Vd*, Vas deferens, dicht nach seinem Austritt aus dem Hoden; bei *x* optischer Querschnitt des Vas deferens bei seinem Eintritt in den Penis; innerhalb des Letzteren Spermazellen *Spz*. Vergr.: H. 4/IV (120).

B. Drei Samenzellen ins Wasser ausgetreten. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 7. *Daphnella brachyura*. Hinterende eines Männchens von der rechten Seite gesehen. *Sb*, Schwanzborsten, *Skr*, Schwanzkrallen, *A*, After, *p*⁶ sechster Fuss, *B*, Bauchseite, *R*, Rücken; *D*, Darm, *Vd*, Vas deferens, *P*, der eine der beiden stiefelförmigen Penis, in seinem Lumen zwei Samenzellen; nach einem in Glycerin aufbewahrten Präparat. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

Fig. 8. *Daphnella brachyura*. Hinterende eines Männchens von oben. *Sb*, die abgeschnittenen Schwanzborsten, *P*, *P*, die beiden Penis, in ihrem Innern die Vasa deferentia und in dem linken eine durch Compression feinstreifig gewordene Samenzelle (*Sz'*); *Sz*, *Sz*, *Sz*, ins Wasser frisch ausgetretene Samenzellen, *Sz''*, eine Samenzelle mit feiner Längsstreifung, *Sz'''*, eine solche in Quellung begriffen. *T*, rechter, *T'*, linker Hode, *Ke*, Keimlager, *Sz*, Samenzellen. Vergrösserung: H. 3/VII (300).

1) Die Zeichnungen sind alle nach dem lebenden Thier mittels der Camera lucida entworfen, wenn es nicht ausdrücklich anders bemerkt ist.

Fig. 9. *Sida crystallina*. Männliche Sexualöffnungen von unten gesehen, *Sn*, saugnapfartiger Wall um jede Oeffnung und zwischen beiden. *D*, Darm, *p*⁶ Basis des letzten Fusspaares. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Fig. 10. *Daphnella brachyura*, *a* bis *e*, ein und dieselbe Samenzelle in den verschiedenen Gestalten, welche ihr von der peristaltisch sich bewegenden Hodenwand im Verlauf weniger Minuten aufgezwungen wurden. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 11. *Ceriodaphnia quadrangula*; Hoden mit reifem Inhalt, einer Masse von Samenstäbchenbündeln, in allen Richtungen durcheinander liegend, eingebettet in heller, schleimiger Flüssigkeit. *W*, Hodenwand. *A*, der ganze Hoden; Vergrößerung: H. 3/VII (300). *B*, ein Stückchen davon bei 3/VIII (400).

Fig. 12. *Pasithea rectirostris*. *A*. Rechter Hoden, prall mit braunen Samenzellen gefüllt. Vergrößerung: H. 3/VII (300). *B*. Einige Samenzellen bei H. 3/VIII (400).

Fig. 13. *Daphnella brachyura*. Rechtsseitige weibliche Geschlechtsöffnung (*Vv*) nebst Receptaculum seminis (*Rs*) und Anfangstheil des Ovarium (*Ov*) von oben gesehen. Die Vulva durch radiäre Muskel-(?) fäden an der Haut befestigt, im Receptaculum eine Samenzelle, deren Kern durch Zusatz schwacher Essigsäure hervortrat, während das Protoplasma dadurch körnig wurde. Vergrößerung: HARTNACK 3/VII (300).

Tafel IX.

Fig. 14 A. *Bythotrephes longimanus*. Brutsack eines Geschlechtsweibchens unmittelbar vor dem Eintritt der beiden Dauereier, linke Seite. *RS*, Rückensinus (Blutraum) über dem Herzen (*H*); *Drb*, Drüsenboden (das Homologon des »Nährbodens bei Jungfernweibchen«), *lDrbR*, linker Drüsenbodenrand, *rDrbR*, rechter Drüsenbodenrand; *SW*, Schalenwurzel, *SR*, Schalenrand, *aeBl*, äusseres Blatt der Schale, *BS*, Binnenraum der Schale von feinen Stützfasern senkrecht durchsetzt; *Vv*, Vulva (Begattungsöffnung); *Ov*, Ovarium, ein einziges grosses reifes Dauerei enthaltend (*Ei*) und einige jüngere Keimgruppen (*Kgr*). *Od*, Oviduct, dessen Mündung in den Brutraum deutlich ist; *M*, Rückenmuskel.

Fig. 14 B. Die weibliche Begattungsöffnung desselben Thieres durch Druck vorgestülpt, *Br*, Brutraum, *R*, Rücken, die übrigen Bezeichnungen wie in 14 A. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Fig. 15. *Bythotrephes longimanus*. *A*. Brutraum mit den beiden Dauereiern, deren Schale noch dünn ist; fünf Samenzellen (*Sz*) liegen den Eiern an. *Vv*, Vulva, *SW*, Schalenwurzel, *S*, Schale. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

B. Eine der Samenzellen bei H. 3/VII (300).

Fig. 16. *Bythotrephes longimanus*. Brutraum unmittelbar vor dem Austritt bereits befruchteter und mit Schale versehener Dauereier (*Ei*), rechte Seite; die alte Schale besteht nur noch aus den beiden dünnen Chitinlamellen (*aeBl*, *iBl*), während die Hypodermis bereits zerfallen ist. Unter den Dauereiern hat sich eine neue Schale in Gestalt einer mächtigen Hypodermisduplicatur gebildet, deren Rand (*SR'*) dem Rand der alten Schale (*SR*) anliegt. *Od*, Oviduct, *Ov*, Ovarium, in welchem ein Dauerei in Ausbildung begriffen ist (*Ei'*); *H*, Herz, *DrB*, Drüsenboden (Hypodermis des Rückens), *SW'*, Wurzel der neuen Schale, *SW*, Wurzel der alten Schale. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Fig. 17. *Bythotrephes longimanus*. Brutraum eines Geschlechtsweib-

chens, in welchen abnormer Weise keine Eier eingetreten sind. Der Brutraum ist ausgefüllt mit dem gelbbraunen Sekret des Drüsenbodens (*DrB*), in dessen Zellen man Häufchen gelbbrauner Körner erkennt. Das Eischalensekret ist durch die Vulva nach aussen hervorgedrungen, ein Beweis für die Durchgängigkeit dieses Begattungs-canal. *SR*, Schalenrand, *SW*, Schalenwurzel, *RS*, Rückensinus, *H*, Herz, *Od*, Oviduct, *BS*, Binnenraum der Schale. Vergrößerung: H. 3/IV (400).

Fig. 48. *Bythotrephes longimanus*, Eine in Zerfall begriffene Samenzelle aus dem Brutraum eines lebenden Weibchens, dessen Dauereier bereits mit Schale versehen (also befruchtet) waren. *A*, Zelle gequollen, aber noch durch eine dünne Randschicht zusammengehalten. *B*, Zellwand geplatzt und nur noch ein Haufen Körner übrig.

Fig. 49. *Peracantha truncata*; ein Paar in Coitusstellung combinirt, um zu zeigen, dass eine »innere Begattung« hier thatsächlich unmöglich ist, indem die männlichen Geschlechtsöffnungen die weiblichen nicht berühren können. Beide Thiere mit dem Zeichenapparat nach Präparaten aufgenommen; *SW*, Schalenwinkel, bei dieser Art so weit abwärts gerückt, dass eine wesentlich andere Stellung des Männchens, als die hier angenommene, nicht möglich ist. Vergr.: H. 3/IV (400).

Tafel X.

Fig. 20. *Bythotrephes longimanus*, Samenzellen. *A*, Spitze des Penis (*P*) mit drei ins Wasser entleerten Samenzellen, deren weiches Protoplasma mehr oder weniger zerfetzt und gequollen ist; *a* hängt noch durch einen langen schleimigen Protoplasmafaden an der Spitze des Penis fest, während sich der übrige Theil der Zelle knäuelartig aufgewunden hat, oder in Fortsätze zerrissen ist. Vergrößerung: H. 3/IV (400).

B, Spitze des Penis mit gerade heraustretender, langgestreckter Samenzelle *d*, die Samenzelle *e* hat sich schon wieder auf die normale Gestalt zusammengezogen, die Samenzelle *f* ist durch die strudelnden Füße zerrissen. Vergr.: H. 3/IV (400).

C, Eine frisch ins Wasser ausgetretene Samenzelle. Vergrößerung: H. 2/VII.

D, Mehrere solche frisch ausgetreten, aber durch die Füße mehr oder weniger zerrissen oder gedehnt (*g, h, i*); *l, m*, nach längerer Einwirkung des Wassers, *n*, nach noch längerer Wasserwirkung. Vergrößerung: H. 2/VII (240).

Fig. 21. *Bythotrephes longimanus*. Penis (*P*) mit Vas deferens und dem Anfangstheil des Hodens. *H*, Hodenwand, *Sz*, Samenzellen. Vergrößerung: H. 2/VII (240).

Fig. 22. *Moina paradoxa*. Samenzellen, *a, a, a*, normale, unmittelbar nach ihrem Austritt ins Wasser; *b*, optischer Querschnitt einer solchen; *c*, durch längere Einwirkung von Wasser gequollene Samenzellen. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 23—28. *Evadne spinifera* (mit Ausnahme von Fig. 27 nach Originalzeichnungen von Herrn Dr. SPENGL).

Fig. 23. Eierstock eines unreifen Geschlechtsweibchens. Im Eierstock eine vierzellige Keimgruppe (*Kgr*); *Br*, Brutraum, hier als ein selbständiger Sack erscheinend, der nur durch einen dünnen Stiel (*St*) mit der äussern Haut des Rückens zusammenhängt; *M*, Muskel; *Od*, Oviduct. Vergrößerung etwa 300.

Fig. 24. Sexualorgane etwas weiter entwickelt. Bruthälter grösser und mit geräumigerer Höhle, in den Zellen seiner Wandung viele Körnchen, das Sekret zur Bildung der festen Eischale (Chorion). Die dritte Zelle der Keimgruppe kennzeichnet sich als Eizelle (*Eiz*) durch beginnende Dotterabscheidung, *Nz*, Nährzellen (die

dritte wird durch die Eizelle verdeckt), *Od*, Einmündungsstelle des Eileiters in den Brutraum; *Ch*, Chitinschicht der Rückenhaut, *Hyp*, Hypodermis.

Fig. 25. Dieselben Theile, noch weiter vorgeschritten, Eizelle (*Eiz*) bereits von feinkörnigem Dotter geschwellt; Wand des Bruthälters dick und reich an körnigem Schalensekret; *St*, Stiel des Bruthälters, in dem sich eine Spalte — der spätere Begattungscanal — gebildet hat.

Fig. 26. Dieselben Theile noch weiter entwickelt. Der Stiel (*St*) enthält jetzt einen Canal, der bis zur Hypodermis des Rückens reicht. Bezeichnung wie in Fig. 23 bis 25.

Fig. 27. Bruthälter eines Jungfernweibchens, mit sieben Eiern (*Ei*) gefüllt, deren Embryonalzellen theilweise eingezeichnet sind. *Br'*, die noch nicht ausgedehnte Spitze des Bruthälters, *St*, der Stiel zeigt hier keine Spur eines Lumens; *Sb*, Schwanzborsten. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 28. Stück eines Bruthälters, in welchem ein bereits befruchtetes Dauerei liegt; *Eis*, Eischale (Chorion), *W*, Wand des Bruthälters, *St*, Stiel desselben von dem Begattungscanal durchsetzt, dem auch eine Oeffnung in der neuen Chitinhaut *Ch* entspricht. Vergrößerung etwa 300.

Tafel XI.

Fig. 29. *Eurycercus lamellatus*. A. Männchen in Seitenansicht. Man erkennt zu Seiten des Darms den schlauchförmigen, prall mit Samen gefüllten Hoden, der mit kurzem Ausführungsgang an der Bauchseite des Postabdomens (*Pabd*) ausmündet. Nur die linke männliche Geschlechtsöffnung (♂ sex Oe) ist sichtbar. *Sb*, Schwanzborsten, *Sk*, Schwanzkrallen, *pes*₁, erster mit Haken und kurzem Flagellum bewaffneter Fuss, *At*¹, erste Antenne mit 12 Riechfäden mehr, als beim Weibchen vorkommen; *hSchw*, hinterer Schalenwinkel; *A*, After. Vergr.: H. 3/IV (100).

B. Einige Samenzellen von *Eurycercus*, ins Wasser ausgetreten, aber noch unverändert bei H. 3/VIII (400).

Fig. 30. *Acroperus leucocephalus*. Postabdomen eines Männchens. *Sb*, Schwanzborsten, *A*, After, *D*, Dorsal-, *V*, Ventralseite des Postabdomen. *Vd*, Vas deferens mit Samen gefüllt, der aus der Geschlechtsöffnung auströmt; *M*, Rückziehmuskel des Vas deferens. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 31. *Acroperus leucocephalus*, Spitze des Postabdomens in Ventralansicht; *Sk*, Schwanzkrallen, ♂ sex , männliche Geschlechtsöffnungen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 32. *Alonella pygmaea* Sars. A. Postabdomen eines Männchens, Ventralansicht; ♂ sex , männliche Geschlechtsöffnung, *Vd*, Vas deferens mit dem der andern Seite zusammen verschmelzend zu einem einfachen Ductus ejaculatorius (*Dej*); in denselben Samenzellen.

B. Postabdomen eines Männchens in Seitenansicht; *Vd*, Vas deferens.

C. Postabdomen eines Weibchens in Seitenansicht; scharfe Dornen stehen auf dem Dorsalrand, welche beim Manne rudimentär sind. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 33. *Pleuroxus* sp. Männliches Postabdomen in Seitenansicht. Bezeichnungen wie vorher. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 34. *Peracantha truncata* Baird. Männliches Postabdomen gerade nach hinten gestreckt nebst einem Theil der Schale; Seitenansicht. *R*, Rücken-, *B*, Bauchseite; *hSchR*, hinterer Schalenrand mit mächtigen Dornen bewehrt. *A*, After,

T, Hoden, *Vd*, Vas deferens, ♂ *sex*, Geschlechtsöffnung, *Skr*, Schwanzkrallen, *Sb*, Schwanzborste. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 35. *Camptocercus rectirostris*. Männliches Postabdomen. *A*, After, *Vd*, Vas deferens, in welchem die kleinen Samenzellen sichtbar sind, welche theilweis schon aus der Geschlechtsöffnung hervorgetreten sind (♂ *sex*); *Sb*, Schwanzborsten. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 36. *Camptocercus rectirostris*. Weibliches Postabdomen mit doppelter Reihe starker dreispitziger Zähne auf der Dorsalseite. Vergr.: H. 3/VII (300).

Fig. 37. *Alona testudinaria*. *A*. Männliches Postabdomen, Seitenansicht, *T*, Hoden, *A*, After, *Vd*, Vas deferens, Geschlechtsöffnung ventral gelegen an der Basis der Schwanzkrallen.

B. Dasselbe in Ventralansicht, die beiden Geschlechtsöffnungen sind in eine zusammengefloßen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Tafel XII.

Fig. 38. *Simocephalus Vetulus*. *A*. Männliches Postabdomen in Seitenansicht. *T*, ein Stück des Hodenschlauchs mit Samenzellen gefüllt, *Vd*, das sehr weite, ebenfalls prall gefüllte Vas deferens; *Dej*, Ductus ejaculatorius mit kräftiger Ringmuskulatur und einem flügelartig sich ansetzenden Dilator, welchem eine rundliche Zelle *g* (Ganglienzelle?) aufliegt. Aus der Geschlechtsöffnung sind Samenzellen (*Sz*) ausgetreten, *A*, After, *Skr*, Schwanzkrallen nicht in der gewöhnlichen Stellung, sondern nach hinten zurückgeschlagen (*passiv*). *Sb*, Schwanzborste, *Sg*, Schwanzborstenganglion, von welchem ein kleineres Ganglion sich abzweigt und einen Nerven gegen den Ductus ejaculatorius entsendet; *Az*, Afterzähne. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

B. Samenzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien; *C* ein Spermatoblast. Vergrößerung: 3/VIII.

Fig. 39¹⁾. *Daphnia pulex*. *A*. Spitze des Postabdomens eines jüngeren Männchens mit der Geschlechtsöffnung (♂ *sex*), aus welcher Samen ausströmt; *A*, After, *R*, Rectum, *M*, Flexor des Postabdomen, *Skr*, Schwanzkrallen, *Az*, Afterzähne, hier in der Zahl 9 jederseits vorhanden, bei älteren Männchen bis zu 13; *Vd*, Vas deferens, *Dej*, Ductus ejaculatorius mit deutlichen Ringmuskeln; die Afterzähne bezeichnen zugleich die Rückenseite des Postabdomen; α , Ausschnitt in der harten Chitinschicht der Krallenbasis, von zarter Haut gebildet, so dass eine passive Beugung der Krallen möglich ist. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 40. *Ceriodaphnia reticulata* Jurine. Postabdomen des Männchens, ♂ *sex*, Sexualöffnung, *Vd*, Vas deferens, *Dej*, Ductus ejaculatorius, *A*, After, davor die Afterzähne, *D*, Rückenseite, *V*, Bauchseite des Postabdomen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 41. *Bosmina longispina*, männliches Postabdomen, *T*, ein Stück des Hodens, *A*, After, *Vd*, Vas deferens; aus der Oeffnung desselben strömen die blassen mit Körnchen besetzten Samenbänder; *Sb*, Schwanzborsten. Vergrößerung: HARTNACK 3/IV (400).

Fig. 42. *Moina rectirostris*. Hoden im optischen Querschnitt. Der Wand sitzen mehrere blasige Spermatoblasten an, in welchen einige Samenzellen liegen, die der Strahlen noch entbehren; eine dieser Mutterzellen (*Mz*) gehört nicht in die

1) Durch ein leider zu spät bemerktes Versehen des Lithographen ist die im Text (p. 69, resp. 285) citirte Figur 39 *B* weggeblieben.

optische Schnittfläche, sondern sass der obern Wand an. Bei *Sz'* ein Haufen freigeordener Samenzellen, noch ohne Strahlen; *Sz'* fertige Strahlzellen. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 43. *Scapholeberis mucronata*. Blindes Ende des Hodens von einem reifen Männchen; in jeder der grossen Wandungszellen scheint eine grössere Zahl winziger Samenzellen zu liegen, und ausserdem ist das Lumen des Hodens mit ihnen angefüllt. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 44. *Daphnia pulex*. A. Hoden eines jungen Männchens, eine solide Zellenmasse, Zellgrenzen aber nicht bemerkbar, *Vd*, das spätere Vas deferens.

B. Hoden eines etwas älteren, aber auch noch unreifen Männchens. Ein Lumen beginnt sich zu bilden (*L*). Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 45. *Simocephalus vetulus*. Hoden eines jungen, aber schon reifen Männchens; *Vd*, Uebergang ins Vas deferens, *Sz*, fertige Samenzellen im Lumen, *W*, Wand des Hodens, noch sehr dick und aus vielen kleinen, locker aufeinander gehäuften Zellen bestehend, aus welchen die Samenzellen hervorgehen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

Fig. 46. *Simocephalus vetulus*. Unreifer Hoden, noch völlig solid, Zellgrenzen nicht sichtbar. Vergrößerung: 3/VIII (400).

Fig. 47. *Chydorus sphaericus*. A. Optischer Querschnitt des Hodens, die Körnchen sind die einzelnen in der Hodenflüssigkeit suspendirten Samenzellen. Vergrößerung: H. 3/VII (300).

B. Einzelne Samenzellen und Spermatoblasten. Vergr.: H. 3/VIII (400).

Fig. 48. *Ceriodaphnia quadrangula*. Ein Weibchen mit Ehippium und Winterei in Dorsalansicht, um zu zeigen, wie die Ehippialbegattung bei *E* dem Eingang in den Ehippialraum durch blosses Anlegen der männlichen Geschlechtsöffnungen möglich ist. *Schw*, Schwimgürtel des Ehippium, *Wei*, Winterei, *M*, Medianlinie auf der völlig ebenen Rückenfläche des Ehippium. Vergrößerung: H. 3/IV (100).

Tafel XIII.

Fig. 49. *Leptodora hyalina*. A. Rechter Hoden eines jungen Thieres in Seitenansicht, die Spitze bei *Ac* nach Einwirkung schwacher Essigsäure, das Uebrige nach dem lebenden Thier gezeichnet. *L*, mit Flüssigkeit gefülltes Lumen des Hodens; *M*, die Matrix der Samenelemente; letztere springt mit buchtiger Oberfläche in das Lumen vor, gebildet durch Samenzellen und Spermatoblasten (*Sp*), in der Rinde der Matrix starke Proliferation der Zellen, vielfach doppelte Kerne. Einige Stellen der Matrix sind nicht ausgezeichnet. Vergrößerung: H. 3/VIII (400).

Fig. 49 B. Samenelemente aus derselben Matrix. *a*, Spermatoblast mit vier Tochterzellen (Samenzellen); *b*, eine Samenzelle mit Kern und der spiraligen Fältelung der Rindenschicht. Vergrößerung: etwa 400.

Fig. 50. *Leptodora hyalina*. A. Samenelemente. Samenzellen mit sehr deutlicher (in Natur aber weit zarterer) Spiralfältelung *a*, *a*, *a*, *a*, *a*; *a'*, ohne Fältelung; *b*, eine Zelle deren Spiralfalten nach Zusatz von Essigsäure verstrichen sind; *c*, *c*, *c*, eine der amöboiden Zellen der Hodenflüssigkeit in verschiedenen Contractionszuständen. Vergrößerung: 3/VII (300).

B. Eine Wandungszelle aus dem Hoden eines alten Männchens; *V*, die Vacuole, *n*, kernartiger Körper, *x*, Gebilde unbekannter Bedeutung. Vergr.: H. 3/VIII (400).

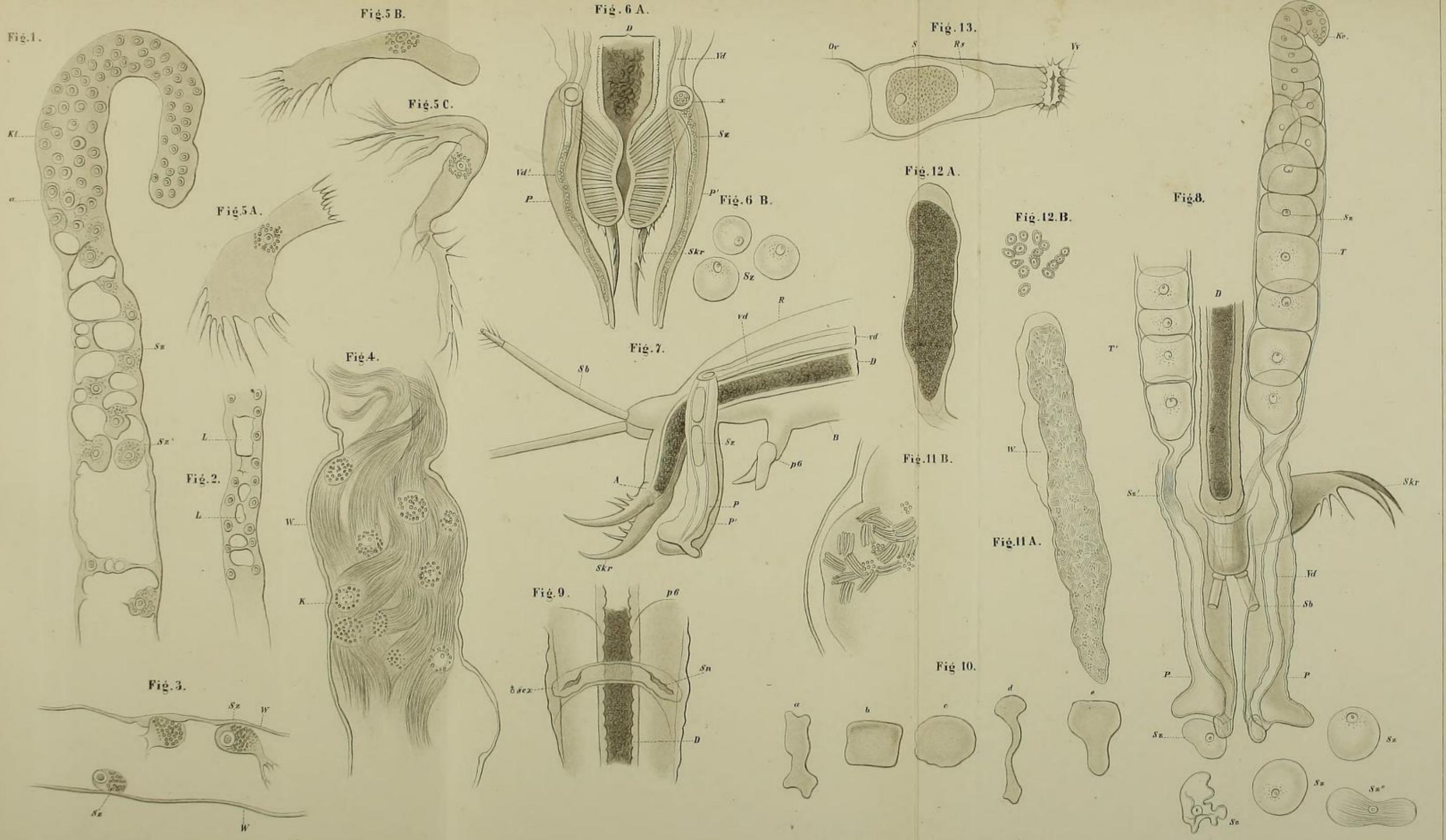


Fig. 14 A

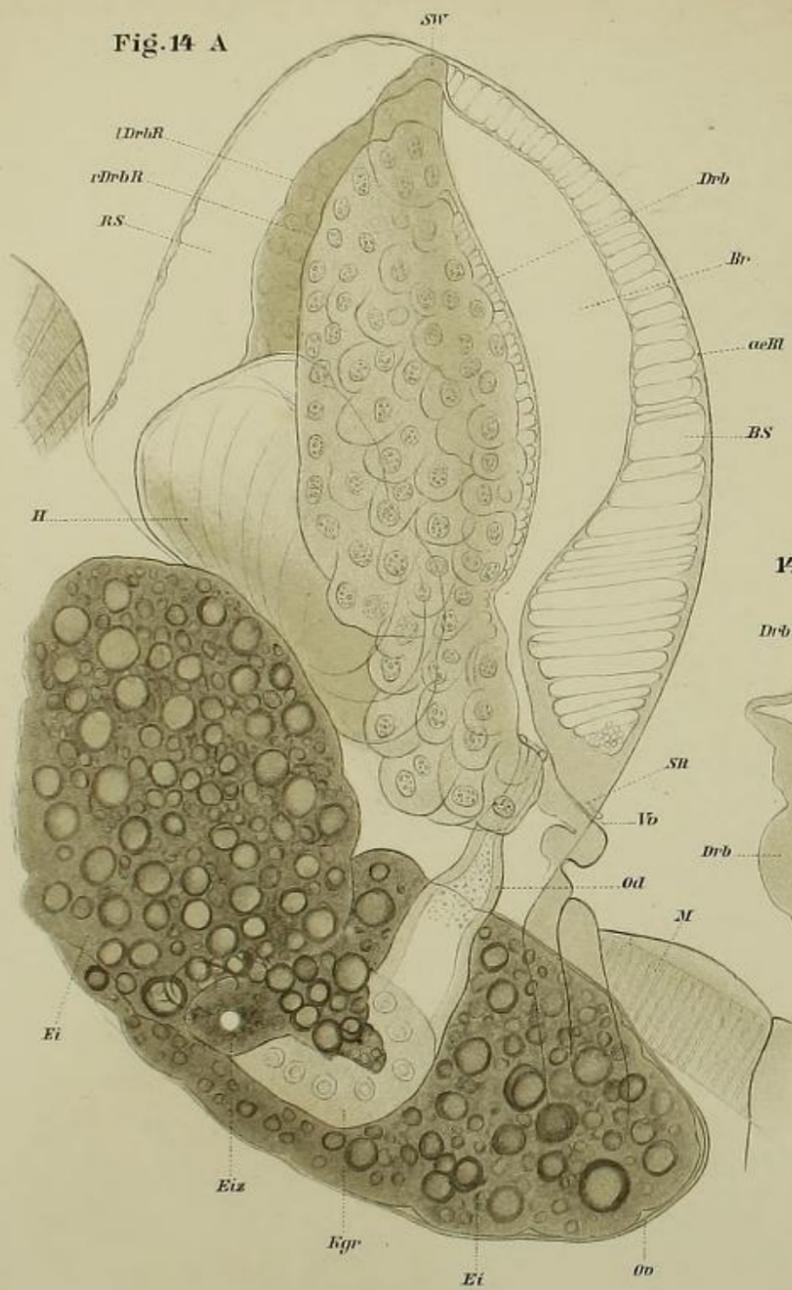


Fig. 15 A



15 B

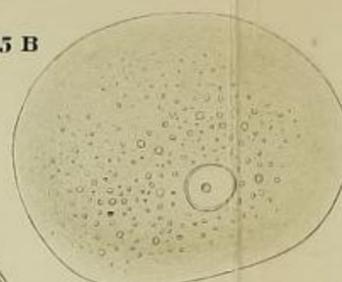


Fig. 16



Fig. 17

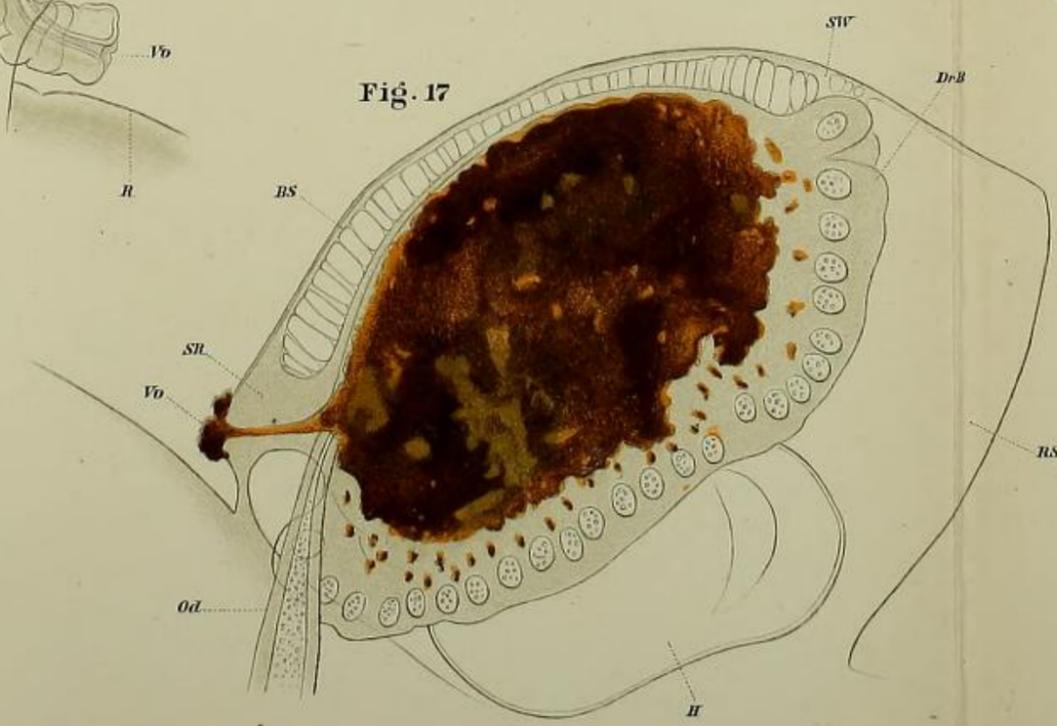


Fig. 18

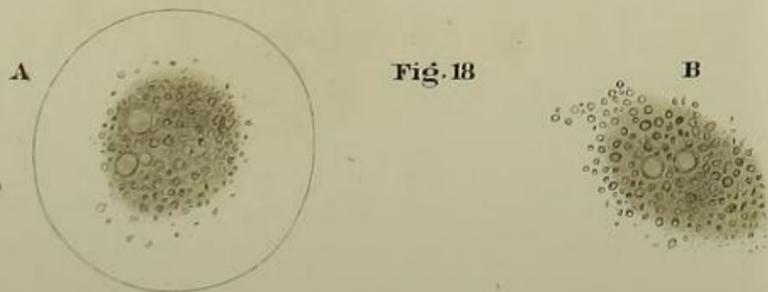
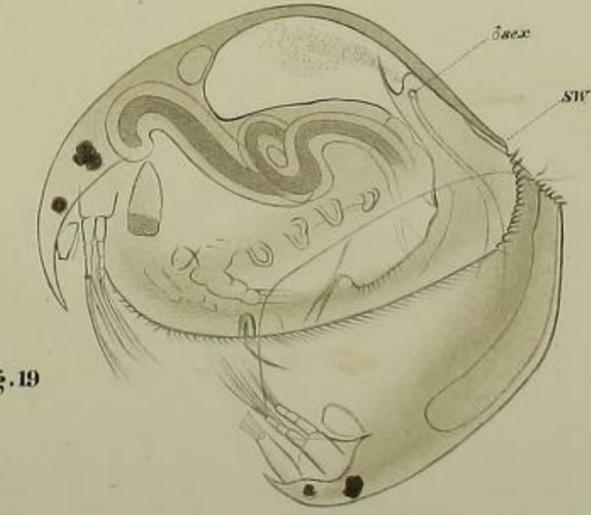


Fig. 19



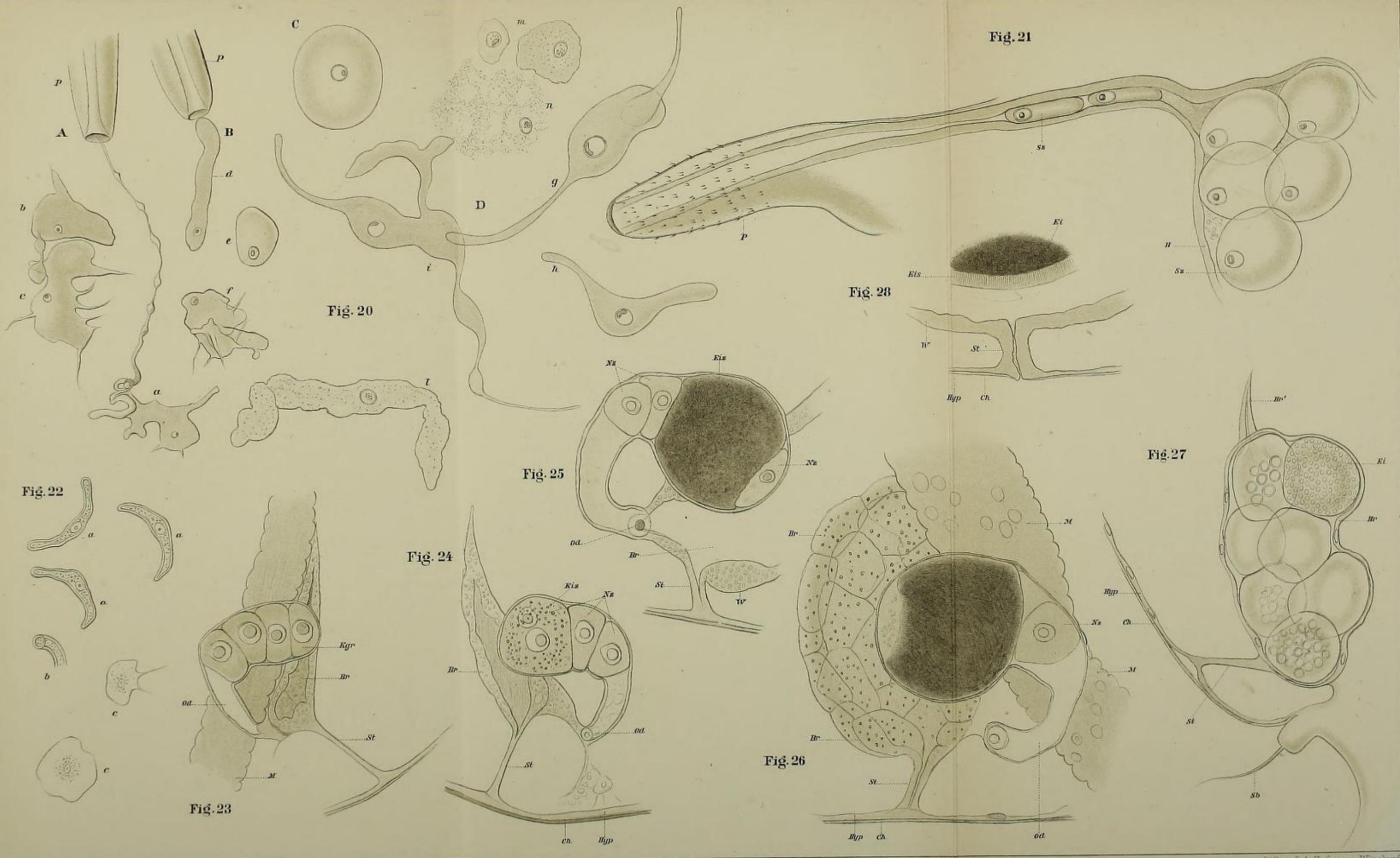


Fig. 29 A

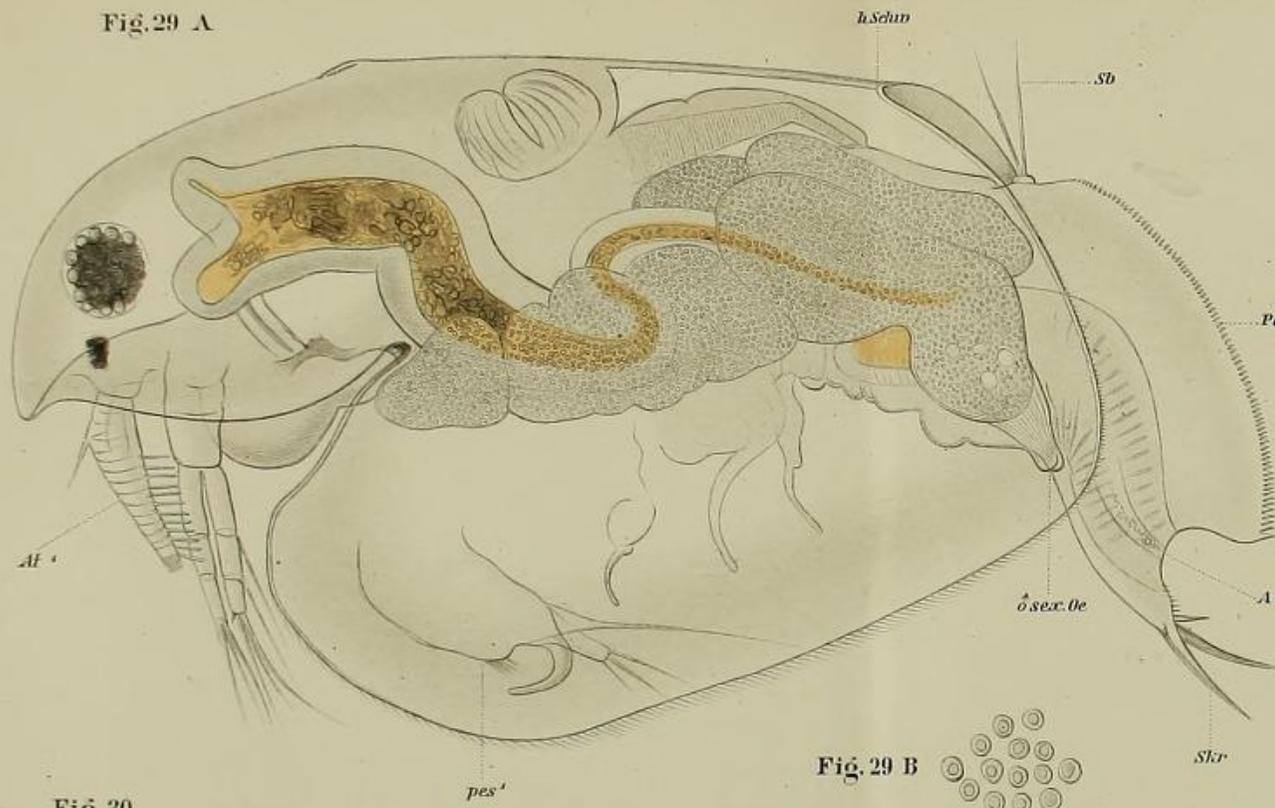


Fig. 29 B



Fig. 30

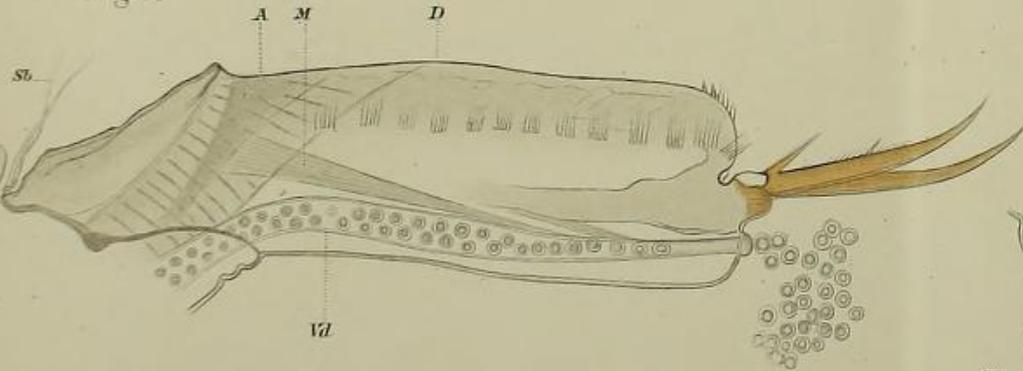


Fig. 32 A

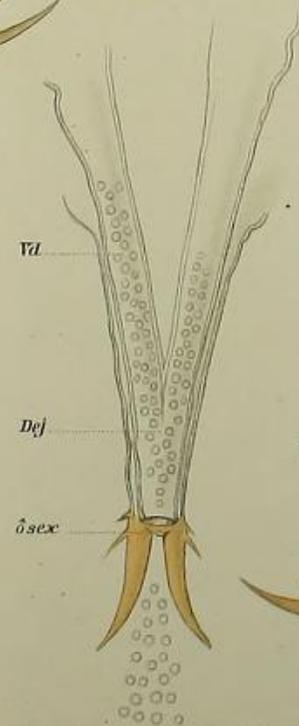


Fig. 32 B

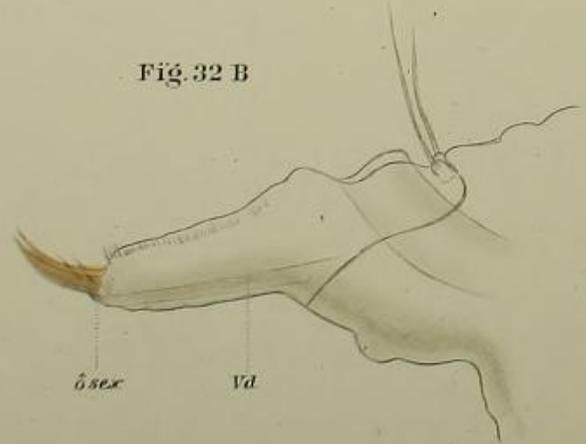


Fig. 31



Fig. 33

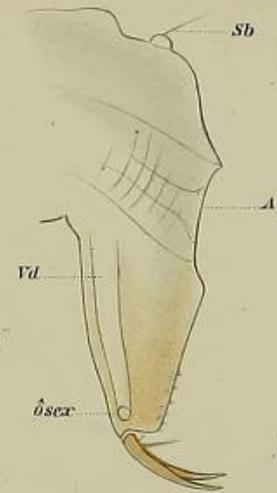


Fig. 34

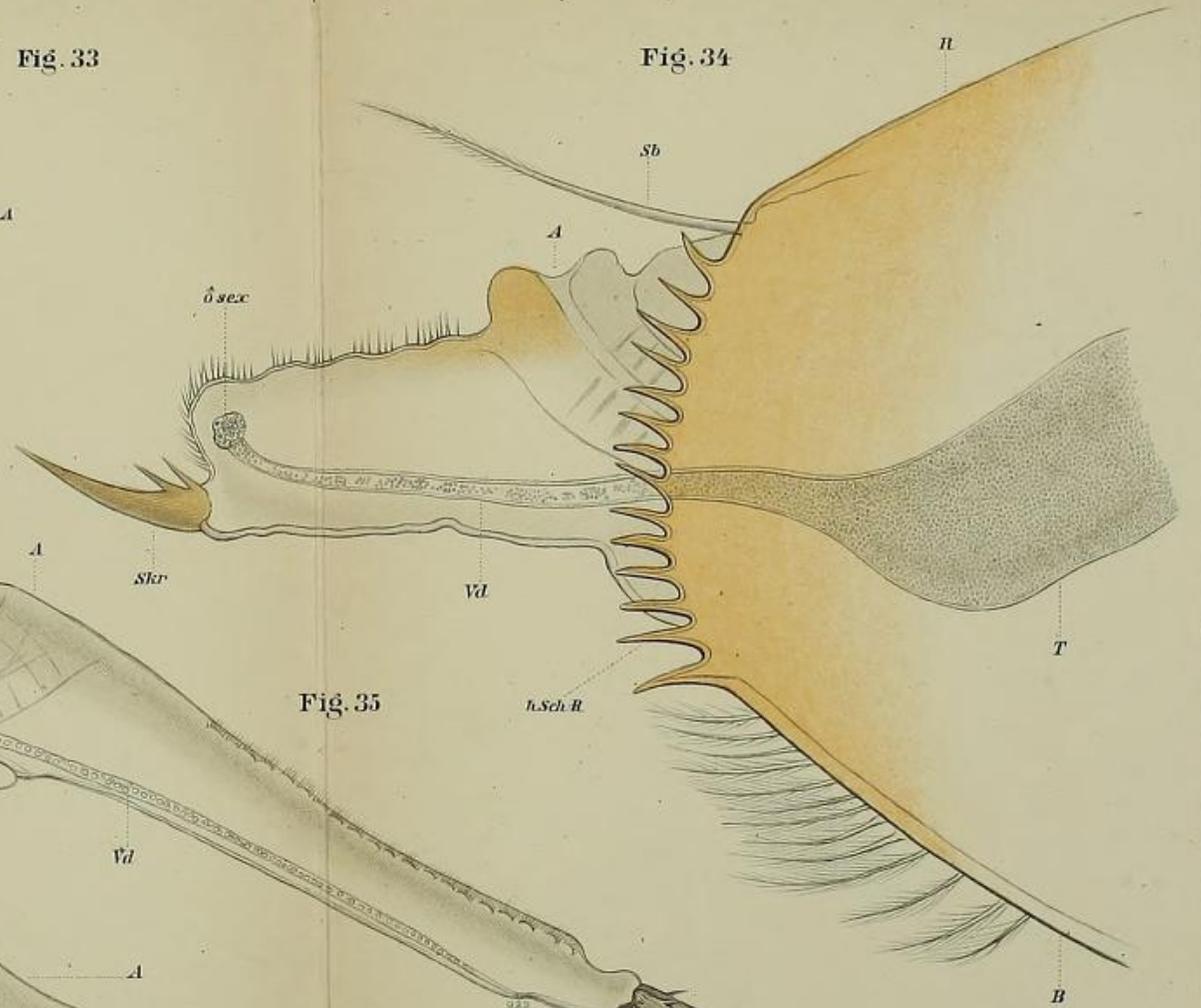


Fig. 35

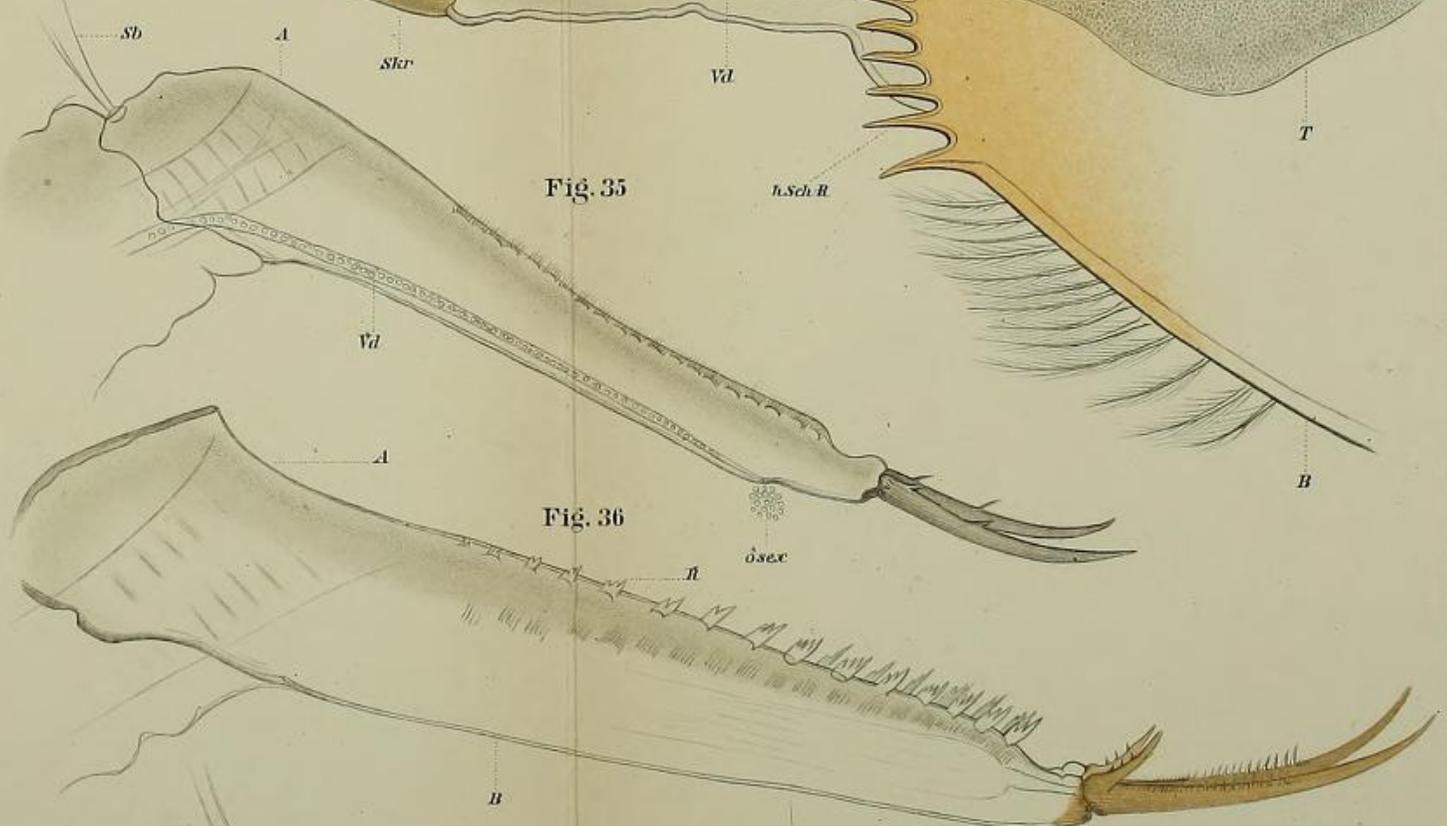


Fig. 36

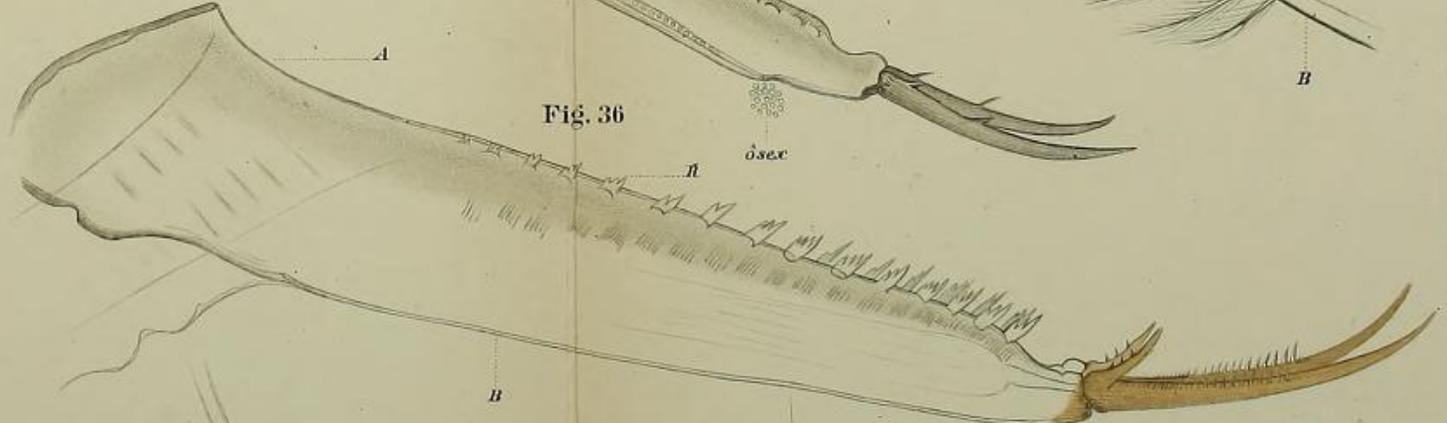


Fig. 32 C



Fig. 37 A

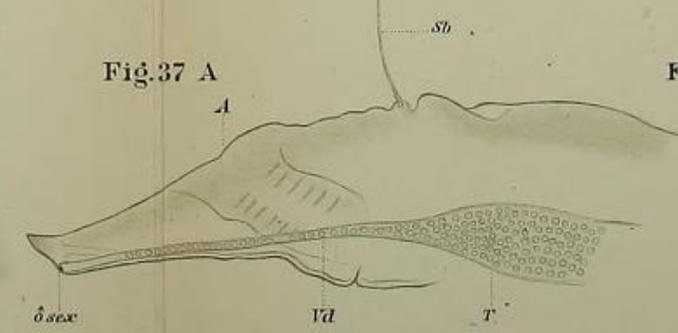


Fig. 37 B

