

Studien über Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit bei *Daphnia magna*.

(Mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungs-
erscheinungen.)

Von

Hans Fritzsche (Leipzig).

Mit 20 Figuren im Text.

(Schluß.)

Inhaltsverzeichnis.

| | Seite |
|--|-------|
| <i>Kap. 3. Einflüsse der Konzentrationsänderung des äußeren Milieus</i> | 125 |
| 1. Bisherige Ergebnisse S. 125. — 2. Eigene Untersuchungen S. 131. — | |
| 3. Vergleiche mit anderen Anpassungsversuchen S. 142. | |
| <i>Kap. 4. Bedeutung des Entwicklungsstadiums</i> | 148 |
| 1. Bisherige Ergebnisse S. 148. — 2. Eigene Untersuchungen S. 161. | |
| Längenmessungen S. 176. — 3. Wahrscheinlicher Verlauf der Binnen- druckschwankungen einer Daphnide (ontogenetische Kurve) S. 183. | |
| <i>Zusammenfassung</i> | 187 |
| <i>Literaturverzeichnis</i> | 190 |
| <i>Anmerkungen</i> | 194 |

Kapitel 3.

Einflüsse der Konzentrationsänderung des äußeren Milieus.

1. Bisherige Ergebnisse.

In Erwägung der Erscheinung, daß Plankton sich auch in fließendem Wasser zu halten vermag, wird der Biolog vor die Frage gestellt, wie sich denn das Plankton da verhält, wo es unter natürlichen Verhältnissen in ein anderes Medium versetzt wird, also zum Beispiel an der Mündung der Flüsse. Wird nun der steigende Salzgehalt oder

umgekehrt die sinkende Konzentration zur Vernichtung des Planktons führen? Oder werden Schwankungen des Salzgehaltes des umgebenden Mediums den Körperbau beeinflussen? Vielleicht könnte von den Resultaten der in dieser Richtung angestellten Untersuchungen ein Streiflicht auf die verwickelten Vorgänge der Artbildung geworfen werden.

Sollte es gelingen, Varietätenbildung — ist man doch geneigt, Varietäten als beginnende Arten anzusprechen — scharf und sicher unter dem Einfluß der Änderungen des äußeren Mediums festzustellen, so kann man sich wenigstens theoretisch der Einsicht nicht verschließen, daß es möglich wäre, daß im Laufe der Zeit aus diesen Varietäten nach Fixierung ihrer wichtigsten Erscheinungsformen auch Spezies entstehen könnten.

Die bei langsamem Ansteigen des Salzgehaltes sich einstellenden Anpassungserscheinungen und die Beeinflussung des ganzen Körperbaues durch den Salzgehalt (Druck) des umgebenden Mediums dürfen unter diesem Gesichtspunkte das größte Interesse beanspruchen. So lag denn nichts näher, als auch die jeweiligen Anpassungen des Blutdruckes einer Untersuchung zu unterziehen und der Lösung der Frage näher zu kommen, in welcher Weise der Blutdruck auf die Schwankungen des Milieus antwortet.

Derlei Beobachtungen lassen sich nun auf zweierlei Weise vornehmen, einmal, indem man die im Freien unter natürlichen Verhältnissen in verschiedenen Flüssigkeitskonzentrationen aufgewachsenen Tiere einem genauen Vergleich unterzieht und zweitens, indem man durch Züchtung im Laboratorium unter möglichster Ausschaltung störender Faktoren bei künstlicher Veränderung der Milieukonzentration den Einfluß auf den Blutdruck zu erforschen sucht. Leider war es mir aus Mangel an geeignetem Material nur in sehr beschränktem Umfange möglich, auf die erste Weise dem Ziele näher zu kommen. Ich mußte mich im wesentlichen viel mehr auf methodische Versuche im Laboratorium beschränken, wobei aber insbesondere folgender Erscheinung Rechnung zu tragen war.

Naturgemäß müssen die Wirkungen eines plötzlichen Wechsels des Mediums und eines ganz allmählichen Überganges in ein neues Medium sehr verschieden sein. Auch ist ja das Verhalten der verschiedenen Spezies ein ganz verschiedenes; ist doch ein außerordentlich großer Teil von Organismen schon sehr empfindlich gegen

geringe Schwankungen des Salzgehaltes ihres Mediums, wobei eine plötzliche Änderung häufig den raschen Tod im Gefolge hat.

Nach mannigfachen Versuchen aber ist uns andererseits nicht unbekannt geblieben, daß bei langsamer Anpassung sich ein Organismus so an ein neues Medium anpassen kann, daß ihm ein Weiterleben in seinem früheren Medium zur Unmöglichkeit wird. In glänzender Weise hat das schon vor längerer Zeit Paul Bert gezeigt. In einem Aquarium mit allmählich steigendem Salzgehalt paßte er Daphniden, die an und für sich sehr empfindlich gegen Salz sind, an eine Lösung an, deren Salzgehalt etwa 1,3% war; brachte er diese Tiere in Süßwasser zurück, so starben sie. Nach 45 Tagen erreichte der Salzgehalt eine Stärke von 1,5%. Hier gingen sämtliche Tiere zugrunde, nur den Eiern, die in ihren Bruträumen am Leben blieben, entschlüpfte eine neue Daphnidengeneration, die in der salzreichen Umgebung, die der vorhergehenden Generation den Tod gebracht, sich gut entwickelte. „Das Individuum geht zugrunde, aber die Art paßt sich an“. (I. Walther.)

Neuerdings hat Phillipson bei *Anodonta cygnea* über Anpassung an Meerwasser experimentiert, und er kommt nach seinen Erfahrungen in physikalischer Hinsicht zu der Ansicht, daß die äußeren Salze in den Organismus eindringen, um hier den osmotischen Druck zu erhöhen.

So mußte denn auch die experimentelle Untersuchung nach Möglichkeit darauf zielen, die Wirkungen plötzlichen Wechsels einerseits und langsamer Anpassung andererseits zu ergründen und zu erklären. Es konnte sich dabei weniger um Feststellung der Lebensfähigkeit oder ihrer äußeren, morphologischen Begleiterscheinungen, als vielmehr um Bestimmung des Unterschiedes des osmotischen Druckes des Mediums und desjenigen der Individuen handeln.

Obwohl im großen und ganzen mehr Individuen aus künstlichen Konzentrationen zur Untersuchung herangezogen werden konnten, so genügte doch die Zahl der letzteren vollauf, um mit Deutlichkeit die Beobachtung zu erhärten, daß weitgehende Anpassungserscheinungen bei *Daphnia magna* festzustellen sind.

Vorher aber ist es von Interesse, einen Blick auf die bisherigen Versuche über Anpassungen an verschiedene Salzlösungen zu werfen.

Infolge ihrer interessanten morphologischen Erscheinungen und der auf ihnen sich aufbauenden Anpassungstheorien sind die von

Schmankewitsch in der freien Natur an südrussischen Seen und späterhin auch bei Experimenten im Laboratorium angestellten Beobachtungen von weittragender Bedeutung geworden. Auf Grund seiner Studien an *Artemia Salina*, die infolge eines Dammbrochs bei einer Frühjahrsüberschwemmung unter natürlichen Verhältnissen sich im Kujalniker Liman im Laufe der Zeit an ganz verschiedene Konzentrationen anzupassen gezwungen war, kam er zu dem Ergebnis, daß *Artemia salina* in Salzwasser von abnehmender Konzentration bestimmte Varietäten hervorbringt, die sich in ihrem Aussehen deutlich dem Genus *Branchipus* nähern, während umgekehrt in stärker konzentriertem Wasser *Artemia salina* allmählich die Erscheinungsform der *Artemia Mühlhausenii* annimmt. Bei eingehenderen Versuchen gelang es ihm nun aber, auch den Krebs *Branchipus*, der an sich an ein salzarmes Medium gewöhnt ist, an ein salzreicheres zu akklimatisieren, und dabei zeigte sich, daß *Branchipus* in seinem Aussehen der in dem stärker salzhaltigen Medium heimischen *Artemia salina* immer ähnlicher wurde. Umgekehrt nahm *Artemia salina* infolge von Verminderung des Salzgehaltes mehr und mehr den Charakter von *Branchipus* an. So zieht sich denn bei Schmankewitsch als leitender Grundgedanke durch seine Arbeiten die Anschauung, daß die beiden Gattungen *Artemia* und *Branchipus* im Laufe der Entwicklung durch den Einfluß des Salzgehaltes des umgebenden Mediums aus einer gemeinsamen Stammform entstanden seien.

Diese Auffassung nun, daß unter natürlichen Verhältnissen im Freien der Einfluß des Salzgehaltes allein schon ausreichte, um an einem Ort bestimmte Varietäten zu schaffen, blieb nicht unwidersprochen. So kam nach seinen Studien Bateson zu wesentlich anderen Ergebnissen, die den Einfluß des Salzgehaltes gänzlich in Abrede stellten: „almost each locality has its own pattern of *Artemia*, which differs from those of other localities in shades of colour, of average, size or in robustness, and in the average number of spines on the swimming feet, but none of these differences seem to be especially connected with the degree of salinity.“ Auch Samter und Heymons, die den Einfluß des Salzgehaltes in eingehender Würdigung der Untersuchungen Schmankewitschs einer erneuten Prüfung an den gleichen Objekten unterzogen, stellten den modifizierenden Einfluß des Salzgehaltes auf den Körperbau durchaus nicht in Abrede. Sie kamen aber zu der Einsicht, daß Ände-

rungen des Salzgehaltes zwar die Entstehung neuer Variationen begünstigten, daß aber ohne Hinzutreten weiterer Faktoren die Salzkonzentration allein niemals imstande ist, zur Entstehung neuer Typen, die sich in dem herkömmlichen Sinne als formbeständige Rassen oder Abarten mit fixierten Eigentümlichkeiten ansprechen lassen, zu führen.

„Wir sind zurzeit bei der *Artemia salina* ebensowenig wie bei anderen Tieren imstande, diese Bedingungen im einzelnen genauer zu analysieren; wir dürfen aber wohl mit Bestimmtheit annehmen, daß die verschiedenen Bestandteile der speziellen chemischen Zusammensetzung des Wassers, die an den verschiedenen Fundorten immer eine etwas andersartige sein wird, die hiervon abhängigen verschiedenartigen Ernährungsbedingungen, die an verschiedenen Lokalitäten sich in abweichender Weise geltend machenden klimatischen Einflüsse, die jeweilige Intensität der Sonnenbeleuchtung und anderer Umstände hierbei in Betracht kommen werden, abgesehen davon, daß auch innere, konstitutionelle Ursachen maßgebend gewesen sein mögen, welche sich weiter vererbten und damit der Lokalrasse einen bestimmten Typus verliehen.“

Schmankewitsch wollte ja durch seine Feststellungen auch keine neuen Arten aufstellen, sondern nur auf den Weg aufmerksam machen, den die Natur bei Bildung neuer Arten beschritten haben könnte.

Deutlich feststellen lassen sich aber auch Änderungen der Wachstumsverhältnisse unter dem Einfluß des veränderten osmotischen Druckes der Außenflüssigkeit. So nimmt nach Samter und Heymons bei *Artemia salina* die Körperlänge bei steigender Konzentration deutlich ab; die absolut größten Individuen der *Artemia salina* befanden sich in schwächer salzigem, die kleinsten in stärker salzigem Wasser. Auch relativ waren die Tiere im Salzwasser niedrigerer Konzentration größer als in Wasser von höherem Salzgehalt. Eine streng gesetzmäßige Abhängigkeit der Körperlänge von der Salzkonzentration ließ sich aber nicht nachweisen. So ist denn nach den Angaben beider Autoren unter natürlichen Verhältnissen der Einfluß des Salzes nicht ausreichend, um neue Varietäten zu bilden.

Neuerdings hat Nadeschda Gajewski durch Untersuchungen, in deren Resultate ich Einblick erhielt, parallel der Konzentrations-

änderung des Salzwassers Schritt für Schritt Variationen in der Organisation von *Artemia salina* festgestellt: „Die ganze Körperlänge variiert abhängig von dem Salzgehalte des Wassers von 7—8 mm bei 22° Baumé bis 16—18 mm bei 3°.“

Auch für höhere Pflanzen verzeichnet Bottazzi die bemerkenswerte Beobachtung, daß mit dem Steigen der Konzentration der Salze in Kulturböden das Längenwachstum verzögert wird.

In der modernen Tierphysiologie, insbesondere in den Untersuchungen über das Wachstum, ist bisher viel zu wenig Wert auf die physiologischen Bedingungen des Wachstums, vor allem auf die Konstatierung des osmotischen Druckes der Außenflüssigkeit und der Binnenflüssigkeit gelegt worden. Der erste, der dem osmotischen Druck im Wachstumsgeschehen bei Tieren den gebührenden Wert beilegte, war Jacques Loeb, der auf die Wichtigkeit osmotischer Vorgänge und des Binnendruckes für das Wachstum der Tiere hinwies: „Das Wachstum und die Regeneration bei *Tubularia* ist wie bei Pflanzen von der Wasseraufnahme abhängig in dem Sinne, daß durch eine verstärkte Wasseraufnahme der Zuwachs verstärkt, während er durch Herabsetzung der Wasserzufuhr verringert wird. . . . Mit abnehmender Konzentration des Seewassers nimmt das Längenwachstum kontinuierlich zu, bis es bei einem Salzgehalt von etwa 2,5% sein Maximum erreicht.“

Eine mäßige Herabsetzung der Konzentration des Seewassers (um 33,33%) beschleunigte das Wachstum, während eine Erhöhung der Konzentration um den gleichen Betrag die Regeneration völlig oder nahezu unterdrückte.

Auch Herbst hält es für vollkommen sicher, daß die Ursachen der Abänderungen im normalen Entwicklungsang, so z. B. in bezug auf die von ihm untersuchten Seeigelleier in dem veränderten osmotischen Druck zu suchen seien, den die in ihren Lösungen von ihm untersuchten Salze ausüben.

All diese Befunde lassen den Wert des Überdruckes für das Wachstum deutlich werden und geben eine Parallele zu den Feststellungen des engen Zusammenhanges zwischen Überdruck und Wachstum in den verschiedenen Medien.

In den folgenden Versuchen sind die eigenen Bestimmungen zusammengestellt.

2. Eigene Untersuchungen.

Versuch 1.

Um zu erfahren, ob plötzliche Veränderungen des Salzgehaltes des äußeren Milieus bei sonst gleichbleibenden Bedingungen Schwankungen in dem Blutdruck ausgewachsener Daphniden hervorrufen können, wurden einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammende Tiere, die weder Eier noch Ehipprien aufwiesen, in Kulturgläschen gebracht, deren Wasser in steigender Konzentration Kochsalz zugesetzt war. Das Wasser der Normalzucht besaß eine Depression von $\Delta = -0,02^{\circ} \text{C}$, das der Kultur A von $\Delta = -0,04^{\circ} \text{C}$, dasjenige der Kultur B von $\Delta = -0,11^{\circ} \text{C}$ (nach Loomis etwa 0,18 %), Kultur C von $\Delta = -0,20^{\circ} \text{C}$ (abgerundet 0,33 %), Kultur D von $\Delta = -26^{\circ} \text{C}$ (abgerundet 0,44 %). Es wurden nun die ausgewachsenen Tiere alle bei gleicher, mittelguter Ernährung und einer Temperatur von $+16^{\circ} \text{C}$ zu je fünf Individuen in die Versuchsgläschen gesetzt und nach 14 Tagen der Untersuchung unterzogen.

Die Resultate vereinigen sich in folgender Tabelle und Figur 11 (s. S. 132).

Tabelle 10.

A: Wasser: $\Delta = -0,04^{\circ} \text{C}$:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Abs. Δ ¹⁾ | Bemerkungen |
|-----|------|----------------------|-----------------|------|-----------------------------|-----------------|
| 1. | — | rötlich, leicht trüb | $-0,38^{\circ}$ | 4,6 | $-0,34^{\circ}$ | Junge abgesetzt |
| 2. | — | rot | $-0,50^{\circ}$ | 6,1 | $-0,46^{\circ}$ | „ „ |

B: Wasser: $\Delta = -0,11^{\circ} \text{C}$:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Abs. Δ | Bemerkungen |
|-----|------|--------------------|-----------------|------|-----------------|-----------------|
| 1. | — | gelblich-rötlich | $-0,41^{\circ}$ | 5,0 | $-0,30^{\circ}$ | Junge abgesetzt |
| 2. | — | „ „ | $-0,42^{\circ}$ | 5,1 | $-0,31^{\circ}$ | — |

C: Wasser: $\Delta = -0,20^{\circ} \text{C}$:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Abs. Δ | Bemerkungen |
|-----|------|--------------------|-----------------|------|-----------------|-----------------|
| 1. | — | blaß, dick | $-0,41^{\circ}$ | 5,0 | $-0,21^{\circ}$ | Junge abgesetzt |
| 2. | — | rötlich | $-0,55^{\circ}$ | 6,7 | $-0,35^{\circ}$ | Lebhaft |
| 3. | — | blaß | $-0,43^{\circ}$ | 5,2 | $-0,23^{\circ}$ | — |
| 4. | — | „ | $-0,47^{\circ}$ | 5,7 | $-0,27^{\circ}$ | — |

¹⁾ Unter absolut. Δ ist die Differenz zwischen der Depression der Körperflüssigkeit und derjenigen des Außenmediums, also gewissermaßen die Depression des „Überdruckes“ zu verstehen.

D: Wasser: $\Delta = -0,26^{\circ}\text{C}$:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Abs. Δ | Bemerkungen |
|-----|------|--------------------|-----------------|------|-----------------|-------------|
| 1. | Eph. | blaßrötlich | $-0,43^{\circ}$ | 5,2 | $-0,17^{\circ}$ | — |
| 2. | — | gelblich | $-0,44^{\circ}$ | 5,3 | $-0,18^{\circ}$ | Matt |
| 3. | Eph. | rötlich | $-0,47^{\circ}$ | 5,7 | $-0,21^{\circ}$ | Lebhaft |
| 4. | — | „ | $-0,49^{\circ}$ | 5,9 | $-0,23^{\circ}$ | Lebhaft |

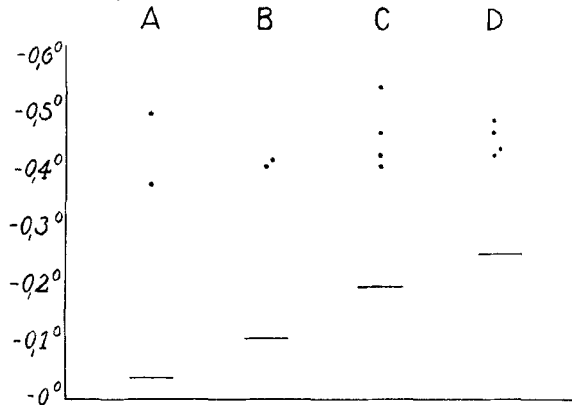


Fig. 11.

Die Striche bedeuten die Depression des Wassers der einzelnen Kulturen.

Es ist aus der Tabelle zu ersehen, daß sich ein ganz sanftes Ansteigen der Depressionen eingestellt hat. Mit dem Steigen des Salzgehaltes des Wassers wächst auch der osmotische Druck der Daphniden.

Eine Reihe von untersuchten Tieren, die unter normalen Bedingungen gelebt hatten, hatte zuvor als Durchschnittsdepression $\Delta = -0,4^{\circ}\text{C}$ ergeben. Dieses Anwachsen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit geht nun aber nicht in denselben Stufen vor sich wie das des Außenmediums. Gerade in bezug auf die Betrachtung der Grenzen dieser Anpassungsfähigkeit ist es interessant zu konstatieren, daß demnach mit dem Ansteigen des osmotischen Druckes der Außenkonzentration der Überdruck des Organismus immer geringer wird. Es wird voraussichtlich — theoretisch betrachtet — sich bei weiterem Ansteigen des Außendruckes eine Konzentration finden, bei der der Organismus nicht mehr fähig ist,

sich über den Außendruck mit seinem Binnendruck zu erheben. Der Überdruck wird dann gleich 0. Es muß die Grenze der Lebensfähigkeit für das Tier bedeuten, wenn der Turgor nicht mehr fähig ist, die Haut des Tieres zu straffen und damit die Fortbewegungsmöglichkeit zu garantieren.

Die relativ geringe Fähigkeit ausgewachsener Tiere, sich von dem äußeren Medium unabhängig zu machen und sich bei plötzlichen Veränderungen der äußeren Konzentration bis zu einem gewissen Grade zu emanzipieren, steht in gutem Einklang mit den schon oft konstatierten Befunden, daß ältere Tiere bei weitem nicht so anpassungsfähig sind als jüngere Individuen.

Der näheren Betrachtung wert scheint die Konstatierung, daß in den Kulturen mit niedriger Depression mehr Jungtiere abgesetzt wurden, als in denen höheren Salzgehaltes, obwohl Ernährung und sonstige Lebensbedingungen die gleichen geblieben waren. Es zeigt sich in letzteren Kulturen vielmehr bald die Ausbildung von Ehippien.

Den höchsten Druck der Körperflüssigkeit weisen in den höheren Konzentrationen diejenigen Tiere auf, denen vor der Untersuchung infolge ihrer raschen Beweglichkeit und ihrer im Mittelmaß sich über den Bewegungsdurchschnitt der übrigen Individuen erhebenden Schnelligkeit das Prädikat „lebhaft“ beigelegt wurde.

Daß langsame Anpassungen an hohe Konzentrationen möglich sind, soll folgende extrem hohe Gefrierpunktserniedrigungen aufweisende Kultur zeigen.

Versuch 2.

Einer Kultur in einem kleinen Versuchsglas waren einige Tropfen Seewasser zugesetzt worden und in dieses, weder giftig in schädlichem Grade, noch plasmolysierend wirkende Wasser hatte ich vier gleich aussehende Weibchen einer fremden Kultur gesetzt. Die Tiere wiesen beim Einsetzen äußerlich nicht die geringste Schädigung auf.

Um zu erproben, in wie hohem Grade die Tiere ein Ansteigen des Druckes ertragen können, wurde die ganze Kultur ohne Deckglas bei $+18^{\circ}$ C in ein Heizaquarium gesetzt, so daß das Wasser ziemlich schnell verdunstete. Nach einigen Wochen war das Volumen des Wassers auf etwa ein Zehntel des früheren Volumens zusammengeschrumpft, so daß die Tiere nur außerordentlich wenig Raum zu

ihrer Bewegung besaßen, es mochten etwa 8—10 ccm sein. Trotzdem zeigten sie keine Spur von Schwächung, außer einem Tier, das tot am Boden lag. Es schwammen noch drei Jungtiere herum. Auch darf nicht unterlassen werden, darauf hinzuweisen, daß sich Algen am Glasrand und am Boden Schlamm und Mudd befand, so daß die Tiere hinreichend Futter zu haben schienen. Zeigten sie doch auch eine leicht rötliche Farbe.

Noch kurze Zeit ließ ich die Tiere in diesem eingetrockneten Wasser, um die Konzentration sich noch erhöhen zu lassen; dann nahm ich sie aus dem Kulturglas und prüfte ihre Gefrierpunktserniedrigungen. Diese erwiesen sich nun, wie aus der folgenden Tabelle erhellt, als außerordentlich groß.

Tabelle 11.
Wasser: $\mathcal{A} = -0,51^{\circ}$:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | \mathcal{A} | Atm. | Abs. \mathcal{A} | Bemerkungen |
|-----|------|----------------------|-----------------|------|--------------------|-------------|
| 1. | Eph. | leicht rötlich, klar | $-0,67^{\circ}$ | 8,1 | $-0,16^{\circ}$ | — |
| 2. | — | rötlich, klar | $-0,66^{\circ}$ | 8,0 | $-0,15^{\circ}$ | — |
| 3. | — | " " | $-0,66^{\circ}$ | 8,0 | $-0,15^{\circ}$ | — |

Leider konnten nur diese drei Tiere untersucht werden. Der hohen Gefrierpunktserniedrigung des Wassers entsprechend ist natürlich auch die Depression der Daphniden eine sehr große. Sie überragt die Gefrierpunktserniedrigung des Wassers noch um ein Bedeutendes, so daß der Überdruck ein ziemlich großer ist. Schon die rötliche Farbe der Individuen ließ darauf schließen, daß die Tiere hinreichend ernährt darum einen genügend großen Überdruck zu erzeugen imstande waren.

Daß plötzliche Anpassungen an ein konzentrierteres Milieu ohne Schwächung oder gar Tötung des Organismus aber nur innerhalb bestimmter Grenzen möglich sind, erhellt aus folgenden Versuchen.

Versuch 3.

Zum Zwecke langsamer Anpassung war einem Versuchsglas (Größe 3,5:8:10 cm) im Laufe einiger Tage langsam Seewasser, das den Becken des Institutsaquariums entnommen war, zugesetzt worden. Für Nahrung war durch vorhandene Algen und häufigen Algenzusatz ausreichend gesorgt. In diese Kultur waren nun anfangs einige junge Daphniden gesetzt worden, die sich durch Binnendruck-

regulation dem Wasser anpassen sollten. Aber nur zwei Individuen blieben am Leben, die anderen waren nach einigen Tagen tot zu Boden gesunken. Das Wasser hatte durch diesen langsamen Seewasserzusatz eine Depression von $-0,45^{\circ}$ C erhalten. Durch reichlichen Algenzusatz suchte ich diese Tiere nun zur Fortpflanzung zu bringen, ein Versuch, der leider nicht von Erfolg gekrönt war. Denn wiewohl die Tiere auch häufig Eier bildeten und es den Anschein hatte, als stehe das Absetzen einer Brut nahe bevor, so zerfielen die Eier doch stets wieder und die Fortpflanzung unterblieb. So sah ich mich zu meinem Bedauern genötigt, um auch diese Tiere nicht noch mehr zu schwächen, sie zu untersuchen, ohne Nachkommen erhalten zu haben. Ihre Depression betrug $\Delta = -0,50^{\circ}$ C und $\Delta = -0,47^{\circ}$ C.

Versuch 4.

Einem, von einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammenden, in einem gesonderten Glas gezogenen Wurf, entnahm ich eine Anzahl Tiere, die alle mit Eiern ausgestattet waren, und setzte diese Tiere unvermittelt in das soeben beschriebene Seewasserkulturglas. Zum Vergleich wurden vorher fünf völlig gleich aussehende Tiere, ohne sie erst vorher in Seewasser zu bringen, untersucht. Sie entstammten wie alle die Versuchstiere, einem Kulturglas, dessen Wasser eine Depression von $\Delta = -0,02^{\circ}$ C besaß.

Die Resultate sind in Tabelle 12 und Figur 12 zusammengestellt.

Tabelle 12.

Salzwasser: $\Delta = -0,45^{\circ}$ C.

Angepaßte Tiere:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|---------------------|-----------------|------|-------------|
| 1. | 3 | hell, klar, farblos | $-0,50^{\circ}$ | 6,1 | — |
| 2. | 6 | ganz leicht rötlich | $-0,47^{\circ}$ | 5,7 | — |

Tiere aus normalen Wasser:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|--------------------|-----------------|------|-------------|
| 1. | 8 | rötlich, klar | $-0,25^{\circ}$ | 3,0 | — |
| 2. | 9 | " " | $-0,24^{\circ}$ | 2,9 | — |
| 3. | 8 | " " | $-0,27^{\circ}$ | 3,3 | — |
| 4. | 5 | " " | $-0,28^{\circ}$ | 3,4 | — |
| 5. | 5 | rötlich-gelblich | $-0,26^{\circ}$ | 3,1 | — |

Anpassungsversuch:

| Nr. | Anpassungs- dauer | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|----------------------|------|----------------------|-----------|------|-------------------------|
| 1. | $\frac{1}{4}$ Stunde | 8 | rötlich | $-0,33^0$ | 4,0 | — |
| 2. | $\frac{1}{2}$ " | 4 | " | $-0,39^0$ | 4,7 | Ovar dick |
| 3. | $\frac{3}{4}$ " | 7 | hell | $-0,34^0$ | 4,1 | — |
| 4. | $\frac{4}{4}$ " | 10 | " | $-0,38^0$ | 4,6 | — |
| 5. | 1 " | 8 | " | $-0,38^0$ | 4,6 | — |
| 6. | $1\frac{1}{4}$ " | 7 | rötlich-gelblich | $-0,43^0$ | 5,2 | — |
| 7. | $1\frac{1}{2}$ " | 12 | " " | $-0,43^0$ | 5,1 | — |
| 8. | $1\frac{3}{4}$ " | 8 | rötlich | $-0,44^0$ | 5,3 | Ovar dick |
| 9. | 2 Stunden | 12 | " | $-0,41^0$ | 5,0 | — |
| 10. | $2\frac{1}{4}$ " | 8 | hellrötlich-gelblich | $-0,44^0$ | 5,3 | — |
| 11. | $2\frac{3}{4}$ " | 6 | rötlich | $-0,48^0$ | 5,8 | Ovar dick |
| 12. | 3 " | 6 | rötlich, trüb | $-0,53^0$ | 6,4 | } Am Boden lie- gend |
| 13. | $3\frac{1}{2}$ " | 8 | " " | $-0,52^0$ | 6,3 | |
| 14. | $3\frac{3}{4}$ " | — | — | — | — | Alle Tiere tot |

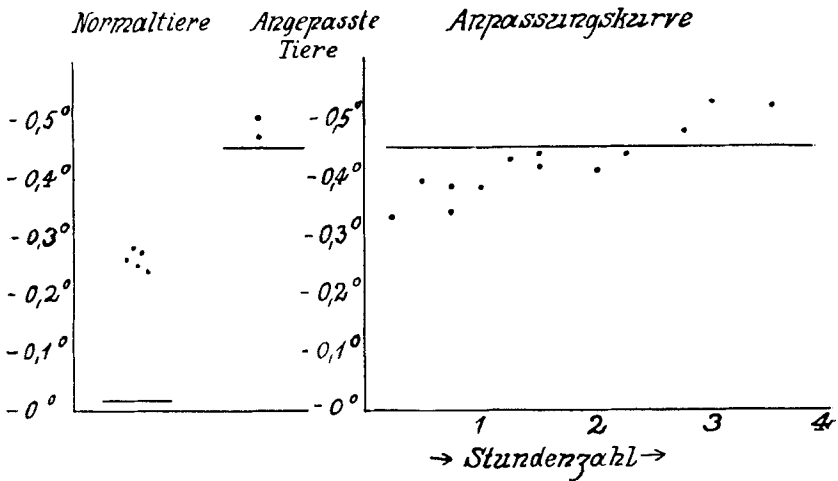


Fig. 12.

Wenn man in Betracht zieht, daß Daphniden (deren Binnendruck ein wesentliches Stück geringer ist als der osmotische Druck des Mediums, in das die Tiere gebracht wurden) in ein hypertones Medium kommen, so nimmt es zunächst wunder, daß die Tiere anfangs äußerlich nicht das mindeste Zeichen von Schwäche zur Schau

tragen. Sie schwimmen in ihrem neuen Milieu zunächst ebenso rasch und sicher wie in dem Wasser, das sie bisher gewohnt waren. Allein gar bald machen sich äußere Zeichen einer gewissen „Schwäche“ geltend; die Tiere schwimmen langsamer, sinken große Stücke jeweils zwischen den einzelnen Schlägen der Antennen, um schließlich nach etwa dreistündigem Verweilen in dem neuen Medium zu Boden zu sinken. Hier liegen sie dann auf der Seite oder auf dem Rücken, und nur ein langsames Schlagen der Füße zeigt, daß noch Leben in ihrem Körper ist. Endlich setzt auch dieses Schlagen aus, worauf alsbald der Tod eintritt. So waren denn auch die beiden zuletzt untersuchten Tiere (3 und 3½ Stunde nach dem Einsetzen) auf dem Boden liegend gefunden worden, und nur ein aufmerksames Beobachten hatte verraten, daß sie die einzigen Exemplare unter den vielen am Boden liegenden Daphniden waren, in deren Körper noch Leben war.

Des weiteren aber zeigte sich bei Gewinnung des Blutes, daß die Tiere nach etwa einstündigem Aufenthalt in dem neuen Medium eine deutliche Schrumpfung des Körpers, insbesondere des Abdomens, aufwiesen. Diese Erscheinung trat besonders deutlich bei den Tieren hervor, die schon längere Zeit in dem Salzwasseraquarium verweilt hatten. Ihr Abdomen zeigte sich eigentümlich angezogen und häufig scharf abgeknickt. Auch war es nicht möglich, diesen Tieren die für ihre Größe übliche Quantität Blut zu entziehen.

Bei Betrachtung der Ergebnisse zeigt sich deutlich, daß eine „Anpassung“ des Binnendruckes — sei es durch das Entziehen von Wasser durch das Außenmedium oder durch Salzaufnahme — bald eintritt. Wenn auch bei vorliegendem Versuche die rapide und große Anpassung den Tod im Gefolge hatte, so gibt es doch sicherlich auch Anpassungen an Konzentrationen, die nicht in so großem Umfange vor sich gehen und den Organismus nicht oder doch höchstens nur vorübergehend schädigen werden.

Das Ergebnis des vorliegenden Versuches ist aber insbesondere auch insofern überraschend, als die Veränderung des Binnendruckes sehr rasch vor sich geht. Schon nach etwa 2½ Stunden ist der Binnendruck der Tiere der gleiche wie derjenige des umgebenden Wassers.

Es drängt sich die Frage auf, in welcher Weise wohl die Regulation des Binnendruckes vor sich gehen mag. Die deutliche Verminde-

rung der Blutmenge, die ich beim Absaugen wahrnehmen konnte, die Krümmung des Abdomens und die Schrumpfung des Körpers scheinen mit Sicherheit für den Prozeß einer Wasserentziehung seitens des Salzwassers zu sprechen. Andererseits aber nimmt es wunder, daß der Binnendruck in nicht unwesentlichem Grade über den Druck, den das Wasser aufweist, ansteigt. Wenngleich auch die Tiere zu ihrer Erhaltung, wie aus früheren Versuchen ersichtlich war, eines gewissen Überdruckes bedürfen, so ist doch nicht einzusehen, auf welche Weise die Erhöhung des Binnendruckes über den Außendruck nach Erreichung der Isotonie vor sich geht, wenn man nicht die Annahme machte, daß durch Aufnahme von Salzen aus dem Wasser dem Organismus die Erlangung des Überdruckes möglich gemacht würde. Es scheinen also Salze zu diosmieren.

Diese Annahme steht auch in guter Übereinstimmung mit den Versuchsergebnissen von Bottazzi, Frédéricq und Quinton, die feststellten, daß sich die Regulierung des Verhältnisses von Binnendruck und osmotischem Druck des äußeren Milieus nicht nur durch einen Diffusionsvorgang des Wassers vollzieht, sondern auch dadurch, daß Salze ausgetauscht werden.

Nun nimmt nach Frédéricq z. B. der Flußkrebz eine Ausnahmestellung insofern ein, als seine Kiemenmembran das Blut gegen das äußere Medium völlig abschließt. Man könnte also nach dieser Ansicht ähnlich wie beim Flußkrebz auch bei den Daphniden von einer Abhängigkeit des Binnendruckes vom Außendruck nur insofern noch reden, als die Crustaceen auf Variationen des Außendruckes mit solchen Veränderungen des Binnendruckes reagieren, die ihnen einen Überdruck über den osmotischen Druck der Außenflüssigkeit gewährleisten.

Plateau machte an einigen marinen Crustaceen bei unmittelbarer Übertragung aus Seewasser in Süßwasser die Erfahrung, daß die Tiere binnen weniger Stunden unter Salzabgabe zugrunde gingen.

Versuch 5.

Die Brut eines parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchens wurde in drei gleiche Teile zu je 6 Stück geteilt und schon am ersten Tage nach ihrer Geburt auf 3 Kulturgläser mit Wasser verschiedener Konzentration verteilt. Das Muttertier hatte bei einer Temperatur

von durchschnittlich $+18^{\circ}$ C bei gutem Futter sich sehr wohl befinden, was seinen Ausdruck auch in der guten Eizahl findet.

Bei gleichem Volumen und gleich guter Ernährung durch Algen kamen also je sechs Tiere auf drei Kulturgläschen von je etwa 70 ccm Wasser. Auch die bisherige Temperatur wurde beibehalten. Nur das Wasser der Kulturen wies eine verschiedene Beschaffenheit auf: Während das Wasser des Kulturglases 1 mit etwas destilliertem Wasser versetzt worden war und eine Depression von $\Delta = -0,03^{\circ}$ C aufwies, hatte ich den Wässern der Kulturen 2 und 3 in steigender Quantität Seewasser zugesetzt, so daß sich die Depression in Nr. 2 auf $\Delta = -0,29^{\circ}$ C, in Nr. 3 auf $\Delta = -0,39^{\circ}$ C belief. Die sonstigen Bedingungen waren aber, wie erwähnt, vollkommen die gleichen geblieben; hielt ich die Zuchtgläser doch in einem Heiz-aquarium auf einer Glasplatte und setzte von Zeit zu Zeit allen Kulturen gleichmäßig Nahrung in Gestalt zerriebener Algen zu.

Zur Kontrolle des Wachstums wurden die Tiere später nach Ablauf einer Woche etwa aller zwei Tage gemessen, um festzustellen, ob das Milieu die Wachstumsgeschwindigkeit beschleunigen oder verzögern kann, oder ob sogar die bei der jeweiligen Häutung erreichte Größe variieren kann. Es zeigte sich dabei auch, daß die Tiere aus den dünnsten Medien eine zartere Schale aufwiesen, als die Tiere der anderen Medien, während in bezug auf äußerliches Aussehen die Tiere in Nr. 2 im Durchschnitt den besten Eindruck machten.

Die Untersuchung des Blutdruckes der Tiere wurde 4—6 Wochen nach dem Einsetzen der Jungtiere in die Kulturgläschen vorgenommen, so daß man annehmen kann, daß sich die Tiere ihrem Medium in jeder Weise angepaßt hatten.

Tabelle 13.
Wasser aus (1): $\Delta = -0,03^{\circ}$ C:

| Nr. | Dat. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Absol. Δ | Bemerkungen |
|-----|----------|------|-----------------------|-----------------|------|-----------------|------------------|
| 1. | 27. II. | 3 | gelblich, klar | $-0,32^{\circ}$ | 3,9 | $-0,29^{\circ}$ | Schale zart |
| 2. | " | — | " " | $-0,33^{\circ}$ | 4,0 | $-0,30^{\circ}$ | " " |
| 3. | 3. III. | — | " " | $-0,34^{\circ}$ | 4,1 | $-0,31^{\circ}$ | — |
| 4. | 17. III. | Eph. | gelblich, leicht trüb | $-0,24^{\circ}$ | 2,9 | $-0,21^{\circ}$ | — |
| 5. | " | — | " " " | $-0,22^{\circ}$ | 2,7 | $-0,19^{\circ}$ | Ovar geschwollen |

Wasser aus (2): $\Delta = -0,29^{\circ} \text{C}$:

| Nr. | Dat. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Absol. Δ | Bemerkungen |
|-----|----------|------|-----------------------|-----------------|------|-----------------|-------------------------|
| 1. | 2. III. | — | gelblich, leicht trüb | $-0,36^{\circ}$ | 4,4 | $-0,07^{\circ}$ | — |
| 2. | 2. III. | — | gelblich | $-0,42^{\circ}$ | 5,1 | $-0,13^{\circ}$ | Ovar leicht geschwollen |
| 3. | 3. III. | — | leicht rötlich | $-0,41^{\circ}$ | 5,0 | $-0,12^{\circ}$ | " " " |
| 4. | 17. III. | Eph. | gelblich | $-0,42^{\circ}$ | 5,1 | $-0,13^{\circ}$ | " " " |
| 5. | " | — | blaß | $-0,39^{\circ}$ | 4,7 | $-0,10^{\circ}$ | Junge abgesetzt |

Wasser aus (3): $\Delta = -0,39^{\circ} \text{C}$:

| Nr. | Dat. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Absol. Δ | Bemerkungen |
|-----|----------|------|--------------------|-----------------|------|-----------------|-------------|
| 1. | 17. III. | Eph. | gelblich, klar | $-0,44^{\circ}$ | 5,3 | $-0,05^{\circ}$ | — |
| 2. | 17. III. | — | gelblich-rötlich | $-0,46^{\circ}$ | 5,6 | $-0,07^{\circ}$ | — |

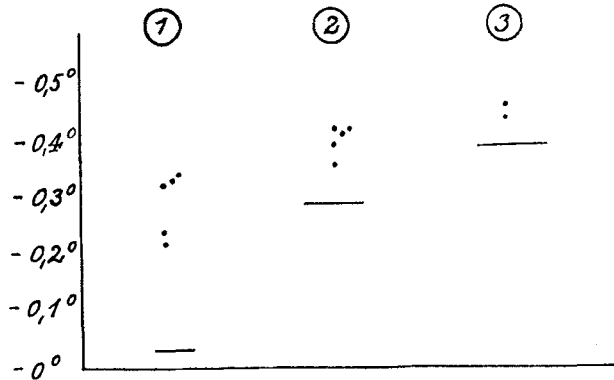


Fig. 13.

Diesem Versuch scheint m. M. nach insbesondere deshalb größere Bedeutung beizumessen zu sein, weil alle Individuen einem Muttertier entstammen, also mit gleichen Eigenschaften in bezug auf Ausstattung an Körpersubstanz und vererbten Eigenschaften versehen sind.

Von allen untersuchten Tieren wiesen die Daphniden des „dünnsten“ Wassers die geringste Depression auf; es erreicht in keinem Falle die Gefrierpunktserniedrigung den absoluten Wert, den die Tiere aus dem salzhaltigen Wasser aufweisen.

Dem Werte der Salzwasserdepressionen entsprechend, zeigen auch in der Kultur Nr. 2 die Tiere einen höheren Binnendruck, während

sich in der Kultur Nr. 3 der Wert der Gefrierpunktserniedrigung, infolge des stärker salzhaltigen Mediums, um einiges über den der vorhergehenden Kultur erhebt. Leider waren in Nr. 3 nur noch zwei Tiere für die Untersuchung vorhanden. Es tritt also auch hier wiederum ganz deutlich die Erscheinung ein, daß ein Ansteigen des Salzgehaltes und damit des osmotischen Druckes des Außenmediums eine Zunahme des Binnendruckes der darin lebenden Daphniden im Gefolge hat, und zwar auch hier nicht in dem Sinne, daß eine Erhöhung des osmotischen Druckes des Wassers um ein bestimmtes Intervall auch eine gleich große Vermehrung des Binnendruckes nach sich zieht, sondern es ist der Organismus nur bis zu einem bedingten Grade fähig, dem Ansteigen des Druckes des Außenmediums zu folgen, oder mit anderen Worten: der Überdruck der Körperflüssigkeit des Tieres über den osmotischen Druck des umgebenden Mediums wird geringer, um schließlich an einer bestimmten Grenze ganz zu verschwinden. Der Überdruck scheint aber für das Heranwachsen der Tiere von großer Bedeutung zu sein.

Aus den Werten der gemessenen Körperlängen wurde der Durchschnitt gezogen und die erhaltenen Resultate wurden untereinander verglichen. Es zeigte sich dabei bemerkenswerterweise, daß die Tiere aus dem dünneren Medium durchschnittlich am längsten waren, wohingegen die Individuen aus Nr. 3, also aus dem Wasser stärkster Konzentration, die geringste Größe aufwiesen. Zur Zeit des Beginns der Blutdruckmessungen, wo ich also mit den Längenmessungen aufhören mußte, war der Durchschnitt der Körperlänge der Tiere aus dem Kulturglas Nr. 1 gleich $\frac{440}{1590}$ (2030) μ , derjenigen aus dem Glas Nr. 2 gleich $\frac{370}{1440}$ (1810) μ , aus Nr. 3 gleich $\frac{380}{1350}$ (1730) μ .

Es kann also mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß das Milieu auch das Wachstum beeinflusst, und zwar in dem Sinne, daß die Tiere in stärker konzentriertem Milieu eine geringere Größe aufweisen als in einem dünneren Medium. Es ist mir leider aber nicht gelungen, festzustellen, ob tatsächlich die Körpergröße in einem konzentrierteren Milieu geringer bleibt — ich glaube, daß dies der Fall ist —, oder ob nur die Häutung wesentlich langsamer und unregelmäßiger vor sich geht und dadurch die niedrigeren Längenzahlen bedingt.

Ich bin geneigt, für die geringere Größe in den stärker salzhaltigen Medien den geringen Überdruck der Körperflüssigkeit über das

umgebende Milieu heranzuziehen. Wie gezeigt wurde, ist das Wachstum von dem im Körperinnern herrschenden Druck abhängig, und zwar wirkt ein stärkerer Druck wahrscheinlich wachstumsbeschleunigend und wohl auch volumenvergrößernd, während ein verminderter Druck das Wachstum sistieren lassen kann oder direkt eine Volumenverminderung (Zurückgehen der Helmgröße), zum mindesten aber keine Zunahme des Volumens nach sich zieht (11). Aber nicht der absolute Druck ist maßgebend für die zu erreichende Größe, sondern der Überdruck über das Medium. Da letzterer aber bei steigender Außenkonzentration geringer wird, so ist es nicht erstaunlich, daß infolge des geringeren Überdruckes in höheren Konzentrationen die Tiere kleiner bleiben. Ich habe häufig zahlenmäßig diese Wachstumsverminderung ablesen können.

Diese Erfahrung deckt sich mit den bei Formen, die in stärker oder schwächer konzentriertem Seewasser zu leben vermögen, gemachten Beobachtungen. So macht Vernon, der Messungen der Körperdimensionen bei Larven von *Strongylocentrotus lividus* vornahm, die Angabe, daß bei nicht zu großem Zusatz von H_2O zum Seewasser die Tiere größer wurden als es ihrer Normallänge entsprach, während bei einem allzu starken Zusatz von Süßwasser die Larven ihre Durchschnittslänge nicht erreichten.

3. Vergleiche mit anderen Anpassungsversuchen.

Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, einige von anderen Forschern erhaltene Resultate über den Verlauf von Anpassungserscheinungen zum Vergleich heranzuziehen. Insbesondere erscheint eine solche Zusammenstellung hier nützlich, da sich — selbst wenn es sich nicht um Crustaceen, sondern um andere Versuchstiere handelt — häufig weitgehende Übereinstimmungen finden lassen.

Plateau hatte festgestellt, daß Süßwassercrustaceen bei unmittelbarer Übertragung in Seewasser rasch zugrunde gehen. Während man nun früher als Ursache der deletären Wirkung von Seewasser auf Süßwassertiere ein spezifisches Gift angenommen hatte, zeigte Paul Bert, daß diese schädliche Wirkung eine rein physikalische, durch den Gehalt des Seewassers an Kochsalz hervorgerufen ist. Die schädigende Wirkung des veränderten äußeren Milieus ist nach ihm also eine Funktion der veränderten Beziehungen der osmotischen Drucke des äußeren und inneren Milieus. Gelang es ihm doch, Daphnidenformen, die gegen Kochsalz sehr empfindlich sind, an eine

Lösung von 1,24% anzupassen und den Nachweis zu führen, daß diese angepaßten Tiere zugrunde gehen, wenn sie ins Süßwasser zurückgebracht wurden. Für sie war also das Wasser, dem sie entstammten, ein „Gift“ geworden.

In neuerer Zeit schien diese rein physikalische Theorie der osmotischen Natur der Giftwirkung des Seewassers eine Stütze durch die Daphnidenversuche von Warren gefunden zu haben, nach dessen Befunden mit dem Ansteigen der Temperatur die Salzwirkung eine stärkere und zerstörende wird, da durch Erhöhung der Temperatur ja auch der osmotische Druck der Lösung erhöht wird.

Auch andere Forscher hielten an der rein physikalischen Erklärung der Salzwirkung fest. So zitiert O. v. Fürth die Ergebnisse einer großen Versuchsreihe von Gogorza über die Lebensdauer mariner Tiere bei unmittelbarer Übertragung ins Süßwasser; deren Hauptresultat beruht u. a. auf der Konstatierung, daß bei niedriger Temperatur der deletäre Einfluß des Süßwassers auf marine Tiere ein geringerer ist als bei höherer Temperatur. Auch Fürth schließt sich der osmotischen Theorie an mit der Annahme, daß der Tod der Versuchstiere infolge des übermäßigen Wasserentzuges von seiten der äußeren, konzentrierteren Lösung erfolgt.

Diese Anschauung der rein osmotischen Natur der deletären Wirkungen veränderter Milieubedingungen wurde in neuerer Zeit durch andere Auffassungen ins Wanken gebracht. Insbesondere war es die Theorie der sogenannten antagonistischen Salzwirkungen, die J. Loeb eingehend studierte und begründete, und die, auf dem Grundsatz der Entgiftung von Salzlösungen durch Zusatz anderer Salze basierend, dem Salz als solchem eine spezifische Giftwirkung zuschreibt.

Durch diese Theorie wurde die Rolle osmotischer Vorgänge zu einer ganz nebensächlichen gemacht. Setzte man z. B. Seewassertiere in eine mit Seewasser isotonische NaCl-Lösung, so wirkte letztere auf die Organismen fast ebenso giftig wie destilliertes Wasser. Andererseits aber gelang es, durch Zusatz von $MgCl_2$ oder KCl zu einer NaCl-Lösung die Giftwirkung des Kochsalzes zum Teil aufzuheben, obgleich der osmotische Druck der Lösung sich natürlich durch den Zusatz vergrößert hatte.

Wo. Ostwald stellte durch seine Versuche über die Giftigkeit des Seewassers für Süßwassertiere fest, daß eine nur das Kochsalz des Meerwassers enthaltende Lösung die Giftigkeit von selbst noch konzentrierterem Seewasser übertraf.

Im Anschluß an diese Anpassungsversuche bleibt nun aber in erster Linie als großes Problem die Frage, ob und in welcher Weise der Körper des Versuchstieres die Zusammensetzung des inneren Mediums infolge äußerer Veränderungen reguliert oder, allgemeiner gesprochen, welche Erscheinungen beim Wechsel der Zusammensetzung des äußeren Mediums im Organismus vor sich gehen.

Diese Frage ist äußerst kompliziert und hat verschiedene Antworten gefunden.

Sicher steht, wie Dakin berichtet, auf jeden Fall, daß wirbellose marine Tiere sichtlich anschwellen und an Gewicht zunehmen, wenn man sie in verdünntes Seewasser setzt und ihr Normalgewicht wiedererlangen, wenn man sie in gewöhnliches Seewasser zurückbringt. Daraus scheint mit Bestimmtheit hervorzugehen, daß ihre Membranen im Leben wasserdurchlässig sind, während sie Salzen und Ionen den Durchtritt nicht zu gestatten scheinen. „The differences in salinity which arise in the internal medium when the animals are removed from one medium to another might than be due to the abstraction or absorption of water.“

Mit Hilfe plasmolytischer Methoden stellte Scharfenberg fest, daß die Leibeshaut von *Daphnia magna* zu schrumpfen beginnt, wenn die Tiere in eine Lösung von etwa $\frac{1}{5}$ normal Dextrose oder Laevulose, $\frac{1}{7}$ normal Rohrzucker oder Milchzucker, $\frac{1}{9}$ normal Raffinose gebracht werden. Nach Hamburger (zit. aus Abegg, Zeitschr. f. phys. Chemie 15, 1894) würde $\frac{1}{5}$ normal Dextrose einer Gefrierpunktserniedrigung von $\Delta = -0,38^{\circ}$ C entsprechen, eine $\frac{1}{7}$ normale Rohrzuckerlösung (zit. nach Loomis, Widem. Ann. 51, 1894) einer solchen von $\Delta = -0,28^{\circ}$ C.

Aus dieser Feststellung scheint hervorzugehen, daß die Leibeshaut in sehr verschiedenem Maße („umgekehrt proportional dem Molekulargewicht“) für Stoffe permeabel ist. Ein Aufquellen des Körpers beobachtete Scharfenberg, wenn man Tiere, die sich vorher in Glycerinlösung befanden, in Wasser zurückbringt. Aber es gelang, Daphniden an $\frac{1}{1}$ normal Glycerin anzupassen, während für gewöhnlich eine Schrumpfung schon bei $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ normal sich einstellt.

Aus bisher nicht veröffentlichten Mitteilungen entnehme ich auch die Beobachtung Scharfenbergs, die ich später vielfach bestätigt fand, daß Tiere, in konzentriertere, für sie zunächst nicht deletäre Lösungen gesetzt, stark schrumpfen, um, wenn sie nicht sehr

geschädigt sind, wieder ihre normale Gestalt anzunehmen und weiterzuleben, sobald man sie in ihr früheres Milieu zurückbringt. Tote Cladoceren zeigen weder Schrumpfungen noch Quellungen.

Einen interessanten Beitrag zu den Volumenveränderungen bei Wechsel des Milieus hat in letzter Zeit Agar durch seine Beobachtungen an *Simocephalus vetulus* gegeben. Er fand, wenn er das Milieu veränderte, auch eine veränderte Krümmung der Schalen des Rückenschildes nach außen, derart, daß bei einem Querschnitt durch das Tier sich die Schale als „glockenförmig“ statt elliptisch gestaltet erwies. Die unteren Schalenränder waren also nach außen umgebogen.

Blickte man von unten auf ein derartig verändertes Tier, so sah man Thorax und Abdomen ganz freigelegt. Die Ursache dieser „abnormality“ sollte nun nach Agar in der Natur des Futters liegen und nicht durch die chemische Zusammensetzung des umgebenden Mediums hervorgerufen seien. Sie wurde zuerst bei Tieren beobachtet, die in Gläsern mit einer Protophytenkultur in einer Mischung von Kuhmist, Ruß und Wasser lebten. Später wurde diese Kultur ersetzt durch eine solche von der chemischen Zusammensetzung einer Klebschen Lösung zur Züchtung von *Chlamydomonas*.

Als Begründung der Ansicht, daß die chemische Zusammensetzung des Wassers für diese sonderbare Erscheinung nicht in Betracht kommt, führt der Autor an: „For if the organisms growing in the Klebs' solution are centrifuged and washed two or three times with tap water (being centrifuged again after each washing) and are then added to tap water (or sterilised water from an aquarium) this proves just as potent to produce the abnormality as if the entire culture-organisms and culture medium together — had been used.“ Agar sah sich aber zu der Konstatierung genötigt, daß manche Protophytenkultur diese Veränderungen nicht zustande brachte, obwohl sie scheinbar den anderen, in denen veränderte Tiere lebten, völlig zu gleichen schienen.

Daß die Ernährung nun m. E. nach nicht der ausschlaggebende Grund dieser Erscheinung zu sein scheint, erhellt deutlich aus einer Bemerkung, die sich Agar zu machen verpflichtet sieht: „Once, and once only, out of thousands of individuals, a brood with strongly reflexed valves was born in a medium in which no protophyta were known to be present, and in which they were certainly not abundant.“

All the individuals in this brood were, however, pathological and all died in a few days."

Die von der Norm abweichende Gestaltung der Tiere ist nun offenbar die Folge des veränderten Milieus und damit der veränderten Beziehung von osmotischem Binnen- und Außendruck; denn die „abnormality“ erscheint erst dann, wenn das Protophytenfutter aus der Kulturflüssigkeit herausgewaschen (1) wurde und zu Trinkwasser oder sterilisiertem Aquariumwasser, das ja eine geringe Depression besitzt, hinzugesetzt wurde. Es wäre die Auftreibung dann also nichts anderes als eine Folge zu hohen Binnendruckes der Körperflüssigkeit infolge des Übersetzens in ein dünneres Medium (12).

Während man es in diesem Falle scheinbar mit einer einfachen Wasseraufnahme zu tun hat, zeigen anderweitige Experimente und Beobachtungen — wie schon früher angedeutet wurde —, daß lebende Membranen bis zu einem gewissen Grade auch durchlässig für Ionen sein müssen, und es erhebt sich im Anschluß an diese Beobachtungen die Frage, in welcher Weise der Körper dann den Binnendruck zu regulieren bestrebt ist. Denn z. B. im Falle der hier untersuchten Anpassungserscheinungen an ein sehr viel stärker konzentrierteres Milieu kann man doch wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß diese rasche und auffällige Anpassung des Binnendruckes an den Außendruck und damit die Erreichung eines Überdruckes nicht allein eine Funktion innerer Organe ist. Wir haben ja keinen einfachen Gleichgewichtszustand, wie er bei marinen Wirbellosen vorherrscht, sondern einen Überdruck.

Dakin zeigte, daß bei marinen Wirbellosen bei längerer Zeit der Einwirkung eines nicht allzu sehr veränderten Seewassers innerhalb gewisser Grenzen das Bestreben vorherrscht, den im Salzgehalt zwischen Blut und äußerem Medium bestehenden Unterschied auszugleichen. Nun ist allerdings das Blut wirbelloser Seetiere in seiner chemischen Zusammensetzung, insbesondere in bezug auf Chlor- und Natriumgehalt dem Meerwasser sehr ähnlich. Eine weitgehende Ähnlichkeit, man könnte fast sagen Gleichheit, der Zusammensetzung des Blutes und Seewassers in bezug auf Na- und Cl-gehalt findet sich nach Macallum z. B. für *Limulus*, *Aurelia*, *Homarus*.

Für Crustaceenblut gibt Griffiths nach Frédéricqs Analysen

eine anschauliche Zusammenstellung, aus der ich die uns hier am meisten interessierenden Resultate herausgreife.

| | Blut | Wasser in dem die Tiere lebten, |
|---------------------------------|-------------------|---------------------------------------|
| | ‰ löslicher Salze | ‰ löslicher Salze |
| Astacus | 0,940 | Süßwasser |
| Carcinus maenas | 1,48 | " |
| " " | 3,001 | 3,40 |
| Homarus vulgaris | 3,040 | 3,41 |
| Platycarcinus pagurus | 3,101 | 3,40 |

Dieses Ergebnis ist besonders interessant in bezug auf *Astacus*. Während sich nämlich *Astacus* als Süßwassertier weit in seinem Salzgehalt über den des Süßwassers erhebt, zeigen die übrigen Crustaceen eine mehr oder minder deutliche Übereinstimmung mit dem Salzgehalt des sie umspülenden Mediums. Es ist dieses Resultat von großer Wichtigkeit in Hinsicht auf die fast vollkommene Übereinstimmung des osmotischen Druckes des Blutes mariner wirbelloser Tiere mit dem des Seewassers, in dem die Tiere leben. Es zeigt sich bei Süßwassercrustaceen also eine Erhöhung des Binnendruckes über den Außendruck, die offenbar durch hohen Salzgehalt bedingt ist.

Verantwortlich für die Aufrechterhaltung des Überdruckes nach außen hin scheinen zum Teil die Membranen zu sein.

Nimmt man den Mechanismus der lebenden Membranen in dem Sinne an, daß sie eine Schicht bilden, die für einige Substanzen durchlässig ist, für andere nicht, so daß im Anschluß an Overtons Theorie der Permeabilität stark lipoidlösliche Stoffe sehr schnell, die schwach löslichen langsamer in die Zellen diosmieren; so kommt man zu dem Schluß, daß auch trotz der Permeabilität der Membranen der osmotische Druck im Körperinnern größer sein kann als der äußere Druck. Man braucht z. B. nur die Annahme einer besonderen Affinität zwischen Kolloiden und Ionen zu machen. Es wäre dann leicht verständlich, daß ein höherer Binnendruck im Tier infolge der Bildung neuer Stoffe ermöglicht würde (13).

Kapitel 4.

Bedeutung des Entwicklungsstadiums.

Zu all diesen Erkenntnissen der Schwankungen des Binnendruckes unter dem Einfluß wechselnder Außenbedingungen tritt nun noch eine Erscheinung, die vielfach ein sicheres einheitliches Resultat innerhalb einer Kultur zur Unmöglichkeit zu machen scheint.

Es zeigt sich nämlich ganz generell, daß dieselben Wirkungen und Anpassungserscheinungen durchaus nicht in gleichem Grade bei allen Individuen zum Ausdruck zu kommen brauchen. Schon Samter und Heymons haben an ihren Kulturen auf diese Erscheinung hingewiesen, und andere Autoren sind auch darauf aufmerksam geworden. Es reagieren also nicht alle Individuen einer Kultur oder eines natürlichen Bestandes gleichzeitig und gleichmäßig auf äußere Einflüsse.

Demgemäß sind Tiere eines Sees oder einer Kultur häufig durchaus nicht streng gesondert in der Ausbildung ihrer charakteristischen Reaktionen von Tieren einer anderen Konzentration oder Temperatur, obgleich sie theoretisch sehr verschieden sein müßten. Es finden sich vielmehr stets Individuen, die in zu geringem oder zu hohem Maße die erwarteten Wirkungen zeigen, so daß man in erster Annäherung eine gesetzmäßige Abhängigkeit von äußeren Einflüssen scheinbar gar nicht nachweisen kann. Für die Summe der Individuen aus verschiedenen Medien und unter verschiedenen sonstigen äußeren Einflüssen bleiben aber die Erscheinungen übereinstimmend und gleichförmig nachweisbar. Diese Verschiedenheiten der Reaktion innerhalb einer Kultur sind nun bei näherer Betrachtung wohl zu erklären. Schon die Beobachtung einer Kultur, die sich unter vollkommen normalen Bedingungen befindet, zeigt in bezug auf ihre Individuen verschiedene Erscheinungen. So sind zunächst einmal die jüngeren Tiere in ihrer Gesamtheit alle wesentlich röter in der Farbe als ältere, insbesondere ganz alte Tiere, die zumeist eine blasse Farbe aufweisen.

1. Bisherige Ergebnisse.

E. Wolf fand diese Erscheinungen im Freien an den jüngeren Stadien von *Cyclops strenuus* bestätigt, die tiefrot gefärbt waren, während die erwachsenen Tiere gelblich aussahen. Ich habe die gleiche Tatsache an allen meinen Daphniakulturen feststellen können :

die jüngsten Stadien waren in der Mehrzahl der Fälle tief rötlich, zumeist mit vielen Fettkugeln ausgestattet; die älteren Stadien aber, insbesondere diejenigen, die schon Eier produzierten, nehmen, wenn sie nicht ausnahmsweise reich gefüttert werden, einen gelblich blassen Ton an.

Es hängt dies meiner Ansicht nach wohl mit dem Wachstum zusammen. Die Tiere brauchen, um den jeweils notwendigen osmotischen Überdruck zur Erreichung des neuen Volumens nach jeder Häutung zu erzeugen, jeweils einen großen Stoffvorrat, den sie wahrscheinlich dem Blut entnehmen.

Tiere, die stark ernährt werden, behalten nun ihren roten Farbton viel länger — manchmal nach der Eiproduktion noch — als solche, die nicht unter den allerbesten Bedingungen leben. Mit zunehmendem Alter verlieren die Bewegungen an Intensität, die Reizbarkeit wird eine geringere, und wie sich aus den folgenden Untersuchungen ergeben wird, stellt sich parallel mit diesen Erscheinungen eine durchschnittliche Verminderung des Binnendruckes ein. Vor allem findet sich diese Schwächung bei Organismen, die häufig Eier produziert haben.

Diese „Alterserscheinung“ zeigt sich nun aber auch bei anderen niederen Organismen.

So fand Krätschmar bei Rotatorien eine gleiche, allmählich sich steigernde Abnahme der Vitalität der sich parthenogenetisch fortpflanzenden Weibchen, eine „senile Degeneration“, die nach seiner Angabe zur Bildung kleiner Männcheneier und dann zur geschlechtlichen Fortpflanzung und damit zur Bildung von Dauereiern führt, die „das Vermögen der Parthenogenese ungeschwächt in sich tragen“.

Es ist ja nun augenscheinlich, daß eine solche, soviel Reservestoffe fordernde Tätigkeit wie die Eiproduktion (unter günstigen Umständen alle zwei Tage eine Brut) die übrigen physiologischen Betätigungen eines Körpers in Mitleidenschaft ziehen muß, ja vielleicht sich unterordnet. Es ist leicht einzusehen, daß — wie ich beobachtet habe — auch der Binnendruck unter dem Einfluß dieser tiefgreifenden physiologischen Tätigkeiten sich nicht unwesentlich ändert.

Ganz abgesehen davon, daß mit Zunahme des Alters und der Eiproduktion die Blutfarbe meistens heller wird, scheint das auch äußerlich durch das Wachstum zum Ausdruck zu kommen. Wie bekannt, findet vor der Erlangung der Fortpflanzungsfähigkeit eine

Anzahl von Häutungen statt, die mit einer deutlichen Größenzunahme verbunden sind. Nun hat das Tier aber seine volle Größe meist noch nicht erreicht, wenn es schon fortpflanzungsfähig ist. So scheint denn die Annahme, die ich auch durch Messungen bestätigen konnte, daß mit dem Beginn der Fortpflanzungsfähigkeit das Wachstum außerordentlich verlangsamt wird, darin eine Erklärung zu haben, daß das Tier in größerem oder geringerem Grade seine Nährstoffe zur Produktion der Eier hergibt, aber damit seinen Blutdruck bis zu einem solchen Grade herabsetzt, daß es zum weiteren Wachstum nicht die erforderliche Kraft aufbringen kann.

Die Schwankungen des Binnendruckes nun, die also bei jedem einzelnen Individuum dadurch bedingt sein werden, ob es vor oder nach einer Häutung, vor, während oder nach der Produktion von Eiern, in gutem oder schlechtem Ernährungszustande sich befindet, machen es begreiflich, daß die Reaktionen auf verschiedene Weise auch bei der gleichen Zucht je nach dem augenblicklichen Zustand, nach Alter und Fortpflanzungsstufe des Individuums erheblich variieren können. Es kann sich also z. B. ein Organismus, der sich wohl befindet, anpassen; ein anderer ohne genügende Anpassungsfähigkeit geht zugrunde.

In dieser von den verschiedenen physiologischen Zuständen abhängigen Verschiedenheit des osmotischen Druckes liegt es meiner Ansicht nach auch begründet, daß junge Individuen viel anpassungsfähiger und relativ weniger empfindlich sind als alte Tiere. Ihre Schale ist zarter, ihr osmotischer Druck ein hoher, ihr ganzer Organismus kann viel schneller und energischer auf Reize reagieren als ein älterer mit schon geschwächter physiologischer Tätigkeit, mit festerem Chitinpanzer und andererseits geringerem Binnendruck.

So sind auch in der äußeren Erscheinungsform alter Tiere gegenüber jüngeren Individuen derselben Kultur äußerlich bemerkbare Unterschiede anzuführen: eine bedeutendere Größe, blässere Farbe der Körperflüssigkeit, relativ geringe Länge der Spina und niedrigere Höhe des Helmes, häufig eine konkave Einbuchtung der Stirn. Alles Erscheinungsformen, die man mit dem osmotischen Druck in enge Beziehung bringen kann, wie aus den folgenden Kapiteln erhellt (14).

Diese individuellen Binnendruckschwankungen scheinen manchmal auch im Habitus ein und desselben Tieres zum Ausdruck zu kommen. Woltereck wies zuerst darauf hin, daß man bei einem Organ, das wir bei Daphniden in schwächerer oder stärkerer Aus-

bildung, je nach der Assimilationsintensität (nach Woltereck „als Produkt von Ernährung, Temperatur und der inneren Assimilationskonstante“) antreffen, dem Helm, die Schwankungen „künstlich erzeugen und von Häutung zu Häutung an der jeweiligen Turgeszenz der Helmhypodermis ablesen kann“. Er ließ langhelmige, junge Weibchen bei verminderter Nahrung leben. Die Hypodermis zog sich darauf in dem alten Panzer von der äußersten Helmspitze zurück. Es hatte den Anschein, als ob der Binnendruck, der infolge geringerer Nahrung nicht mehr fähig zu sein schien, die Hypodermiszellen bis zur äußersten Spitze zu pressen, nur noch die Fähigkeit hatte, einen kürzeren Helm auszubilden, der schon vor dem Abwerfen des alten Panzers zu sehen war. Man könnte also direkt als „Indikator des zur Zeit herrschenden Blutdruckes die Länge des neugebildeten Helms bezeichnen“.

So kommt Woltereck zu der Annahme, die ich durch meine Untersuchungen bestätigt zu haben glaube, daß „der Druck der Leibeflüssigkeit („Blut“) diejenige Funktion dieser Assimilationszustände ist, welche direkt die wechselnde Länge der Fortsätze bewirkt“. Nach Woltereck, der die Abhängigkeit der Helmlänge von der Assimilationsintensität häufig nachweisen konnte, wird der mögliche Einwand, daß Materialverringerung der Grund der Verkürzung sei, dadurch hinfällig, daß die verkürzten Hypodermiszapfen verdickte Zellen aufweisen.

In neuerer Zeit kommt auf Grund seiner Untersuchungen an pelagischen Rotatorien Dieffenbach zu dem Ergebnis, daß die Schwankungen der Körpergröße auf keinen Fall im Entwicklungsgang der einzelnen Formen begründet seien, und daß auch die durch den Wechsel der Temperatur bedingte Veränderung der Viskosität des Wassers keinen Einfluß auf die morphologische Veränderung der Rädertiere habe. Nach ihm ist „für die Zyklomorphose einzig und allein die schwankende Ernährung verantwortlich zu machen“. Wurden seine Rotatorien von Generation zu Generation reichlich und gut durch Centrifugenplankton ernährt, so zeigte sich keine oder nur eine ganz unbedeutende Reduktion der Schwebefortsätze des Panzers oder aber bei überreicher Ernährung trat eine Längenzunahme ein. Bei Unterernährung zeigte sich eine rapide Längenreduktion.

Zum gleichen Ergebnis kommt auch Sachse bei anderen Rotatorien. Insbesondere ist die Konstatierung der Tatsache, daß die Ausbildung von „Schwebvorrichtungen“ sich zur Zeit reichlicher Er-

nährung sowohl bei steigender als auch bei sinkender Wassertemperatur einstellt, dazu angetan, die Theorie, daß diese mehr oder minder geringe Ausbildung der „Schwebevorrichtungen“ die Folge erhöhter oder gesunkener Wassertemperatur sei (Wesenberg-Lund, Lauterborn, Ostwald) in ihren Grundfesten zu erschüttern (15).

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen hält Krätschmar an der Annahme einer „inneren, vererbten Anlage“, die er für die Formveränderung als maßgebend erachtet, fest, und meint, die Ausbildung der verschieden langen Schwebefortsätze sei unbeeinflussbar durch die Ernährungsverhältnisse. Leider hat er nur mit Kulturen gearbeitet, so daß seine Ergebnisse den in freier Natur gewonnenen Resultaten doch nachzustehen scheinen, insbesondere, da er wohl nicht das unter natürlichen Verhältnissen gebotene Centrifugen-Plankton seinen Tieren darzubieten imstande war.

Durch Wolterecks Untersuchungen wurde nun aber überzeugend dargetan, daß eine Reaktion auf ein Reizmittel (z. B. Temperaturveränderung) sich nur bei reichlicher Ernährung in normalem Umfange geltend macht. Durch diese exakten Experimente gelang der Nachweis, daß Temperatur und insbesondere die innere Reibung des Wassers nur eine untergeordnete Rolle für die Variationen der Kopfhöhe spielen. Das erste Erfordernis für das Zustandekommen der Temporalvariationen wäre demnach eine gute Ernährung, und als deren Folge ein hoher osmotischer Binnendruck.

Aber auch eierproduzierende Tiere haben in der Größe und der Ausstattung ihrer Subitaneier mit Nährsubstanzen noch einen deutlichen Indikator ihres jeweiligen physiologischen Zustandes. Abgesehen davon, daß die Größe der Eier selbst nicht unwesentlichen Schwankungen — für die Ausbildung des Geschlechtes ist die Eiggröße aber ohne Bezug — unterworfen ist und größere oder kleinere Eier auch größere oder kleinere Individuen aus sich hervorgehen lassen, ist auch die Qualität der Stoffe nicht bei allen Eiern dieselbe, was man an der Färbung der Dotterkugeln leicht erkennen kann.

Woltereck schreibt: „Ich kann besonders bei *Hyalodaphnia* eine ganze Skala von solchen Dotterqualitäten aufstellen, am Ende der Reihe figurieren Dotterqualitäten, welche überhaupt keine Entwicklung mehr ermöglichen („Abortiveier“). Oder die Eier entwickeln sich zwar bis zur Anlage der Augen, sind aber nicht fähig, die embryonale Eihaut richtig abzuwerfen. Dann folgen Qualitäten mit immer noch unnormal gefärbtem und verteiltem Dotter, aus

welchem kleine und krüppelhafte Tiere hervorgehen — und diese sind weit häufiger Weibchen als Männchen, erstens, weil überhaupt viel mehr Weibchen als Männchen geboren werden, und zweitens, weil solche „Eikrankheiten“ in bisexuellen Kulturen besonders selten sind“ (16).

Insbesondere der letzte Passus erscheint mir im Zusammenhang mit dieser Arbeit beachtenswert, weil er darauf hinweist, daß die „Eikrankheiten“ sich fast ausschließlich bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren finden. Es zeigt sich nun, daß wir häufig bei parthenogenetischen Weibchen nach mehreren Würfen oder Generationen einen sehr geringen Binnendruck finden oder zum mindesten einen unter dem normalen Durchschnitt gesunkenen Wert nachweisen können. So scheint denn die mangelhafte Ausstattung der Eier die direkte Folge einer zu geringen Ansammlung der für das Ei wichtigen Nährbestandteile im Blute zu sein, die ja ihrerseits wieder entweder die Folge ungünstiger Milieubedingungen sein kann, oder diejenige einer gewissen physiologischen Depression.

Es müßten mithin sich die Ursachen für die mangelhafte Ausbildung der Eier durch das Muttertier mit Hilfe der Gefrierpunkts-erniedrigung des letzteren nachweisen lassen.

Nun ist aber in bezug auf die Eibildung noch einer Erscheinung zu gedenken, die in den eben angeführten individuellen Schwankungen ihren Grund zu haben scheint und die für Ei- und Ehippienbildung von weittragender Bedeutung ist. Woltereck und Scharfenberg kommen auf Grund ihrer Versuche zu dem Ergebnis, daß die Eiqualität nicht allein von äußeren Faktoren abhängt, sondern auch von inneren, in gesetzmäßiger Weise sich ändernden Einflüssen, die aber „ihrerseits von äußeren Einwirkungen in bestimmtem, ebenfalls rhythmisch schwankendem Grade beeinflußt werden können. Alle diese Einwirkungen scheinen durch die Veränderung der Assimilations-Intensität im Ovarium zu wirken“. Während gewisser Zeiten des ganzen Fortpflanzungszyklus („labile Perioden“) kann also eine Beeinflussung der Eibildung durch äußere Einflüsse stattfinden. Die allgemeine Konstatierung, daß durch die von Ernährung und Temperatur abhängige Assimilations-Intensität tatsächlich die Eiqualität der Cladoceren in dem Sinne beeinflußt werden kann, daß höhere Temperatur und bessere Ernährung die Parthenogenese begünstigt, während Herabsetzung der Assimilation durch ungünstige Lebensverhältnisse der Bildung von Dauereiern und Männchen vor-

teilhaft wird, wurde also dahin eingeschränkt, daß die Beeinflussung nur zur Zeit einer „labilen“ Periode möglich ist, d. h. also einer Periode, „die zwischen einer vorhergehenden Periode unbedingter Parthenogenesis und einer in vielen Fällen nachfolgenden Periode ebenso unbedingter Bisexualität liegt“.

Es müssen sich nun aber alle Erklärungen, die äußere Einflüsse als das für die Bildung von Weibchen- oder Männcheneiern ausschlaggebende Moment halten, von Woltereck den schwerwiegenden Einwand gefallen lassen, daß es Zeiten gibt, wo ohne, ja gegen den Einfluß von Temperatur und Ernährung die Determination der verschiedenen Eiarten geschieht. So produzieren z. B. auch unter ungünstigen Umständen gehaltene Weibchen zu gewissen Zeiten nur Weibchen. Es gibt also nach Woltereck Zeiten, wo die durch ihr Eingreifen in die Assimilationsvorgänge sich geltend machenden Milieueinflüsse auf die Eiproduktion keine tiefgreifende Einwirkung ausüben.

In neuester Zeit hat Scharfenberg umfangreiche Untersuchungen über experimentelle Beeinflussung der Dauereibildung und des Geschlechts bei *Daphnia magna* und *Daphnia pulex* vorgenommen. Es gelang ihm, den experimentellen, wichtigen Nachweis zu erbringen, daß man durch entsprechende Änderung der Nahrung bei *Daphnia magna* auch bei der ersten Generation in der Lage ist, ein und dasselbe Tier nach Belieben zur Bildung von Jungfernen- oder Dauereiern zu bringen, und zwar: „Bei grüner Algenernährung, die öfters erneuert werden mußte, Jungferneibildung, bei „Mudd“-Ernährung, d. h. solchen Algen, die schon einmal den Darm von Cladoceren passiert hatten und ein brauner Detritus geworden waren, Dauereibildung.“ Würde man in einer Kultur die Nahrung nie wieder erneuern, so würde ein unter so ungünstigen Bedingungen gehaltenes Individuum allmählich ein hyalines Aussehen gewinnen und jegliche Eibildung würde ausbleiben.

Von Interesse ist nun auch der Nachweis, daß selbst in den ersten Bruten der ersten Generation, von denen man bisher annahm, sie seien nur zur Subitaneibildung befähigt, durch mangelhafte Ernährung die Bildung von Dauereiern erzielt werden kann. Andererseits gelang es, durch „reichliche grüne Algenernährung selbst bei einem Weibchen einer späteren Generation und einer späteren Brut die Tendenz zur Dauereibildung“ zeitweilig zu unterdrücken.

Andererseits müssen nach seinen Untersuchungen nach einer

größeren Anzahl von Generationen Geschlechtstiere und befruchtungsbedürftige Weibchen auftreten, wenn sich der Beginn dieser Erscheinung auch durch äußere Einflüsse hinauschieben läßt. Ganz zu unterdrücken ist die Geschlechtsperiode aber nicht. Weismann nahm an, daß z. B. bei *Daphnia longispina* die Ehippienbildung desto früher einsetzt, je früher die Tiere im Frühjahr aus den Ehippien geschlüpft sind.

Im Bezug auf den Einfluß der Temperatur auf die Bildung der Eier hatte auch Scharfenberg gefunden — und diese Ergebnisse stimmen durchaus mit meinen Erfahrungen überein —, daß Kälte zwar verzögernd wirken kann, aber allein für die Entstehung eines Jungfern- oder Dauereies nicht maßgebend ist. Traten ja doch z. B. auch bei meinen Temperaturversuchen Dauer- und Subitaneier gleichzeitig auf, als die Temperatur anstieg. Allerdings zerfallen in der Kälte die Subitaneier häufig im Brutraum, und zwar insbesondere dann, wenn die Kälte unvermittelt einsetzt. Reichliche Algennahrung führt aber auch in der Kälte zu Jungferneibildung.

In vollem Umfange aber glaube ich durch meine Bestimmungen der Blutdruckschwankungen auch bei *Daphnia magna* eine Bestätigung der Ergebnisse, die Scharfenberg bei *Daphnia pulex* in bezug auf die sexuelle Differenzierung erhielt, geben zu können. Es fand sich nämlich bei *Daphnia pulex*, daß hohe Generations- und Wurfzahl und sodann Muddernahrung „einen entschiedenen Einfluß auf die Männchenerzeugung hat, wenn beides auch nicht der ausschließliche Faktor der Geschlechtsbestimmung sein kann“. Mit anderen Worten: Tiere, die durch hohe Generations- und Wurfzahl oder durch unzureichende, mangelhafte Ernährung „geschwächt“ sind, zeigen eine Neigung zur Bildung männlicher Nachkommen, „wenn auch noch andere Faktoren bei der definitiven Entscheidung mitzusprechen haben“.

An *Daphnia magna* kam Scharfenberg zu dem Resultat, daß durch äußere Einflüsse auf die sexuelle Differenzierung nicht eingewirkt werden kann; es ist nur möglich, zu jeder Zeit, in jeder Generation und Brut die Jungfern- und Dauereibildung durch reiche Algennahrung zu beeinflussen. Dagegen soll sich nach Scharfenberg die Eibildung bei *Daphnia pulex* nicht in dieser Weise beeinflussen lassen.

Frühe Generations- und Wurfzahl, verbunden mit guter reichlicher Nahrung auf der einen und hohe Generations- und Wurfzahl und

mangelhafte Ernährung auf der andern Seite sind bei *Daphnia pulex* nach Scharfenberg von „entschiedenem Einfluß“ auf die Ausbildung des Geschlechts (17).

Ein Vergleich der bei Scharfenbergs Untersuchungen erhaltenen Ergebnisse mit den meinigen führt nun zu der interessanten Parallele, daß alle die Tiere, die einen geringen Blutdruck aufweisen — alle Tiere unter ungünstigen Ernährungsbedingungen und Tiere, die durch häufige Würfe „geschwächt“ sind —, Tendenz zur Dauereibildung aufweisen, und ich füge hinzu, was mir nachzuweisen einstweilen aber noch nicht gelungen ist, wahrscheinlich auch zur Männchenbildung. Denn nach Scharfenbergs Untersuchungen weist auch *Daphnia pulex* einen engen Zusammenhang zwischen Generations-, Wurfzahl und Ernährung auf (s. o.), so daß auch hier der Schluß nahe liegt, es möchten alle Tiere geringer Depression (hohe Generations- und Wurfzahl, schlechte Ernährung) zur Männchenbildung neigen, während Tiere, deren Blutdruck ein hoher ist (niedere Generations- und Wurfzahl, gute Ernährung), die Neigung zu parthenogenetischer Fortpflanzung aufrecht erhalten.

Natürlich ist es unberechtigt zu sagen, daß ein Tier mit hohem Binnendruck sich unbedingt parthenogenetisch fortpflanzen muß, da z. B. ein hoher Binnendruck auch pathologisch sein kann, während ein Tier mit geringem osmotischen Druck der Körperflüssigkeit Ehippien und Männchen erzeugen müßte. Es kommt ja zunächst einmal nicht auf einen absolut gemessenen hohen Druck an, sondern auf einen größeren oder geringeren Überdruck. Tiere mit hohem osmotischen Druck in einem konzentrierten Milieu, das ihnen aber bei schlechter Ernährung nur einen geringen Überdruck zu erreichen die Möglichkeit läßt, würden aber, obgleich ihr Druck absolut gemessen, vielleicht höher ist als derjenige der Tiere in einem dünneren Medium, doch zu denen mit geringem Überdruck (und mit Neigung zur Dauereibildung) rechnen. Es kommt eben auf die Menge der im Blut enthaltenen Nährstoffe und Salze an, die dem Eierstock als Nahrung zugeführt werden und ihrerseits den hohen osmotischen Druck hervorrufen.

Daß aber Blutbeschaffenheit und damit der meßbare osmotische Druck und Dauereibildung in engem Zusammenhang stehen, glaube ich auch aus folgendem schließen zu können. Wie schon erwähnt, konnte Scharfenberg feststellen, daß auch bei ein und demselben Weibchen die Tendenz, Dauereier zu bilden, mit der Zahl der

Würfe zunimmt, auch zeigte er, daß bei *Daphnia pulex* (und höchst wahrscheinlich liegen die Verhältnisse bei *Daphnia magna* ebenso), ein ex-Ephippioweibchen nach Absetzung einer Reihe von parthenogenetischen Bruten befähigt ist, bei niedriger Assimilation Dauereier auszubilden. In beiden Fällen aber gelang mir zu zeigen, daß der Blutdruck gesunken ist, einmal infolge einer Art physiologischer „Schwächung“ wegen zahlreicher Würfe und zum anderen infolge geringerer Ernährung. Was liegt nun näher, als Dauereibildung und geringen Blutdruck in Wechselbeziehung zu setzen?

Aber auch verminderte Nahrung und ungünstige Lebensbedingungen (Eintrocknen des Wassers, Anreicherung des Wassers mit Kohlensäure und stickstoffreichen Exkreten [Langhans] bei verminderter Sauerstoffproduktion) bewirken ein Sinken des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit; denn die Assimilation wird unter diesen Umständen herabgesetzt. In dieser Beziehung deckte Woltereck den interessanten Zusammenhang zwischen Assimilationsintensität (vergleichbar mit Hilfe kryoskopischer Werte) und Sexualität auf, da von ihm Assimilationsherabsetzung als „der eigentlich ursächliche Reiz“ für ein Ansteigen der Sexualität erkannt wurde“ (18).

In allen Fällen aber tritt deutlich zutage, daß eine meßbare Größe, der osmotische Druck, in engem Zusammenhang steht mit der Intensität der Assimilation und dadurch mittelbar mit der davon abhängigen Bildung von Dauereiern und der Sexualität überhaupt.

Als unumstößlich feststehend kann aber auch nach den Untersuchungen Wolterecks und Scharfenbergs bei den von ihnen untersuchten Daphniden ein gesetzmäßiges Anschwellen der sexuellen Tendenz betrachtet werden. Das zeigen die exakten Kulturversuche bei gleichbleibenden Milieubedingungen. Diese Erscheinungen unserem Verständnis näher zu bringen, sind meine kryoskopischen Feststellungen der verschiedenen Werte des osmotischen Druckes bis zu einem gewissen Grade geeignet. Die individuellen Schwankungen des osmotischen Druckes, des „Indikators des jeweiligen Assimilationszustandes“, geben nun vielleicht ein Mittel an die Hand, der Lösung der Frage der Parthenogenese und Dauereibildung beim einzelnen Individuum näher zu treten.

Es zeigte sich ganz allgemein, daß je nach dem Grade der Eibildung der osmotische Druck sank — je mehr Eier, desto tiefer der Druck — ferner, daß bei älteren Weibchen im allgemeinen der Druck wiederum geringer ist als bei jüngeren Tieren, während

Ephippialweibchen kein so starkes Sinken des Druckes aufweisen. Können wir daraus nun Schlüsse auf die Kausalität der Fortpflanzungsverhältnisse ziehen? Zunächst einmal ist festzuhalten, daß alle Weibchen von *Daphnia magna* sowohl Dauereier als auch Jungferneier bilden können, und zwar können, wie Scharfenberg nachgewiesen hat, und wie ich häufig beobachten konnte, sich bei dem gleichen Tier beide Fortpflanzungsarten ablösen. Getrennte Sexual- und Jungferneier wie bei den Rotatorien gibt es nicht.

Bei guter Ernährung zeigt das Ovarium in indifferentem Zustande, d. h. wenn es noch unentschieden ist, ob es Jungferneier oder Dauereier liefert, nach Scharfenberg sich mit Keimgruppen erfüllt, und meist sieht man nur im oberen Teile blasiges Gewebe. Werden nur Jungferneier gebildet, so tritt jeweils in der dritten Zelle einzelner Keimgruppen der aus grünlichen, lichtbrechenden Ölkugeln bestehende Jungferndotter auf. Im Zustand der vollen Subitaneibildung ist das Ovar dann prall mit Dotter erfüllt, dessen Mitte dunkelgrün gefärbte Kugeln einnehmen, dessen Rand aber bräunlich gefärbt ist.

Davon zeigt die Entwicklung des Dauereies gleich von Anfang an wesentliche Verschiedenheiten. So beginnt bei *Daphnia magna* nach Scharfenberg eine von Weismann direkt als „Dauereikeimgruppe“ bezeichnete Vierzellengruppe mit der Dotterabsonderung. Diese Keimgruppe zeichnet sich stets von vornherein durch ihre Größe und Lage vor den anderen Zellen aus; sie liegt in dem unteren Teile des Ovariums ventralwärts etwa in der Höhe des fünften Beinpaars. Es ist also wohl wahrscheinlich, daß dieser Ovarialabschnitt mit der Dauereibildung in besonderer Beziehung steht, wie Claus dies annimmt. In der dritten Zelle dieser Gruppe wird nun der feinkörnige schwarze Dotter abgeschieden und die Gruppe bildet sich zum Dauerei aus. Jetzt tritt aber folgende wichtige Erscheinung ein: Das Dauerei resorbiert im Gegensatz zur Jungferneibildung, wo eine Keimgruppe zur Ausbildung eines Eies genügt, noch andere Vierzellengruppen, bis schließlich im Stadium der vollen Dauereibildung ungefähr die Hälfte des Ovars mit schwarzem Dauerdotter gefüllt ist, während die obere Hälfte fast nur aus blasigen Epithelzellen besteht.

Eine Klärung der Frage, ob die Blutbeschaffenheit, die ja von der Ernährung abhängig ist, einen Einfluß auf die Entstehung der Sommer- oder Wintereier ausüben kann, scheint mir in dem inter-

essanten Verhalten des Eierstockepithels während der Eiproduktion zu liegen. Schon Weismann schilderte in meisterhafter Weise die Wirksamkeit dieses wichtigen Epithels bei der Bildung von Subitaneiern. Das Eierstockepithel tritt nämlich nur ausnahmsweise in der Form eines gewöhnlichen Epithels auf, sondern viel öfter entweder als kaum sichtbare, flache Zellen, oder aber in Form mächtiger Blasen. Beide Erscheinungsarten können nun auseinander hervorgehen; ein und dieselbe Zelle des Epithels, die man zuerst ihrer Kleinheit wegen als „unscheinbaren Lückenfüller“ kaum beachtete, kann sich später zu einer großen Blase ausbilden, um schließlich doch wieder ihren ursprünglichen Habitus anzunehmen. Nun ist diese Erscheinung aber in interessanter Weise an die Eiproduktion geknüpft.

Die blasige Form tritt nämlich bei der ersten Erzeugung von Eiern auf — schon ganz junge Weibchen zeigen die blasige Auftreibung — und sonst stets nur, nachdem reife Eier aus dem Eierstock entlassen worden sind. Sie findet sich aber nie vor, sobald reife Eier im Ovarium vorhanden sind; es sind dann die blasigen Epithelzellen wieder auf kleine Zellen zusammengeschrumpft. Sind diese, den ganzen Eierstock nach vorn zu ausfüllenden reifen Eier aber in den Brutraum übergetreten, so fangen die kleinen Epithelzellen sofort wieder an, sich zu großen, klaren Blasen auszudehnen und den Eierstock fast in seiner ganzen Länge auszufüllen. Mit dem Loslösen der sich bildenden Keimgruppen vom Keimstock und ihrem Vordringen in das blasige Gewebe und mit dem Heranwachsen der reifenden Eigruppen sistiert dann die Ausdehnung der Epithelzellen. Das blasige Gewebe wird durch das Anschwellen der Eier immer mehr und mehr zusammengedrängt und gibt unter diesem Drucke Flüssigkeit und Nährmaterial an die heranwachsenden Keimzellen ab, um schließlich, wenn die Eier ihre Reife erlangt haben, vollkommen, nur noch in Spuren sichtbar, zusammenzuschumpfen. Unmittelbar nach Entleerung der Eier saugen sich die Zellen wieder mit Flüssigkeit voll. „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.“ (Weismann.)

So scheint das blasige Gewebe bei *Daphnia* die Ernährung der Eier zu vermitteln, und zwar dadurch, daß es Blut (oder Bestandteile desselben) aufsaugt und den Keimzellen abgibt.

Nun fehlt aber dieser ganze Ernährungsmodus bei der Dauereibildung; denn die Epithelzellen schwellen hierbei nicht an, sie bleiben vollkommen indifferent. Das Dauerei wächst vielmehr auf Kosten der anderen Eigruppen. Weismann glaubt dies daraus „erklären“ zu können, daß die Epithelzellen nur dazu da sind, die Schnelligkeit der Sommereiproduktion zu fördern, während „es bei der Bildung von Wintereiern überhaupt nicht auf Schnelligkeit ankommt“, und darum sei bei den Wintereiern eine Tätigkeit der Epithelzellen unnütz. Dagegen wandte sich nun Issakowitsch, der eine Deutung bringt, der ich mich anschließen möchte, und die ich durch meine Resultate belegen zu können meine. Issakowitsch glaubt nicht, „daß die Epithelzellen ihre Tätigkeit einstellen, wenn ein Dauerei sich bildet, sondern umgekehrt, daß das Dauerei entsteht, wenn die Epithelzellen ihre Tätigkeit eingestellt haben“.

Für die Tätigkeit der Epithelzellen ist ihm der Ernährungszustand des Tieres verantwortlich; bei Anhäufung von Reserve- und Nahrungsstoffen kann der Organismus den Eiern leicht durch Vermittlung der Eierstockepithelzellen Nährstoffe zuführen, bei schlechter Ernährung können aber keine Nahrungsstoffe in die Epithelzellen gelangen, und „das in Entwicklung begriffene Ei nimmt seine Zuflucht zur Auflösung und Resorption jüngerer Keimgruppen, was die Entstehung eines Dauereis zur Folge hat“.

Bevor ich auf meine Befunde eingehe, möchte ich einige experimentelle und faunistische Beobachtungen, die geeignet sind, diesen theoretischen Betrachtungen zur Stütze zu dienen, erwähnen.

Zunächst sei hier einer Konstatierung Weismanns gedacht. Er hat beobachtet, daß bei *Daphnia* Keimgruppen, deren jede bei der Sommereibildung nach ihrer Loslösung vom Keimstock ein Ei bilden sollte, sich nicht entwickeln, sondern in eigentümlicher Weise sich auflösen, im wesentlichen genau so, wie er es bei der Dauereibildung von *Leptodora* geschildert hat. Weismann hat das nun wiederholt, und zwar auch an „frisch eingefangenen, anscheinend ganz gesunden Tieren beobachtet“. Er kommt aber zu dem Ergebnis, daß diese Erscheinung auch ganz willkürlich einfach dadurch hervorgerufen werden kann, daß man die Tiere hungern läßt. „Derselbe Prozeß der Resorption also, der die Wintereibildung von *Leptodora* und, wie sogleich gezeigt werden soll, auch von *Daphnia* und anderen Daphniden normalerweise begleitet, tritt hier als pathologischer Vor-

gang auf, und zwar infolge ungenügender Ernährung des gesamten Organismus.“

Andernteils konnte Weismann konstatieren, daß nicht selten der Dauereikeim wieder schwindet, obgleich sich bereits Dotter gebildet hatte. Dann entwickeln sich die vor ihm gelegenen Keimzellengruppen zu Sommereiern. Läßt sich doch häufig in einem Ovarium ein direkter „Kampf zwischen der Anlage zur Dauereibildung und der zur Subitaneibildung“ beobachten.

Auch eine von Issakowitsch gemachte Erfahrung gehört hierher. Ausnahmslos besteht bei jeder Temperatur nach dem Abwerfen eines leeren Ehippiums der nächste Wurf aus parthenogenetischen Weibchen. Es scheint dies seine Erklärung in folgendem zu haben: Das unbefruchtete Dauerei wird im Ovar aufgelöst, es werden dem Eierstock also in großem Umfange Nährstoffe zur Verfügung gestellt, und unter dieser reichlichen Zufuhr entstehen dann die Subitaneier. Ist diese Nahrungszufuhr zu Ende, so entstehen wieder Geschlechtstiere oder Dauereier.

All das erweckt die Meinung, daß die Bildung und die besondere sexuelle Qualität der Eier in erster Linie abhängig sein muß von ihrer Ernährung. Und diese Ernährung ist bedingt durch die Qualität des Blutes. Sind hierin nicht genug Nährstoffe enthalten, so können Subitaneier, deren Entwicklung eine so intensive und deren Stoffwechsel ein außerordentlich rascher und viel Nahrung fordernder ist, sich nicht bilden oder nicht zur fertigen Ausbildung gelangen, sondern es entsteht ein Dauerei, das sich auf Kosten der anderen Zellgruppen ernährt. Die Temperatur scheint mir insofern einen Einfluß zu haben, als sie bei ihrem Sinken die Assimilation der Zellen herabsetzt; infolgedessen werden auch die Nährstoffe weniger intensiv gebildet. Es sind also unter Umständen zur Subitaneibildung nicht genügend Nahrungsquantitäten vorhanden, um den raschen und umfangreichen Stoffwechsel eines Subitaneies aufrecht zu erhalten.

2. Eigene Untersuchungen.

Die Versuche stellte ich zu verschiedenen Jahreszeiten an. Es mußte aber darauf Wert gelegt werden, daß nach Möglichkeit nur Tiere ein und derselben Kultur genommen wurden, die selbst schon längst an die jeweiligen Bedingungen gewöhnt waren.

Es ist nun gleich von vornherein zu bemerken, daß diese Resultate ja nicht mit der Sicherheit wie die eines physikalischen Vorganges

erwartet werden können. Hat es sich doch gezeigt, auf wie vielerlei Einflüsse ein Organismus reagieren kann. Man kann demnach nicht einfach sagen, das Tier hat eine bestimmte Anzahl Eier und eine bestimmte Farbe, muß demnach den Blutdruck von soundsoviel Atmosphären haben. Es lassen sich vielmehr nur allgemeine Richtlinien aufstellen, da es nie genau zu beurteilen ist, in welchem physiologischen Zustande sich ein Tier jeweils befindet. Kleine Schwankungen um Mittelwerte, die zum Teil schon aus technischen Gründen unvermeidlich sind, sind also zu erwarten.

Versuch 1.

Im März kam eine Kultur zur Untersuchung, die sich schon über $\frac{1}{2}$ Jahr in einem größeren Versuchsaquarium (Wasservolumen 20:20:12 cm) entwickelt hatte. Die Depression des Wassers betrug $-0,02^{\circ}$ C; die Wände des Glases waren mit Algen besetzt, Mudd und Detritus bedeckten den Boden, auch einige Fliegenkadaver lagen am Boden oder trieben an der Oberfläche. Infolge der relativ guten Nahrungsverhältnisse befanden sich die Tiere auch in guter Eiproduktion. Zwischen jüngeren, meist rötlicher aussehenden Tieren schwammen alte, blasse Daphniden mit viel Eiern oder mit leerem Brutraum, da sie vor kurzem Junge abgesetzt hatten. Die Zimmertemperatur und damit die der ganzen Kultur, die etwa um $+8$ bis $+15^{\circ}$ C geschwankt haben mag, betrug zur Zeit der Untersuchung $+13^{\circ}$ C.

Aus folgender Figur und Tabelle wird die Beziehung zwischen Blutbeschaffenheit und Eiproduktion leicht ersichtlich. (Tabelle 14, Figur 14).

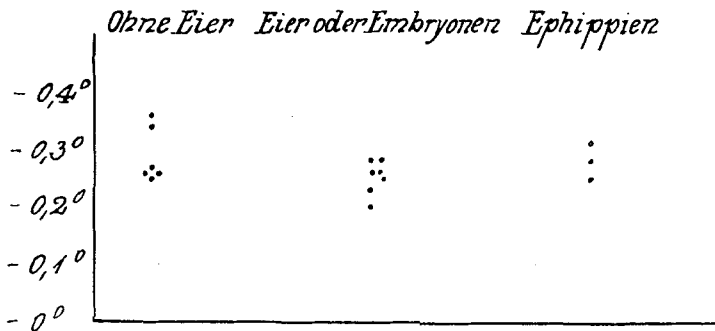


Fig. 14.

Tabelle 14.

| Nr. | Eier | Ephipp. | Ovar | Blutbeschaffenheit | \mathcal{A} | Alm. | Bemerkungen |
|-----|------|-----------|------------|----------------------|---------------|------|-----------------|
| 1. | — | — | l. geschw. | rötlich | — 0,25° | 3,0 | — |
| 2. | — | — | " | klar, matt rötlich | — 0,26° | 3,1 | Junge abgesetzt |
| 3. | — | — | — | leicht trüb, rötlich | — 0,34° | 4,1 | — |
| 4. | — | — | — | rötlich | — 0,36° | 4,4 | Junges Tier |
| 5. | — | — | dick | ganz blaß | — 0,26° | 3,1 | Altes Tier |
| 6. | — | — | — | rötlich | — 0,27° | 3,3 | Junge abgesetzt |
| 7. | 5 | — | dick | gelblich, trüb | — 0,28° | 3,4 | — |
| 8. | 8 | — | mittelgr. | gelblich, klar | — 0,26° | 3,1 | Altes Tier |
| 9. | 12 | — | — | farblos klar | — 0,23° | 2,8 | — |
| 10. | 6 | — | — | fast farblos, klar | — 0,25° | 3,0 | Altes Tier |
| 11. | 12 | — | — | gelblich, klar | — 0,20° | 2,4 | — |
| 12. | 5 | — | — | rötlich, trüb | — 0,28° | 3,4 | — |
| 13. | 7 | — | — | klar, hell | — 0,26° | 3,1 | Altes Tier |
| 14. | — | hellbraun | — | trüb, hell | — 0,25° | 3,0 | Altes Tier |
| 15. | — | schwarz | dünn | trüb, rötlich | — 0,31° | 3,8 | — |
| 16. | — | " | — | hell | — 0,28° | 3,4 | — |

Es sei hier gleich noch eine Reihe angefügt (Versuch 2), die in selten schöner Deutlichkeit die Beziehung zwischen Blutdruck und Eiproduktion zeigt.

Versuch 2.

Ein mittelgroßes, rundes Kulturglas war die Heimat der Daphniden dieses Versuches. Es war vor knapp $\frac{1}{2}$ Jahr mit Regenwasser gefüllt worden, das aber etwas eingetrocknet war ($\mathcal{A} = -0,01^\circ \text{C}$). Den Tieren stand relativ wenig Nahrung zur Verfügung, und wenngleich sie auch keinen Hunger litten, so befanden sie sich doch auch nicht unter guten Nahrungsverhältnissen. Sie waren nicht sehr groß, ihr Blut war meist nur leicht rötlich, wenn nicht gar blaß gelblich. Die Wassertemperatur mag sich, von Schwankungen um 2 bis 3°C abgesehen, immer auf $+14^\circ \text{C}$ gehalten haben, da sich das Aquarium im Heizraum des Instituts befand. Es sei hier besonders betont, daß die Tiere nicht alle einem Muttertier entstammten, sondern daß beim Ansetzen der Kultur seinerzeit mehrere Tiere eingesetzt worden waren.

Natürlich befanden sich, worauf ich hier besonders aufmerksam machen möchte, all diese Kulturen auch unter gleich guten Lichtverhältnissen.

Die Tabelle zeigt auch hier die gleichen Erscheinungen wie die vorhergehende, und auch hier dürfte eine Darstellung auf Koordinaten die Unterschiede noch deutlicher vor Augen führen.

Tabelle 15.

| Nr. | Eier | Ovar | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|---------|--------------------|-----------------|------|-------------|
| 1. | — | — | rötlich, klar | $-0,35^{\circ}$ | 4,2 | Junges Tier |
| 2. | — | dunkel | trüb | $-0,41^{\circ}$ | 5,0 | " " |
| 3. | — | schwach | rötlich, klar | $-0,32^{\circ}$ | 3,9 | — |
| 4. | 8 | — | blaß | $-0,30^{\circ}$ | 3,6 | — |
| 5. | 10 | — | blaß | $-0,28^{\circ}$ | 3,4 | — |
| 6. | 18 | — | blaß | $-0,24^{\circ}$ | 2,9 | Großes Tier |

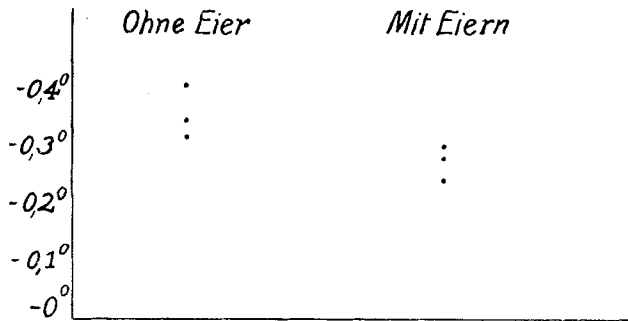


Fig. 15.

Aus den Tabellen 14 und 15 ersieht man, in welchem engem Verhältnis Blutbeschaffenheit und Eiproduktion stehen. Vor allem wird dies offensichtlich aus der zweiten Tabelle. Hier stehen Zahl der Eier und Depression in einem direkten Abhängigkeitsverhältnis, und zwar wird die Depression mit zunehmender Eizahl geringer; das Tier, das die meisten Eier aufweist, hat die geringste Depression, d. h. also, sein Blut scheint am ärmsten an Nährstoffen im Verhältnis zu demjenigen der anderen Tiere zu sein.

Diese Tatsache wird ebenso in der ersten Tabelle (14) belegt. Auch hier weisen die beiden Tiere mit der größten Eizahl die geringsten Depressionen auf ($\Delta = -0,23^{\circ}$ C, $\Delta = -0,20^{\circ}$ C).

Für die Richtigkeit der Anschauung, daß die Blutdepression direkt abhängig von der Zahl der erzeugten Eier ist, spricht auch ein Vergleich aller Tiere mit Eiern oder Embryonen. Abgesehen von der

zweiten Reihe, die diese umgekehrte Proportionalität ganz deutlich zeigt, tritt die Abhängigkeit in der ersten Kultur anschaulich zutage: von $-0,20^{\circ}$ C steigt die Depression ungefähr proportional der Eizahl bis $-0,28^{\circ}$ C. Als „Ausnahme“ fungiert ein altes Tier mit sechs Embryonen; das Blut dieser Daphnide ist aber fast farblos. Wir haben es offenbar mit einem alten Weibchen zu tun.

Eine relativ leichte Deutung scheint sich für die hohen Depressionen der Tiere ohne Eier zu finden. Hier zeigt sich deutlich bei der zweiten Reihe, daß die Stoffe (Reservestoffe, die später zur Eibildung und zur Nahrung der heranwachsenden Tiere dienen?) zunächst sich zum Teil im Blut befinden und hier die Depression erhöhen. Auch in der ersten Tabelle finden sich die Tiere mit der größten Depression unter den Eierlosen. Insbesondere sind es junge Tiere, deren Gefrierpunktserniedrigung eine hohe ist. Die Depressionszahlen derjenigen Eierlosen, die sich etwa auf der Höhe der Tiere mit acht Eiern finden, erklären sich daraus, daß teils soeben Junge abgesetzt worden sind, teils die Tiere schon mehrere Würfe hinter sich zu haben scheinen und dadurch einen etwas geschwächten Eindruck machen (Alterserscheinung).

Im allgemeinen läßt sich auch die Beobachtung machen, daß mit zunehmender Depression die Farbe des Blutes mehr ins Rötliche spielt. Alte Tiere besitzen fast stets eine blasse Blutfarbe und eine sehr geringe Depression. Dagegen weisen Jungtiere stets die höchsten Depressionen auf, eine Erscheinung, die auch äußerlich ihren Ausdruck in der dunkleren Blutfarbe zu finden scheint. Stets aber sind den Schwankungen ziemlich weite Grenzen gesetzt, selbst wenn man Tiere von äußerlich gleich aussehendem physiologischem Zustand nimmt; so will es denn scheinen, daß jeder Organismus, je nach dem physiologischen Zustand und nach seiner Produktion, in seiner Entwicklung bedeutenden Schwankungen unterworfen ist.

Zur unumstößlichen Tatsache scheint mir aber die Ansicht geworden zu sein, daß die Entwicklung der Eier und Embryonen direkt abhängig ist von der Beschaffenheit des Blutes, auf dessen Kosten sie offenbar vor sich geht. Die Untersuchungen machen es auch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß innerhalb einer Kultur relativ und absolut die Jungtiere die höchsten Depressionen, d. h. also den größten Gehalt des Blutes an Substanzen, die eine große Depression hervorrufen (Nahrungsstoffe?) besitzen, während die alten, ausgewachsenen Tiere die niedrigste Depression aufweisen. Der Orga-

nismus erschöpft sich gewissermaßen nach einiger Zeit. Sollte sich dieser Schluß nicht auch mutatis mutandis auf eine ganze Reihe von Würfen ein und desselben Individuums beziehen lassen, insofern als Tiere späterer Würfe von vornherein mangelhafter ausgestattet sind als solche der ersten Würfe?

Die Erwägung, daß jedes Tier durch eine größere Zahl von Eiern bei einem Wurf sehr geschwächt wird, aber doch andererseits fähig ist, eine ganze Reihe von Würfen nacheinander abzusetzen, veranlaßt zu der Auffassung, daß sich jeder Organismus — sofern er nicht unter ausnehmend guten Ernährungsbedingungen existiert — nach einem Wurf sofort wieder mit neuen Nährstoffen auf kurze Zeit anreichert oder aber umgehend diese Nährstoffe wieder an die Eier abgibt, so daß es bei fortlaufender, rascher Eiproduktion nicht erst zur Speicherung von Nährstoffen kommen kann. Die notwendige theoretische Konsequenz, welche durch die Praxis bestätigt wird, ist die Annahme, daß nur bei guter Ernährung und einer Temperatur, welche die Assimilation sehr fördert, eine rasche, fortlaufende Eiproduktion möglich ist.

Diese Ergebnisse gewinnen noch an Wert, wenn wir der Deutung der Fortpflanzungsweise näher kommen wollen. Es zeigte sich, daß ein Tier im allgemeinen, je länger es sich parthenogenetisch fortpflanzt, eine immer geringere Depression aufweist, d. h. es besitzt relativ weniger Stoffe im Blut, die eine Depression hervorrufen, als es deren in seiner Jugendzeit besaß. Der Organismus wird also durch die häufigen Würfe sichtlich geschwächt, denn er besitzt eine geringere Depression, eine Erscheinung, die sich auch bei geringerer Ernährung oder ungünstigen Temperaturverhältnissen sofort einstellt. Nun ist der Schluß nicht fernliegend, daß dann, wenn dem Eierstock oder den heranwachsenden Eiern nicht mehr genügend Nährstoffe zugeführt werden können, ein Dauerei auf Kosten der anderen Keimgruppen entsteht, der Organismus also zu einer Art Selbsthilfe greift, wenn ihm vom Blut nicht mehr die nötigen Nährstoffe geboten werden. Es wird dem Dauerei dann höchst wahrscheinlich aus dem Blut keine oder nur sehr wenig Nahrung geboten. Es bleiben die aufgenommenen Nahrungsmaterialien zum Teil also in der Leibeshöhlenflüssigkeit.

Das Blut scheint also die Fähigkeit zu besitzen, indirekt durch seine Zusammensetzung auf die Fortpflanzungsweise determinierend zu wirken. Es ist offensichtlich der „jeweilige Zustand des Eier-

stockes“, der ja seinerseits eben bedingt ist durch die Blutbeschaffenheit und damit mittelbar durch Ernährung und Temperatur, bis zu einem gewissen Grade bestimmend für die Art der Fortpflanzung. Mangelhafter Vorrat an Nährmaterial oder, anders ausgedrückt, an Nährstoffen armes Blut (mit geringer Depression), ruft die Entstehung von Geschlechtstieren oder von der Bluternährung weniger abhängigen Dauereiern hervor (19).

Versuch 3.

Um an einer möglichst großen Zahl gleichartiger Tiere die Unterschiede der Depression offensichtlich zu machen, wurde folgender Versuch angesetzt.

Ein großes, kräftig aussehendes Weibchen von *Daphnia magna* wurde bei optimalen Bedingungen in ein Kulturglas gesetzt, dessen Temperatur durchschnittlich $+17^{\circ}$ C betrug und dessen Wasser eine Depression von $-0,02^{\circ}$ C aufwies, und hier durch gute Ernährung zu reichlicher Eibildung gebracht. Um möglichst viele Tiere zur Untersuchung zu erhalten, wurden dann nach einem einmaligen reichlichen Zusatz von Nährsalzen zwei sich im Abstand von drei Tagen folgende Würfe von zusammen etwa vierzig Jungtieren in einem Kulturglas isoliert und hier für die Dauer von mehreren Wochen sich selbst überlassen. Diese lange Zeit sollte insbesondere dazu dienen, eine Anzahl von Tieren zur Ehiphpienbildung zu bringen und auch die Unterschiede, welche die Tiere infolge eines Altersunterschiedes von drei Tagen hätten haben können, möglichst zu verwischen.

Die Temperatur des Zuchtglases betrug durchschnittlich $+17^{\circ}$ C. Da nur selten Nahrung zugesetzt wurde, befanden sich die Tiere nicht unter den besten Ernährungsbedingungen (diese als schlecht zu bezeichnende Ernährungsweise machte sich notwendig, um viele Tiere zur Dauereibildung zu bringen).

Als ich zur Untersuchung schritt, zeigte sich, daß der Algenbelag, der sich im Laufe der Wochen an der Wand des Kulturglases angesetzt hatte, von den Tieren an einigen Stellen „abgeweidet“ wurde, es waren einige unregelmäßig gestaltete Flecken herausgefressen. Dem nicht ganz ausreichenden Futterquantum entsprechend, waren die Tiere auch teils von ziemlich blasser Farbe; viele bildeten Ehiphpien und nur etwa ein Drittel der Daphniden zeigte Eier im Brutraum. Die abgesetzten Würfe wurden zumeist bald entfernt.

Es ist wichtig hinzuzufügen, daß die Tiere meist mehrere Würfe hintereinander abgesetzt hatten, ehe ihre Depressionen gemessen wurden.

Die Größe der untersuchten Tiere war durchschnittlich bei allen Individuen die gleiche; sie betrug etwa 3 mm in der Länge, vom Kopf bis zum hinteren Schalenrand gemessen. Der Fettkörper war meist schwach ausgebildet, nur einige Tiere zeigten größere Fettkugeln. Vielfach war die Farbe des Blutes eine sehr helle, manchmal mit einem ins Grauweißliche spielenden Ton; die Körperflüssigkeit besaß häufig ein trübes Aussehen, wohingegen manche Tiere, besonders solche, die Eier im Brutraum aufwiesen, ein vollkommen wasserklares, leicht gelblich schimmerndes Blut besaßen. Im Gegensatz zur Mehrzahl der Daphniden, deren Ovar fast nicht zu sehen war, war der Eierstock mancher Tiere stark angeschwollen und wies nicht selten einen dunkelgrünen Ton auf.

Ein Vergleich aller Tiere untereinander ist bei den verschiedenen Erscheinungsweisen (ohne Eier, mit Eiern, mit Ephippien) darum bei diesem Versuch besonders gerechtfertigt, weil alle Tiere — von dem gleichen Mutterindividuum abstammend — unter vollkommen gleichen Bedingungen lebten.

Um den Einfluß gleicher Ernährung auf Jungtiere und auf Tiere, die erst bei der Bildung des ersten Wurfes sind, zu zeigen, wurde der Wurf eines Weibchens der soeben besprochenen Kultur bei optimalen Ernährungsbedingungen gemästet. Da sich diese isolierten Tiere unter besseren Lebensbedingungen befanden, als ihr Mutterindividuum, so bildeten diese Tiere schon frühzeitig Eier, und zwar bei einem Häutungsstadium, bei dem sie die Größe der bisher untersuchten Tiere noch nicht erreicht hatten. Sie waren zur Zeit ihrer Untersuchung also etwas kleiner als das Muttertier und damit auch kleiner als die Tiere, mit denen zusammen die Mutter lebte. Ihre Körperflüssigkeit erwies sich als rötlich und klar aussehend.

Das Ergebnis beider Untersuchungen ist in folgender Tabelle und Figur zusammengestellt (siehe Tabelle 16 und Figur 16 auf S. 104).

Tabelle 16.

| Nr. | Eier | Ephipp. | Blutbeschaffenheit | \mathcal{A} | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|-----------|-----------------------|---------------------|------|---------------------|
| 1. | — | hellbraun | hellrötlich, klar | — 0,30 ^o | 3,6 | — |
| 2. | — | schwarz | gelblich, leicht trüb | — 0,26 ^o | 3,1 | — |
| 3. | — | hellbraun | hellrötlich, klar | — 0,26 ^o | 3,1 | Ovar grünlich, dick |

| Nr. | Eier | Ephipp. | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|-----------|--------------------------|--------------------|------|-------------------------|
| 4. | — | — | rötlich, klar | —0,25 ⁰ | 3,0 | Ovar dick |
| 5. | — | — | gelblich, trüb | —0,26 ⁰ | 3,1 | Ovar leicht geschwollen |
| 6. | — | hellbraun | rötlich, getrübt | —0,28 ⁰ | 3,4 | — |
| 7. | — | — | gelblich, leicht trüb | —0,26 ⁰ | 3,1 | — |
| 8. | — | hellbraun | gelblich | —0,29 ⁰ | 3,5 | Ovar leicht geschwollen |
| 9. | — | dunkel | graugelblich | —0,32 ⁰ | 3,9 | — |
| 10. | — | dunkel | " | —0,33 ⁰ | 4,0 | — |
| 11. | — | — | gelblich | —0,26 ⁰ | 3,1 | Brut abgesetzt |
| 12. | — | — | gelblich, leicht trüb | —0,32 ⁰ | 3,9 | — |
| 13. | — | — | " " " | —0,32 ⁰ | 3,9 | Eier im Ovar |
| 14. | — | hellbraun | gelblich, klar | —0,26 ⁰ | 3,1 | Ovar leicht geschwollen |
| 15. | — | — | rötlich, leicht trüb | —0,34 ⁰ | 4,1 | — |
| 16. | — | hellbraun | gelblich, " " | —0,25 ⁰ | 3,0 | — |
| 17. | — | " | hellgelblich | —0,22 ⁰ | 2,7 | — |
| 18. | — | braun | graugelblich, trüb | —0,30 ⁰ | 3,6 | — |
| 19. | — | schwarz | weißlich, leicht getrübt | —0,23 ⁰ | 2,8 | Ovar dick |
| 20. | — | schwarz | " " " | —0,30 ⁰ | 3,6 | — |
| 21. | 5 | — | rötlich-gelblich, klar | —0,19 ⁰ | 2,3 | — |
| 22. | 6 | — | " " " | —0,22 ⁰ | 2,7 | — |
| 23. | 8 | — | rötlich, leicht trüb | —0,20 ⁰ | 2,4 | — |
| 24. | 4 | — | hell, klar | —0,21 ⁰ | 2,5 | — |
| 25. | — | schwarz | rötlich | —0,27 ⁰ | 3,3 | Ovar leicht geschwollen |
| 26. | — | schwarz | gelblich-rötlich | —0,31 ⁰ | 3,8 | — |
| 27. | — | schwarz | grau-gelblich | —0,28 ⁰ | 3,4 | — |
| 28. | — | — | rötlich-gelblich, klar | —0,16 ⁰ | 2,0 | Wurf soeben abgesetzt |
| 29. | 8 | — | rötlich, klar | —0,23 ⁰ | 2,8 | — |
| 30. | 7 | — | " " | —0,23 ⁰ | 2,8 | — |
| 31. | 2 | — | trüb | —0,22 ⁰ | 2,7 | Ovar dick, grün |
| 32. | 4 | — | gelblich-rötlich | —0,27 ⁰ | 3,3 | — |
| 33. | — | — | rötlich | —0,30 ⁰ | 3,6 | — |
| 34. | 5 | — | gelblich-rötlich | —0,25 ⁰ | 3,0 | — |
| 35. | 5 | — | " " | —0,21 ⁰ | 2,5 | Ovar dick |

Wurf eines Tieres, isoliert, gemästet und bei der ersten Eierproduktion gemessen.

Die Tiere sind etwas kleiner als die vorhergehenden.

| Nr. | Eier | Ephipp. | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|---------|--------------------|--------------------|------|-------------|
| 1. | 4 | — | rötlich, trüb | —0,30 ⁰ | 3,6 | — |
| 2. | 3 | — | " " | —0,31 ⁰ | 3,8 | — |
| 3. | 2 | — | rötlich | —0,34 ⁰ | 4,1 | — |
| 4. | 4 | — | " | —0,36 ⁰ | 4,4 | — |
| 5. | 8 | — | " | —0,27 ⁰ | 3,3 | — |
| 6. | 5 | — | " | —0,28 ⁰ | 3,4 | — |

Aus der Tabelle geht hervor, daß bei gleichen äußeren Bedingungen zwischen Binnendruck und Ei- oder Ephippienbildung ein enger Zusammenhang besteht. Wenn dieser Zusammenhang sich bisher auch bei Versuchen, die von einem andern Gesichtspunkt aus angesetzt worden waren, oft schon geltend gemacht hatte, so wird er hier bei diesen Tieren gleichen Alters und gleicher Lebensbedingungen doch besonders deutlich: Tiere ohne Eier, die noch nicht sehr viel Würfe abgesetzt zu haben scheinen oder sich eben erst anschicken, einen neuen Wurf zu bilden, zeigen einen hohen Druck, während solche Tiere, die durch mehrmalige Eiproduktion schon etwas geschwächt sind oder gerade einen großen Wurf ausbilden, einen

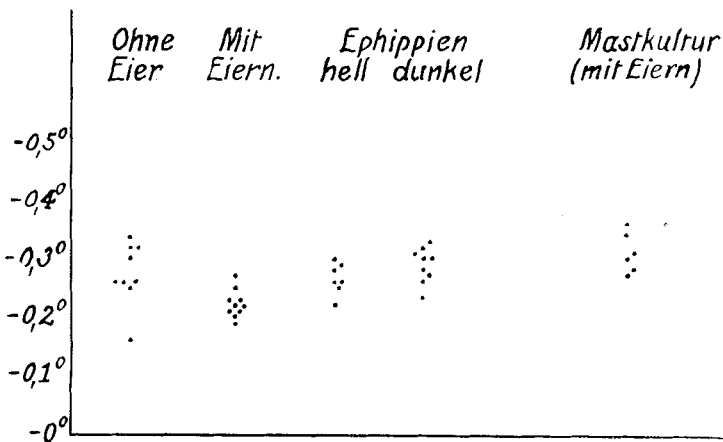


Fig. 16.

geringen Druck aufweisen, der aber seinerseits im Durchschnitt doch höher ist als der Druck derjenigen Individuen, die Eier im Brutraum tragen. Die Gefrierpunktniedrigung eiertragender Individuen ist im Durchschnitt die geringste unter denjenigen aller Individuen. Die überwiegende Mehrzahl der Weibchen mit Eiern weist einen Binnendruck auf, der sich weit unter dem Durchschnittsdruck der übrigen Tiere hält, sowohl derjenigen ohne Eier, als auch derjenigen mit auszubildenden oder fertigen Ephippien.

In bezug auf die Ephippialweibchen, die also einen im Durchschnitt höheren Druck aufweisen als die Tiere mit Eiern im Brutraum, scheint sich eine geringe Differenzierung manchmal in dem Sinne geltend zu machen, daß die Tiere mit fertigen schwarzen Ephippien

einen etwas höheren osmotischen Druck aufweisen als die Tiere, deren Ehippien noch in der Ausbildung begriffen sind. Im Durchschnitt aber ist der Binnendruck der Ehippialweibchen nicht unwesentlich größer als derjenige der Tiere, die Eier im Brutraum haben.

Besonders interessant ist aber der Nachweis, daß Tiere, die von einem unter den auseinandergesetzten Bedingungen gehaltenen Weibchen abstammen, aber unter sehr guten Ernährungsbedingungen aufgezogen worden sind, selbst dann, wenn sie Eier produzieren, einen im Durchschnitt wesentlich höheren Binnendruck aufweisen als das Mutterindividuum. Es gelang nicht, die Tiere so groß zu ziehen, als ich sie zur Untersuchung brauchte, ohne daß sie Eier gebildet hätten. Höchst wahrscheinlich ist der Druck der Tiere, die noch keine Eier gebildet hatten und wegen ihrer Kleinheit nicht zu untersuchen waren, noch ein gut Stück höher als derjenige der Tiere, die Eier im Brutraum aufweisen.

Es ist hieraus zu ersehen, wie ungeheuer wichtig es zur Erhaltung vergleichbarer und eindeutiger Resultate ist, nur Tiere zur Untersuchung heranzuziehen, die mit völlig gleichen vererbten Eigenschaften ausgestattet und unter gleichen äußeren Bedingungen aufgewachsen sind. Insbesondere aber ist es notwendig, daß die Ernährung aller Tiere eine gleichartige ist.

Versuch 4.

Entnimmt man im Gegensatz zu diesem Versuch die zu untersuchenden Tiere einer Kultur, in der sich Tiere verschiedener Würfe befinden, so wird die Übersichtlichkeit und Einheitlichkeit der Ergebnisse meistens nicht unwesentlich getrübt. In den beiden folgenden Kulturen stammen die untersuchten Daphniden aus Kulturgläsern, in denen vor Wochen ein parthenogenetisch sich fortpflanzendes Weibchen isoliert worden war. Da die abgesetzten Würfe nicht aus den Gläsern entfernt wurden, so befand sich bald eine große Zahl verschieden alter, aber häufig doch ziemlich gleich großer Tiere in den Kulturgläsern. Nach einiger Zeit ließen sich die verschiedenen Würfe überhaupt nicht mehr äußerlich unterscheiden, so daß ich mir auf gut Glück einige gleich aussehende Tiere herausfing. Es konnte also unter Umständen ein Weibchen, das zur Untersuchung herangezogen wurde, schon eine Reihe von Würfen hinter sich haben, ohne daß es äußerlich von einem Weibchen zu unterscheiden gewesen wäre, das sich gerade anschickte, den ersten

Wurf abzusetzen. Insbesondere ließ sich nicht unterscheiden, ob die Tiere erst einen oder schon mehrere Würfe abgesetzt hatten.

Das Wasser war in beiden Gläsern das gleiche ($\Delta = -0,02^{\circ} \text{C}$), die Temperatur war diejenige des geheizten Zimmers. In der Nahrung bestand bei diesen Kulturen insofern ein Unterschied, als die Kultur Nr. 1 (Tabelle 17) reichlicher und häufiger durch Algenzusatz ernährt worden war als die Kultur Nr. 2 (Tabelle 18). Es fanden diese reichlichen Nahrungsbedingungen in einem etwas rötlicherem Aussehen der Blutfarbe der Daphnien aus der Kultur Nr. 1 ihren Ausdruck. Auch zeigte sich hier bis auf ein Weibchen, das soeben eine Brut abgesetzt hatte, kein Tier, das nicht Eier im Brutraum trug. Dagegen belebten das andere Kulturglas eine Anzahl von Tieren, die weder Eier noch ein geschwollenes Ovar zeigten.

Die Resultate sind in Tabelle 17 und 18 vereinigt.

Tabelle 17.
Gut genährte Kultur:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|----------------------|-----------------|------|---------------------|
| 1. | 1 | hell, trüb | $-0,27^{\circ}$ | 3,3 | — |
| 2 | 2 | klar, hellgelblich | $-0,28^{\circ}$ | 3,4 | — |
| 3. | 8 | klar, gelblich | $-0,23^{\circ}$ | 2,8 | — |
| 4. | 2 | klar, hellrötlich | $-0,26^{\circ}$ | 3,1 | — |
| 5. | — | " " | $-0,27^{\circ}$ | 3,3 | Brutraum groß, leer |
| 6. | Eph. | " " | $-0,29^{\circ}$ | 3,5 | — |
| 7. | 2 | " " | $-0,27^{\circ}$ | 3,3 | — |
| 8. | 3 | " " | $-0,26^{\circ}$ | 3,1 | — |
| 9. | 3 | rötlich, leicht trüb | $-0,26^{\circ}$ | 3,1 | — |
| 10. | 1 | rötlich, klar | $-0,29^{\circ}$ | 3,5 | — |
| 11. | Eph. | hell, klar | $-0,29^{\circ}$ | 3,5 | Ephippium leer |
| 12 | 2 | rötlich, klar | $-0,30^{\circ}$ | 3,6 | — |

Tabelle 18.
Mangelhaft ernährte Kultur:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|----------------------|-----------------|------|-------------------|
| 1. | — | leicht rötlich, klar | $-0,27^{\circ}$ | 3,3 | — |
| 2. | — | " " " | $-0,29^{\circ}$ | 3,5 | — |
| 3. | 5 | " " " | $-0,24^{\circ}$ | 2,9 | — |
| 4. | 4 | rötlich-gelblich | $-0,22^{\circ}$ | 2,7 | — |
| 5. | Eph. | rötlich, klar | $-0,35^{\circ}$ | 4,2 | Ephippium schwarz |
| 6. | — | " " | $-0,20^{\circ}$ | 2,4 | Ovar dick |
| 7. | — | " " | $-0,21^{\circ}$ | 2,5 | — |
| 8 | 1 | rötlich, leicht trüb | $-0,27^{\circ}$ | 3,3 | — |
| 9. | 2 | klar, hell | $-0,28^{\circ}$ | 3,4 | — |

Wenngleich aus den soeben auseinandergesetzten Gründen auch das Resultat kein so übersichtliches sein kann, wie es eine Untersuchungsreihe einer Kultur ganz gleichaltriger Tiere ergibt, so zeigt sich doch trotz des verschiedenen Alters der untersuchten Tiere deutlich, daß Individuen mit Eiern einen im Durchschnitt geringeren Druck aufweisen als Tiere ohne Eier, während Ephippialweibchen durchschnittlich einen höheren Binnendruck den anderen gleich alten Weibchen gegenüber zeigen.

Daß Jungtiere, die noch nie zur Eiproduktion gelangt sind, stets unter normalen Umständen einen hohen Druck aufweisen, zum mindesten aber denjenigen älterer Tiere, die schon Eier produzierten oder bei der Ephippienbildung sind, an Höhe übertreffen, ist mir stets nachzuweisen möglich gewesen. Zumeist begegnet man solchen Tieren in einer Population mitten unter herangewachsenen und alternden Tieren, und man muß sich demnach hüten, sie bei Untersuchungen ohne weiteres mit heranzuziehen, wenn es sich um den Vergleich gleichaltriger Tiere handelt. Im Anfange der Untersuchungen war ich immer sehr erstaunt, derart auffallende Unterschiede der Gefrierpunktserniedrigungen bei Tieren ein und derselben Kultur zu finden, bis mir endlich bei genauer Beobachtung der Nachweis der großen individuellen Verschiedenheiten des Binnendruckes jüngerer und älterer Tiere gelang, und ich diese Erscheinung als in den Änderungen der Blutbeschaffenheit infolge der physiologischen Vorgänge, abhängig von Assimilation, Eiproduktion und Alter, begründet zu erkennen glaubte.

Versuch 5.

Einer sich selbst überlassenen, einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen entstammenden Kultur in einem Heizaquarium (Temperatur $+18^{\circ}$ C) wurden nach etwa dreiwöchigem Verweilen

Tabelle 19. (Hierzu die schwarzen Punkte der Fig. 17.)

Wasser: $\Delta = -0,21^{\circ}$ C:

| Nr. | Eier | Ephipp. | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Absol. Δ | Bemerkungen |
|-----|------|---------|-----------------------|-----------------|------|-----------------|--|
| 1. | — | braun | gelblich, klar | $-0,35^{\circ}$ | 4,2 | $-0,14^{\circ}$ | — |
| 2. | — | schwarz | gelblich, leicht trüb | $-0,36^{\circ}$ | 4,4 | $-0,15^{\circ}$ | — |
| 3. | — | — | rötlich | $-0,39^{\circ}$ | 4,7 | $-0,18^{\circ}$ | Keine Eier produziert. Ovar leicht geschwollen |
| 4. | — | — | " | $-0,39^{\circ}$ | 4,7 | $-0,18^{\circ}$ | |
| 5. | — | — | " | $-0,41^{\circ}$ | 5,0 | $-0,20^{\circ}$ | |

in dieser Kultur, deren ältere Tiere infolge unzureichender Nahrung Ehippien bildeten, einige Ehippialweibchen und einige Jungtiere, die kleiner als die älteren Weibchen waren, zur Untersuchung entnommen.

Das Wasser besaß eine Gefrierpunktserniedrigung von $-0,21^{\circ}\text{C}$. Aus vorstehender Tabelle sind die Unterschiede deutlich abzulesen.

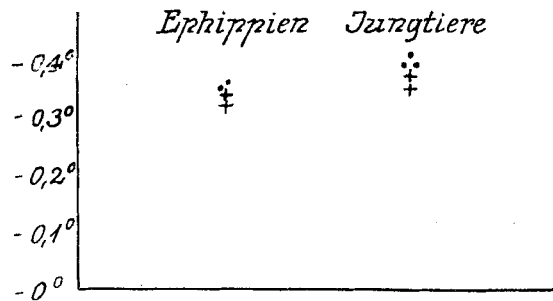


Fig. 17.

Versuch 6.

Unter ähnlichen Bedingungen kam das Resultat der nächsten Tabelle zustande; es standen hier leider nur sehr wenig Tiere zur Verfügung. Die untersuchten Tiere entstammten einer älteren, wenig gefütterten Kultur des Heizaquariums. Die Gefrierpunktserniedrigung des Wassers belief sich auf $-0,12^{\circ}\text{C}$. Dementsprechend sind natürlich auch die Depressionen der Daphniden an sich niedriger als in der vorhergehenden Kultur.

Tabelle 20. (Hierzu die Kreuze der Fig. 17.)

Wasser: $\Delta = -0,12^{\circ}\text{C}$:

| Nr. | Eier | Ehipp. | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Absol. Δ | Bemerkungen |
|-----|------|---------|--------------------|-----------------|------|-----------------|-----------------------|
| 1. | — | schwarz | gelblich, klar | $-0,32^{\circ}$ | 3,9 | $-0,20^{\circ}$ | — |
| 2. | — | " | rötlich | $-0,34^{\circ}$ | 4,1 | $-0,22^{\circ}$ | — |
| 3. | — | — | hellgelb, klar | $-0,37^{\circ}$ | 4,5 | $-0,25^{\circ}$ | keine Eier produziert |
| 4. | — | — | leicht rötlich | $-0,35^{\circ}$ | 4,2 | $-0,23^{\circ}$ | |

Versuch 7.

Den Unterschied der Depressionen eines alten und vieler junger Tiere bringt folgender Versuch zum Ausdruck.

Ein parthenogenetisch sich fortpflanzendes Weibchen, das bei reicher Algennahrung und günstiger Temperatur (+19°C) in einem großen Kulturglas, dessen Wasser eine Gefrierpunktserniedrigung von $-0,02^{\circ}\text{C}$ besaß, gehalten wurde, setzt auf einen Wurf etwa 20 Jungtiere ab. Diese Brut ließ ich unter diesen günstigen Umständen mit dem Muttertier zusammen bei bester Ernährung aufwachsen. Ein zweiter Wurf, den das alte Weibchen absetzte, isoliert in einem besonderen Kulturglas, wurde nicht mit untersucht. Als die Jungtiere das Stadium der fünften Häutung erreichten, wurden sechs von ihnen gleichzeitig mit dem Muttertier untersucht. Einige Tage später bestimmte ich die Gefrierpunktserniedrigungen der übrigen Tiere, die teils schon Würfe abgesetzt hatten. Zwei Tiere hatten ein Ehippium gebildet, da ich drei Tage zuvor mit dem Algenzusatz ausgesetzt hatte. Ein erneuter Zusatz von Algen hinderte eine weitere Ausbildung der Ehippien.

Das Resultat birgt folgende Tabelle:

Tabelle 21.
4. VI. Muttertier:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | \mathcal{A} | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|----------------------|-----------------|------|---|
| 1. | — | leicht rötlich, klar | $-0,27^{\circ}$ | 3,3 | { Etwa $1\frac{1}{2}$ mal so groß als die Jungtiere |

4. VI. Jungtiere:

| Nr. | Eier | Blutbeschaffenheit | \mathcal{A} | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|--------------------|-----------------|------|-------------------------|
| 1. | — | klar, hellrot | $-0,34^{\circ}$ | 4,1 | Ovar leicht geschwollen |
| 2. | 4 | " " | $-0,30^{\circ}$ | 3,6 | — |
| 3. | 3 | " " | $-0,33^{\circ}$ | 4,0 | — |
| 4. | 6 | " " | $-0,32^{\circ}$ | 3,9 | — |
| 5. | — | leicht trüb | $-0,35^{\circ}$ | 4,2 | Ovar dick |
| 6. | — | klar, hellrot | $-0,37^{\circ}$ | 4,5 | " " |
| 7. | Eph. | rötlich, klar | $-0,47^{\circ}$ | 5,7 | — |
| 8. | Eph. | " trüb | $-0,38^{\circ}$ | 4,6 | — |
| 9. | 6 | klar, hellrot | $-0,36^{\circ}$ | 4,4 | — |
| 10. | 7 | " " | $-0,35^{\circ}$ | 4,2 | — |
| 11. | 4 | hellgelblich | $-0,35^{\circ}$ | 4,2 | — |
| 12. | — | " | $-0,33^{\circ}$ | 4,0 | } Wurf abgesetzt |
| 13. | — | " | $-0,31^{\circ}$ | 3,8 | |

Es ist deutlich zu erkennen, um wieviel tiefer die Depression des Muttertieres, das ja wesentlich älter ist, den Depressionen der Jung-

tiere gegenüber ist, bei denen auch — wie bei den bisherigen Kulturen — ein geringer Unterschied zwischen solchen Tieren mit und ohne Eier und mit Ehippien zu konstatieren ist.

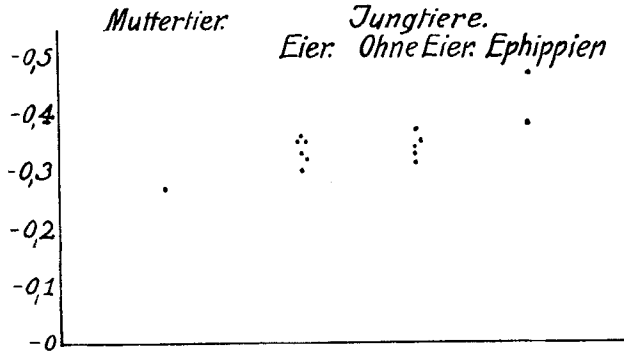


Fig. 18.

Es sei hier ausdrücklich darauf hingewiesen, daß ich diese Tatsache immer und immer wieder in allen Kulturen und unter den mannigfachsten Umständen bestätigen konnte. Die drei soeben hier angeführten Versuche sind nur Beispiele, die das verschiedene Verhalten des Binnendrucks besonders deutlich vor Augen führen. Im übrigen verweise ich auf die vielen Beispiele in anderen Kulturen.

Längenmessungen.

Versuch 8.

Messungen der Längenzunahme beim Wachstum führte ich an den verschiedensten Kulturen aus. Sie zeigten in ihrer Durchführung allerdings manchmal kleine Schwierigkeiten, da den Tieren das häufige Pipettieren und Liegen auf dem Objektträger zu schaden schien. Am besten und im Durchschnitt am gleichförmigsten konnte ich das Wachstum an einer bei Zimmertemperatur und recht mäßiger Algenfütterung in einem Kulturglas gehaltenen, von einem parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen erhaltenen Brut kontrollieren.

Ich halte diese Messungen für ein gutes Beispiel dafür, in welcher gleichmäßiger, aber doch relativ langsamer Art und Weise sich unter ziemlich ungünstigen Bedingungen das Wachstum vollzieht, so daß ich die Zahlen in extenso von der ersten bis zur siebenten

Häutung, bei der sich erst Ovarien anlegten oder Eier oder Ehipprien gebildet wurden, hier folgen lasse.

Die Tiere waren am 5. Februar geboren und ergaben bei ihrer Messung vom 6. Februar an folgende Werte¹⁾:

| | | | | | | | | |
|---------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
| 6. II. | $\frac{22}{66}$, | $\frac{21}{68}$, | $\frac{25}{68}$, | $\frac{24}{69}$, | $\frac{24}{66}$. | | | |
| 7. II. | $\frac{24}{68}$, | $\frac{25}{66}$, | $\frac{24}{69}$, | $\frac{24}{68}$. | | | | |
| 9. II. | $\frac{26}{86}$, | $\frac{25}{84}$, | $\frac{27}{84}$, | $\frac{26}{84}$, | $\frac{25}{85}$, | $\frac{26}{86}$, | $\frac{26}{88}$. | |
| 10. II. | $\frac{31}{94}$, | $\frac{29}{102}$, | $\frac{32}{93}$, | $\frac{27}{97}$, | $\frac{32}{98}$. | | | |
| 11. II. | $\frac{29}{96}$, | $\frac{33}{98}$, | $\frac{30}{99}$, | $\frac{31}{98}$, | $\frac{29}{97}$, | $\frac{33}{97}$, | $\frac{30}{94}$, | $\frac{20}{93}$. |
| 13. II. | $\frac{35}{116}$, | $\frac{35}{104}$, | $\frac{38}{112}$, | $\frac{34}{108}$, | $\frac{29}{113}$, | $\frac{33}{108}$. | | |
| 16. II. | $\frac{38}{124}$, | $\frac{35}{123}$, | $\frac{34}{118}$, | $\frac{35}{120}$, | $\frac{35}{119}$. | | | |
| 17. II. | $\frac{38}{124}$, | $\frac{36}{126}$, | $\frac{40}{132}$, | $\frac{36}{130}$, | $\frac{37}{120}$, | $\frac{37}{128}$. | | |
| 19. II. | $\frac{38}{131}$, | $\frac{39}{132}$, | $\frac{33}{119}$, | $\frac{37}{124}$, | $\frac{33}{121}$, | $\frac{36}{134}$, | $\frac{40}{132}$. | |
| 21. II. | $\frac{37}{134}$, | $\frac{35}{122}$, | $\frac{39}{130}$, | $\frac{33}{120}$, | $\frac{36}{131}$. | | | |
| 23. II. | $\frac{35}{136}$, | $\frac{40}{130}$, | $\frac{36}{142}$, | $\frac{38}{136}$, | $\frac{35}{130}$, | $\frac{38}{126}$, | $\frac{35}{138}$. | |

Tabelle 22.

Überträgt man diese Werte in ein Koordinatensystem, so ergibt sich das folgende Bild:

Es zeigt sich also bei solch ungünstigen Nahrungsverhältnissen ein relativ langsames Wachstum. Leider war es mir nicht mehr möglich, die Tiere noch weiter zu messen. Es gelang mir aber nach einer Woche, noch einige Tiere auf ihren Blutdruck hin zu untersuchen. Bezeichnenderweise trugen viele der Individuen Ehipprien, nur sehr wenig Tiere besaßen ein dickes, grünes Ovar. Außer einigen Würfen, die in der Kultur herumschwammen, erblickte ich weder Eier noch Embryonen bei irgendeinem Tier, ein Zeichen, daß es den Tieren nicht sonderlich gut ging.

Das Wasser zeigte eine Depression von $\Delta = -0,04^{\circ} \text{C}$. Die Werte der Depressionen der Daphnien ergeben sich aus der Tabelle 23.

¹⁾ Längeneinheit 10 μ .

An Hungerkulturen, d. h. Kulturen, denen nur ganz geringe Nahrungsmengen von Zeit zu Zeit zugesetzt wurden, gelang mir mehr-

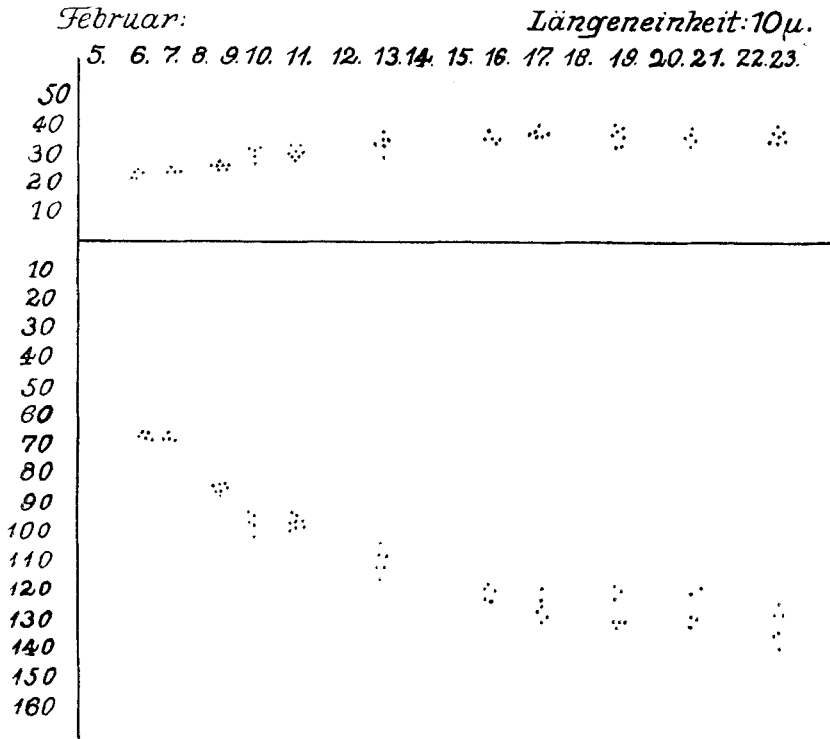


Fig. 19.

Tabelle 23.

Wasser: $\Delta = 0,04^{\circ} \text{C}$:

| Nr. | Eier | Ephippium | Blutbeschaffenheit | Δ | Atm. | Bemerkungen |
|-----|------|-----------|------------------------|--------------------|------|-------------|
| 1. | — | schwarz | rötlich-gelblich, klar | —0,30 ^o | 3,6 | — |
| 2. | — | braun | „ „ trüb | —0,29 ^o | 3,5 | — |
| 3. | — | braun | gelblich, klar | —0,30 ^o | 3,6 | — |
| 4. | — | — | rötlich | —0,35 ^o | 4,2 | Ovar dick |

mals die interessante Tatsache, zahlenmäßig abzulesen, daß mit Wachstum verbundene Häutungen auf längere Zeit unterbleiben können oder nur ganz selten vor sich gehen, wenn die Tiere infolge Nahrungsmangels nur gerade noch die zum Leben notwendigen Nah-

rungsmittel aus dem Wasser aufzunehmen imstande sind. Sie gewinnen dann bald ein blasses Aussehen und gehen, wenn ihnen nicht rechtzeitig Nahrung geboten wird, zugrunde.

Verteilt man einen Wurf unter gleichen Bedingungen auf zwei Kulturgläser und läßt die Tiere des einen Glases hungern, während man dem anderen reichlich Nahrung zusetzt, so läßt sich schon nach kurzer Zeit mit bloßem Auge deutlich erkennen, daß die gefütterten Tiere gleichmäßig und schnell heranwachsen, eine gesunde Farbe behalten und schließlich zur Eibildung schreiten, wohingegen die ungenährten Individuen viel kleiner bleiben, blässer und blässer werden und schließlich, wenn sie gar keine Nahrung mehr erhalten, tot zu Boden sinken. Reicht in der Kultur die Nahrung gerade hin, um die zur Fortpflanzung nötige Größe zu erreichen, so werden ein oder zwei Subitaneier gebildet, oder es entsteht ein Ephippium.

Auffällig ist aber in allen Fällen die bleiche Körperfarbe, die zarte Schale und der ganz geringe Binnendruck, der bei solchen Hungertieren im Durchschnitt nur etwa zwei Drittel des Binnendrucks der vom gleichen Weibchen abstammenden, aber unter günstigen Nahrungsbedingungen gehaltenen Individuen beträgt, sofern er nicht noch tiefer sinkt. Dieses gewaltige Absinken des Druckes und die Sistierung des Wachstums bei Hungerindividuen konnte ich häufig unter den mannigfachsten Bedingungen, wie z. B. in stark- und schwachsalzhaltigen Gewässern, bei hohen und niederen Temperaturen zahlenmäßig belegen. Sehr bemerkenswert ist das häufige Auftreten von Männchen in den Hungerkulturen.

Es ist mein Ziel, an einer großen und umfassenden Serie von Messungen den Lauf der Binnendruckschwankungen bei unveränderten äußeren Bedingungen im Zusammenhang mit Längenmessungen festzustellen, und zwar 1. bei jungen, noch keine Eier produzierenden Tieren, 2. bei Tieren zur Zeit der ersten Eiproduktion, 3. bei älteren, eitragenden Tieren, 4. bei ganz alten eilosen Individuen, 5. bei ephippientragenden Tieren (jüngere und ältere).

Im Zusammenhang wäre auf Grund dieser Befunde auch einer Erscheinung eine Deutung beizulegen, die bisher mangelte.

Die Untersuchungen fast aller Autoren bestätigen, daß ein älteres Individuum nur in geringem Maße in den Stand gesetzt ist, auf äußere Einflüsse durch umfangreiche Ummodelungen und Gestaltsveränderungen zu reagieren. Man begegnet fast allgemein der Erscheinung, daß plumpe Winterformen beim Herannahen der wärmeren

Jahreszeit (mit ihrer größeren Nahrungsmenge) zugrunde gehen. Es scheint das seinen Grund erstens wohl darin zu finden, daß der Panzer älterer Tiere fester gefügt und darum wenig gestaltungsfähig ist, und zweitens in der nunmehr feststehenden Tatsache, daß äußere Einflüsse auch auf die Blutbeschaffenheit und damit den osmotischen Binnendruck wirken.

Wir wissen nun, daß die Temporalvariation sich nicht langsam, sondern außerordentlich rasch in kurzer Zeit vollzieht: Wesenberg-Lund setzt ca. drei Wochen für den Wechsel der Temporalvariation an, und zwar zu einer Zeit, wo die Wassertemperatur etwa $+12^{\circ}\text{C}$ bis $+16^{\circ}\text{C}$, wahrscheinlich $+14^{\circ}\text{C}$ bis $+16^{\circ}\text{C}$ beträgt. Nun finden sich in der Zeit des Übergangs von der kälteren zur wärmeren Jahreszeit, und umgekehrt von der wärmeren zur kälteren, oft sonderbare Erscheinungen. Es treten nämlich in den Bruträumen rundköpfiger Frühjahrsformen Jungtiere mit wohlausgebildeten spitzen Helmen auf, während spitzköpfige Spätjahrsformen, die also selbst bei höheren Temperaturen zur Welt gekommen waren, rundköpfige Embryonen ausschlüpfen lassen. Auch beim Heranwachsen der Jungtiere bleibt deren Kopfform im wesentlichen die gleiche. Es findet sich also kein sanfter Übergang von einer Form zu der anderen, sondern ein Sprung zwischen „Frühjahrs- und Sommerform“. Zwei Generationen sowohl als zarte Jungtiere als auch als ausgewachsene Individuen von ganz veränderter Gestalt, die eine aus der anderen hervorgegangen und doch so verschieden, daß man auf ihr abweichendes Aussehen früher verschiedene Arten zu gründen suchte! (Nach Wesenberg-Lund.)

Man hat sich nun bemüht, diese Erscheinung mit der Viscosität des Wassers in Beziehung zu bringen, indem man direkt die sinkende und wachsende „Zähigkeit“ des Wassers für die Ausbildung der spitz- und rundköpfigen Formen verantwortlich machen wollte. „Variationen der Viscosität wie des spezifischen Gewichts einerseits und Temporalvariation andererseits verhalten sich zueinander wie Ursache und Wirkung“ (Wesenberg-Lund 1900). Wenngleich diese theoretisch-physikalische Erwägung uns das Verständnis für die Ummodelungen im Bau mancher Planktonten erleichtert, und vielerlei Variationen in bestem Einklang mit den periodischen Änderungen des physikalischen Zustandes des Wassers stehen, so scheint sie mir doch gerade bei Deutung der eben erwähnten Erscheinung zu versagen.

Ganz abgesehen davon, daß es wunderbar wäre, das so geringe Änderungen der Viscosität bei Schwankungen um wenige Grade so mächtige Variationen der Gestalt hervorrufen könnten, so ist der Hauptgrund, der sich gegen diese Deutung einwenden läßt, doch der, daß die Variationen ja gar nicht in dem neuen Milieu (Wasser) entstehen, sondern im Brutraum. Die Tiere erhalten ihre körperliche Ausbildung in einer Flüssigkeit, die sicherlich einen anderen (wahrscheinlich höheren) osmotischen Druck aufweist als das Wasser, das sie später beleben. Es kann also von einer Wirkung der verminderten oder erhöhten Viscosität des Wassers auf die Ausbildung des Helmes nicht wohl gesprochen werden. Eine solche kann man höchstens erst in Betracht ziehen, wenn die Variation nach einer Häutung im Wasser auftritt.

Die Erklärung der ganzen Erscheinung ist vielmehr auf Grund der vorliegenden Ergebnisse darin zu suchen, daß mit Steigerung oder Schwächung der Assimilationsintensität, die ja mit einem Steigen oder Sinken der Temperatur und der wahrscheinlich damit verbundenen Nahrungsstoffspeicherung (Nahrungsaufnahme) verbunden ist, ein Steigen und Sinken des Binnendruckes der Embryonen infolge besserer Assimilationsbedingungen Hand in Hand geht. Die spitzköpfigen Tiere stellen sich ein, wenn sich die Temperatur erhöht, der Stoffwechsel also ein intensiverer wird (was seinen Ausdruck in höherer Depression findet), während die rundköpfigen Daphnien dann angetroffen werden, wenn die Assimilationsintensität abnimmt, also z. B. bei einem Übergang in schlechtere Temperaturverhältnisse.

Die Ausbildung des Helmes ist also auch hier durch die Größe des Blutdrucks bedingt (20).

Aber auch bei ausgewachsenen Individuen gibt es noch einen deutlichen, äußeren Indikator für den Binnendruck. Eine sich durch eine tief eingebuchtete Stirn auszeichnende Daphnie der Longispinagruppe ist die von Sars *Daphnia cavifrons* benannte Form. Im Gegensatz dazu ist bei *Daphnia pellucida* P. E. Müller der untere Kopfrand konvex ausgebildet. Zwischen diesen beiden Extremen schwankt nun bei allen anderen Formen, wie Wagler ausführt, die Gestalt der Stirnlinie. So zeigt z. B. *Daphnia cucullata* ein gerades Profil, doch sind geringe Einbuchtungen auch hier manchmal nachzuweisen. Wagler fand, daß die ersten Generationen im Jahre und die letzten zumeist größere Einbuchten aufweisen, als die Sommertiere. Aber auch die Altersvariation zeigt eine Tendenz zur Vertiefung der Stirn-

linie. Wagler konnte aber interessanterweise auch künstlich in seinen Kulturen die Varietät *cavifrons* züchten, und zwar reagierten die lange Zeit von ihm gehaltenen Daphniden „ungemein schnell auf schlechte Fütterung mit einer Einbuchtung der Stirn, einem ‚Hungerknick‘, selbst *cucullata* zeigte die gleiche Reaktion, die so charakteristisch ist, daß man nach ihr den Ernährungszustand der Kultur beurteilen kann“. Nun sind aber die Variationen des Herbstes auch durch einen solchen Knick gekennzeichnet, und darum schreibt Wagler wohl vollkommen mit Recht: „Ihr Aussehen mag ungenügende Nahrungsaufnahme zum Anlaß haben. Ob nun dieses wieder auf wirklichem Nahrungsmangel beruht oder auf inneren physiologischen Gründen, einer gewissen Depression, mag dahingestellt bleiben.“ Und weiter fügt Wagler noch als Parallele die Altersvariation an, indem er ausführt: „Die Tiere, die sich im Optimum der parthenogenetischen Fortpflanzung befinden, haben immer ein mehr gerades Profil als die alten Weibchen, die kaum noch Eier zu produzieren imstande sind. Die als *variatio cavifrons* beschriebenen Daphniden sind meiner Ansicht nach in der Mehrzahl der Fälle solche alte Weibchen aus dem Spätherbst.“

Auch die Spina scheint nach Größe und Richtung ein Indikator des Binnendrucks zu sein. Wagler macht darauf aufmerksam, daß Sommertiere einen längeren Schalenstachel besitzen als die Weibchen, die im Herbst vor der Bildung der Ehippien stehen. Auch ich konnte in meinen Kulturen wahrnehmen, daß alte Tiere mit kürzeren Spinen ausgestattet sind als jüngere Tiere. Ebenso zeigte sich, daß gut ernährte, vor allem aber gemästete Tiere eine größere Spina aufweisen als hungernde Individuen, deren Spina sich bei der Häutung verkürzen kann.

Inbesondere aber zeigen ganz junge, noch nicht zur Eibildung gelangte Tiere einen relativ langen Schalenstachel, der manchmal an Länge das Abdomen erreichen kann. Mit Ostwalds theoretischer Erklärung der Wirkungsweise der Spinen steht dieses Auftreten langer Spinen bei kleinen, jungen Tieren in bemerkenswertem Widerspruch.

Alle diese Veränderungen scheinen aber — wie aus den Versuchen hervorgeht — ihren Grund in den veränderten Binnendruckverhältnissen zu haben.

3. Wahrscheinlicher Verlauf der Binnendruckschwankungen einer *Daphnide*.

Überblickt man die im Laufe der verschiedenen Versuchsreihen an Einzelheiten gewonnenen Resultate und prüft sie in bezug auf die ihnen allen gemeinsamen Erscheinungen, so drängt sich die Frage auf, in welcher Weise sich wohl die Binnendruckschwankungen im Laufe des Lebens eines Individuums unter dem Einfluß der verschiedenen physiologischen Betätigungen bei normalen Verhältnissen vollziehen mögen.

Es geht natürlich aus technischen Gründen nicht an, an einem Einzelindividuum die Schwankungen des Binnendruckes zu verfolgen. Man muß darum zum Vergleich eine Anzahl von Tieren, die unter denselben Bedingungen gehalten wurden, mit erblich gleichen Anlagen ausgestattet sind, aber in verschiedenen Stadien der Entwicklung stehen, heranziehen.

Unter der Voraussetzung günstiger Versuchsbedingungen, d. h. bei reicher Ernährung und optimaler Temperatur, scheint sich die durchschnittliche Kurve der Binnendruckschwankungen etwa folgendermaßen zu gestalten.

Leider ist eine direkte Untersuchung der Jugendstadien ja einstweilen noch nicht möglich (21). Es läßt sich zunächst nur konstatieren, daß bei Erreichung der Fähigkeit, Eier zu produzieren, der Druck auf einer relativ hohen (im Leben des Individuums wahrscheinlich höchsten) Stufe steht.

Nach Erreichung dieses Stadiums nimmt der „absteigende Ast“ der Kurve seinen Anfang. Denn mit dem Einsetzen der Eibildung stellt sich ein Sinken des Druckes ein, das seinen Grund wahrscheinlich in der Entziehung von osmotisch wirksamen Stoffen aus dem Blut für die Ausbildung der Eier hat. Dieses Sinken des Druckes ist im großen und ganzen proportional der Zahl der produzierten Eier, d. h. es würde also ein Tier, das eine große Zahl Eier zur Ausbildung zu bringen hat, einen niedrigeren Druck aufweisen als ein Schwestertier, das nur wenig Embryonen absetzen wird.

Es steht nun zu vermuten, daß nach dem Absetzen eines Wurfes für eine kurze Zeit ein geringes Ansteigen des Druckes sich geltend macht, da wahrscheinlich bestimmte Stoffe (Nahrungsstoffe?) sich eine Zeitlang in der Körperflüssigkeit finden. Die Bildung des nächsten Wurfes bringt dann wiederum ein Sinken des Druckes mit

sich. Da nun aber der „aufsteigende Ast“ der kleinen, sekundären Krümmung in der Gesamtkurve, welcher der Pause zwischen je zwei Würfen entspricht, wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr ganz die Höhe des Ausgangspunktes des sekundären absteigenden Astes, der dem Absinken des Druckes infolge der Produktion von Eiern entspricht, erreicht, und da die folgende Eiproduktion ihrerseits wiederum ein stärkeres Fallen des Druckes im Gefolge zu haben scheint, ohne beim Ansteigen sich wieder zur alten Höhe zu erheben, so sinkt der Druck im ganzen von Wurf zu Wurf mehr und mehr, so daß schließlich alte, große Tiere einen wesentlich geringeren osmotischen Druck als jüngere Individuen aufzuweisen haben.

Nun geht das Absinken des Druckes der Zahl der abgesetzten Eier bis zu einem gewissen Grade parallel. Allerdings ist hierbei nicht außer acht zu lassen, daß viel Eier ja nur dann gebildet werden, wenn viel Nahrungsstoffe zu Gebote stehen; unter letzteren Umständen kann sich ein Tier, wenn es in der Lage ist, seinem Körper infolge einer guten Assimilation immer wieder viel Nährstoffe zu bieten, auf einem relativ hohen Druck für lange Zeit halten. In solchen Fällen wird zwischen den einzelnen Würfen ein größerer Unterschied des Druckes nicht bestehen, gibt es doch Tiere, die für lange Zeit einen Wurf nach dem andern absetzen können, ohne eine sichtliche Schwächung zu zeigen.

Sind die Lebensbedingungen aber nicht sehr gut, so können schon nach einer ganz geringen Zahl von Würfen, ja nach ganz wenig abgesetzten Eiern, sich bedeutende Schwächungen geltend machen. Unter ungünstigen Umständen scheint bisweilen schon nach ein oder zwei Würfen ein sehr bedeutendes Sinken eingetreten zu sein, das man bei gut ernährten Tieren erst nach vielen Würfen nachweisen kann. Es müssen also durchaus nicht etwa Tiere, welche die gleiche Zahl von Eiern produzieren, auch den gleichen osmotischen Binnendruck haben. Dieser ist vielmehr, wie wir gesehen haben, von der Assimilationsfähigkeit des Tieres, der gebotenen Nahrung, der Zahl der abgesetzten Würfe und von inneren Einflüssen gemeinsam abhängig.

Stets läßt sich aber bei einem Tier im Laufe der Zeit nach vielen Würfen eine Art „Altersschwächung“, die sich in niedrigem Druck und heller Farbe der Körperflüssigkeit geltend macht, konstatieren, und die natürlich bei verschiedenen Tieren je nach der Assimilationsfähigkeit und sonstigen Faktoren zu ganz verschiedener Zeit ein-

zusetzen pfl egt. Je besser die Nahrungsbedingungen sind, desto später setzt im allgemeinen die Altersschwächung ein. Es gibt natürlich auch in gut gefütterten Kulturen Tiere, deren Assimilation eine schlechte ist, oder die infolge irgendwelcher Mängel nicht in den Stand gesetzt sind, sich normal zu ernähren, und bei denen sich darum eine Art „Altersschwächung“ schon frühzeitig geltend macht.

Nicht ganz außer acht zu lassen ist auch der Einfluß der Anzahl der Generationen auf den osmotischen Druck. Wenngleich dieser Einfluß auch vielleicht ein sehr geringer ist, und mir sein Nachweis bislang noch nicht glückte, so glaube ich doch nicht fehl zu gehen in der Annahme, daß Tiere, die einer späten parthenogenetischen Generation entstammen, von Anfang an nicht mehr einen so hohen Binnendruck aufweisen wie Tiere, die einer der ersten Generationen angehören.

Auffällig ist die Erscheinung des Ansteigens des osmotischen Druckes bei der Ehippienbildung. Der Binnendruck steigt höchstwahrscheinlich mit fortschreitender Ausbildung der Ehippien mehr und mehr an, um schließlich nach fertiger Ausbildung des Ehippiums in manchen Fällen beinahe den Druck eines Jungtieres zu erreichen. Findet man doch häufig, daß der Druck dann am höchsten ist, wenn das Ehippium vollkommen ausgebildet ist. Die Erklärung dieses Ansteigens scheint in der Annahme zu liegen, daß die Binnenflüssigkeit des Körpers nichts oder nur sehr wenig zur Eiausbildung beizutragen hat, mithin viele osmotisch wirksame Stoffe dem Blut verbleiben oder aber modifiziert abgesetzt werden (22). Woltereck weist darauf hin, daß bei der Ehippienbildung auch eine Verkürzung der Schalen und eine Einengung des Schalenbrutraumes eintritt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß mit diesem Vorgang eine Wasserabgabe des Blutes verbunden ist, die eine erhöhte Konzentration der Körperflüssigkeit zur Folge haben würde.

Unwillkürlich verknüpft sich aber mit dem Begriff der Ehippienbildung die Vorstellung einer Art Regulation. Denn in der Regel werden Ehippien dann ausgebildet, wenn der Binnendruck des Tieres ein sehr niedriger ist, so bei schlechter Ernährung, hoher Generations- und Wurfzahl, veränderter Assimilation infolge schädlicher Temperatureinflüsse. Der Körper greift also zu einer Art Eigenhilfe, wenn die von dem Blut gebotenen Substanzen zur Eiausbildung nicht ausreichend sind. Daher ist es dann begreiflich, daß z. B. im Freien, solange genug Nahrung geboten wird, mit der

Austrocknung eines Tümpels durchaus nicht immer die Bildung von Ephippien Hand in Hand gehen muß. Erst wenn die Nahrungsverhältnisse ungünstig werden, mithin der Binnendruck sinkt, setzt die Ephippienbildung ein. Insbesondere zeigt sich das bei *Daphnia pulex*, desgleichen läßt sich experimentell in Kulturen die Bildung von Ephippien erreichen, wenn man die Tiere ungünstigen Bedingungen aussetzt oder -- anders gesprochen -- den Binnendruck zum Sinken bringt.

Somit wäre die Ausbildung der Ephippien als eine Folge des gesunkenen Binnendruckes, der seinerseits in der Hauptsache von der Assimilationsintensität abhängig ist, anzusehen.

Aus dem Angeführten erhellt, daß die ontogenetische Kurve des osmotischen Binnendruckes also je nach den Umständen eine sehr verschiedene sein wird. Geht man von einer Normalkurve aus, d. h. von einer Kurve, die an Tieren bei guter Ernährung und optimaler Temperatur gewonnen wurde, so zeigt diese mit der zunehmenden Zahl der Würfe ein allmähliches Abnehmen des Binnendruckes, dem häufig nach einer Reihe von Würfen wieder ein mit der Ausbildung eines Ephippiums einsetzendes Ansteigen des Druckes folgt. Unter ungünstigen Bedingungen aber, wenn die Assimilationsfähigkeit sehr geschwächt ist, findet dieses Sinken des Druckes viel rascher statt; bei schlechten Verhältnissen wird die normale Höhe zumeist auch in den ersten Stadien der Ausbildung gar nicht erreicht, der Binnendruck ist dann von vornherein ein viel niedrigerer als derjenige der besser ernährten Schwesterindividuen.

Alle diese Betrachtungen gelten natürlich nur unter der Voraussetzung sich vollkommen gleichbleibender äußerer Lebensbedingungen. Ändert sich im Laufe der Entwicklung eines Einzeltieres die Nahrungsmenge in dem Sinne, daß die Verhältnisse für das Tier ungünstigere werden, so erfolgt je nach dem Grade der Verschlechterung ein mehr oder minder rasches Sinken des Binnendruckes, während eine Veränderung der Lebensbedingungen, die für das Tier im Vergleich zu den bisher obwaltenden Verhältnissen eine Verbesserung bedeuten würde, natürlich ein Ansteigen des Binnendruckes im Gefolge hat. Es kann also im Laufe der Entwicklung eines Einzeltieres eine Änderung der normalen Durchschnittskurve in dem Sinne eines sekundären Ansteigens beim Einsetzen besserer Lebensbedingungen trotz der Produktion von Eiern eintreten, oder

es kann bei mehr oder minder rascher Verschlechterung der Lebensbedingungen ein steilerer Abfall der Kurve einsetzen.

Mehrmalige Änderung der äußeren Lebensbedingungen hat dementsprechend auch ein wiederholtes Schwanken des Binnendruckes im Gefolge, so daß das Bild der diesen Schwankungen entsprechenden Kurve dem normalen Kurvenbild nicht mehr entspricht.

Da der osmotische Binnendruck in erster Linie eine Funktion der Ernährung ist, so erhellt daraus, daß die Kurve sich auch den Schwankungen der Ernährung im großen und ganzen anpaßt. Natürlich haben dann starke Ernährungsänderungen einen gewissen Einfluß auf die Nachkommenschaft, da es einleuchtend ist, daß unter sehr guten Ernährungsbedingungen geborene Tiere wahrscheinlich besser ausgestattet sein werden als schlecht ernährte Individuen.

Natürlich wird der Verlauf der Kurve auch abgeändert, wenn unter dem Einflusse veränderter Außenbedingungen durch Konzentrationsänderung sich die Tiere mit ihrem Binnendruck anpassen müssen. Was die Schwankungen des Binnendruckes bei stärkerer Konzentration des Außenmediums betrifft, so sind hier der Lebensfähigkeit einer Daphnie scheinbar insofern engere Grenzen gezogen, als die Variationsbreite der Schwankungen des Binnendruckes bei einem und demselben Individuum nicht allzu groß sein dürfte. Der Organismus läuft also eventuell Gefahr, einen für sein Fortbestehen verderblichen Unterdruck zu erhalten.

Zusammenfassung.

Nachdem nunmehr eine Reihe von Betrachtungen und Ergebnissen in ihrer großen Mannigfaltigkeit dargestellt worden ist, scheint es angebracht, eine ganz kurze Zusammenstellung der Resultate zu geben:

Es wurde festgestellt, daß alle Daphniden gegenüber dem osmotischen Druck des sie umgebenden Wassers einen mehr oder minder großen Überdruck besitzen. Die Werte der Gefrierpunktserniedrigungen schwanken in weiten Grenzen. Der geringste betrug $A = -0,20^{\circ} \text{C}$, der höchste $A = -0,67^{\circ} \text{C}$.

Es zeigt sich allgemein, daß gut ernährte Tiere einen höheren osmotischen Binnendruck aufweisen als schlecht genährte. Es läßt sich aber durch gute Ernährung bei hungernden Tieren binnen

kurzem der osmotische Binnendruck steigern, während nach Nahrungsentzug deutlich ein Sinken des Druckes bei bisher gut genährten Tieren eintritt, das äußerlich häufig seinen Ausdruck in blasser Farbe der untersuchten Tiere findet.

Der Einfluß der Temperatur macht sich in dem Sinne geltend, daß bei Tieren, die bei sehr hohen oder niedrigen Temperaturen gehalten werden, der Binnendruck (wahrscheinlich infolge gestörter Assimilationsverhältnisse) sinkt. Der höchste Druck findet sich im Durchschnitt bei Tieren, die bei $+16^{\circ}$ C bis $+20^{\circ}$ C gehalten werden. Es zeigt sich aber, daß auch bei niedrigerer Temperatur eine gute Fütterung auf den Binnendruck derart einwirkt, daß er ansteigt. Es wird damit wahrscheinlich gemacht, daß die Temperatur für den Druck nur insofern von Bedeutung ist, als sie auf die Assimilationsintensität großen Einfluß hat.

Ausschlaggebend für einen hohen Druck ist aber eine gute Ernährung. Der Druck scheint mithin in der Hauptsache eine Funktionserscheinung der Assimilation zu sein.

Beim Übersetzen in ein verändertes Milieu zeigen sich in relativ kurzer Zeit innerhalb gewisser Grenzen Anpassungen an höhere oder niedere Konzentrationen durch ein Ansteigen oder Sinken des osmotischen Druckes. Es ist für das Leben des Tieres und für vielerlei physiologische Vorgänge wichtig, daß die Daphniden einen bestimmten „Überdruck“ über den Druck des sie umgebenden Mediums aufweisen. Es wird darauf hingewiesen, daß ein hoher Überdruck von größter Bedeutung für die Ausbildung des Helmes und der Spina ist, mithin in morphologischer wie biologischer Hinsicht eine große Bedeutung hat und eine Erklärung für das Auftreten mannigfacher Variationen an die Hand gibt. Bei Anpassungen an höher konzentrierte Lösungen ist der Überdruck für die Ausbildung der Fortsätze maßgebend.

Sehr groß sind die durch Altersunterschiede und physiologische Vorgänge hervorgerufenen Druckunterschiede. Junge Tiere zeigen einen höheren Druck als ältere, insbesondere ganz alte Tiere. Das Sinken des Druckes ist im allgemeinen proportional der Eiproduktion. Längere Parthenogenese bringt — sofern die Ernährungsbedingungen nicht ausnehmend gute sind — den Binnendruck des betreffenden Muttertieres zum Sinken. Bei Tieren mit Ehippien zeigt sich durchschnittlich ein hoher Druck. Im Leben eines Tieres treten demnach bedeutende Schwankungen des Binnendruckes auf.

Es wird der Binnendruck durch die Annahme, daß Stoffe (Nährstoffe) ins Blut aufgenommen werden, in engste Beziehung zur Eiproduktion und Ehippienbildung gebracht. — Der Binnendruck ist somit in weitestem Maße im Leben einer Daphnie Schwankungen ausgesetzt je nach Alter, Generations- und Wurfzahl, Nahrungsbedingungen usw. Er steht in engster Beziehung zu morphologischen Erscheinungen und Fortpflanzungsverhältnissen.

Weit davon entfernt, die hier vorgetragenen Ergebnisse alle auf das große Gebiet biologischer Planktonerscheinungen verallgemeinern zu wollen, oder sie als Normen zu betrachten, nach denen sich bestimmte biologische Vorgänge in der Natur abspielen müßten, scheinen aber doch die gegebenen Erklärungen mit den gefundenen Ergebnissen in gutem Einklang zu stehen. Ich mache aber andererseits keinen Hehl daraus, daß ihnen hin und wieder etwas Hypothetisches anhaftet, zumal wenn man in Betracht zieht, wie äußerst unvollkommen unsere Kenntnisse vor allem innerer mikrochemischer Vorgänge des Organismus sind. Doch werden wohl nähere, namentlich auch in chemisch-physikalischer Richtung aufgenommene Untersuchungen im großen und ganzen die geschilderten Resultate bestätigen, wenn sich auch bei weiterer Untersuchung noch Nachträge und Erweiterungen in feinere Einzelheiten notwendig machen werden.

Insbesondere wird es die Aufgabe zukünftiger Untersuchungen sein, festzustellen, in welchem Grade sich ein Einfluß der Schwankungen des osmotischen Druckes auf die morphologische Beschaffenheit geltend machen kann und von welchen Faktoren die Schwankungen des osmotischen Binnendruckes der Daphniden ausgelöst werden.

Die Vermutung liegt nahe, daß der Nachweis einer mehr oder minder direkten Beziehung zwischen osmotischem Binnendruck und Wachstumsvorgängen einen tiefgreifenden Einfluß auf unsere Vorstellung entwicklungsphysiologischer Geschehnisse hat. Insbesondere scheint eine Lösung dieser Fragen mit Hilfe physikalisch-chemischer Methoden, die eine Quelle neuer Erkenntnisse bieten, für diese Feststellungen von weittragendster Bedeutung zu sein. Könnte man doch dann mit Recht die Ergebnisse als Beispiele der Beeinflussung innerer Wachstumsgeschehnisse durch äußere Einflüsse ansehen.

Die vorliegende Arbeit stellt aber nur einen Teil des Gebietes dar, dessen Bearbeitung ich mir zum Ziele gesteckt habe. So sei es mir denn für weitere Untersuchungen vorbehalten, eine umfassende Darstellung der vorliegenden Materie, insbesondere in physikalischer und chemischer Hinsicht zu geben. Auch sollen sich fernere Untersuchungen auf andere Crustaceenarten ausdehnen, insbesondere ist zum Vergleich die Bearbeitung einiger mariner Crustaceen in Aussicht genommen.

In erster Linie aber werden mikrochemische Untersuchungen dazu angetan sein, eine weitere Klärung auf dem Gebiete der physiologischen Vorgänge im Körperinnern der Cladoceren herbeizuführen.

Leipzig, den 11. Juli 1914.

Literaturverzeichnis.

- Agar, W. E.**, Transmission of environmental effects from parent to offspring in *Simoccephalus vetulus*. Phil. Transactions of the Roy. Soc. of London, Series B, Vol. 203, 1913.
- Bateson, W.**, Materials for the study of variation. London 1894.
- Bernard, Claude**, Introduction à l'étude de la Médecine expérimentale. Paris 1865.
- Bernard, Claude**, Leçons sur les phénomènes de la vie. 2. Aufl., 1.
- Bert, P.**, Sur la cause de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer et réciproquement. Compt. rendus, T. 97, 1883.
- Bert, P.**, La mort des animaux d'eau douce que l'on immerge dans l'eau de mer. Compt. rendus. Soc. Biol., 23.
- Brönsted, I. N.** und **C. Wesenberg-Lund**, Chemisch-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer nebst Bemerkungen über ihre Bedeutung für unsere Auffassung der Temporalvariation. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1912.
- Bruntz**, Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes (Thèses de la Faculté des Sciences Univ. Nancy), 1903.
- Cavara, F.**, Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. Contribuzioni alla biologia vegetale, Vol. 4, (1905). (Cit. nach Bottazzi.)
- Clausen**, Landwirtschaftliche Jahrbücher 19, 1890.
- Clauß-Grobbe**n, Lehrbuch der Zoologie, Marburg.
- Cuénot, L.**, Etudes physiologiques sur les Crustacées décapodes. Arch. de Biol., 13, 1895.
- Dakin, J.**, Aquatic animals and their environment. The constitution of the external medium, and its effect upon the blood. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1912.

- Dernoschek, A.**, Studien über die Giftigkeit von Seewasser für Süßwassertiere. Diss. Bonn, 1911.
- Dieffenbach, H. und R. Sachse**, Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., III. Serie, Heft 2, 1912.
- Dohrn, H.**, *Analecta ad historiam naturalem Astaci fluviatilis*. Diss. inaug. Berolini 1861. (Zit. nach v. Fürth.)
- Fürth, O. v.**, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere.
- Gajewski, Nadeschda**, Über die Variabilität bei *Artemia Salina*. 1914 (im Druck). (Aus dem Zool. Laboratorium der Frauenhochschule zu Moskau.)
- Gerstäcker**, Crustaceen, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5. Bd., 1. Abt., 1879.
- Gogorza, J.**, *Influencia del agua dulce en los animales marinos*. Anm. Soc. Espana, H. N. Tomo 20. (Zit. nach v. Fürth.)
- Goldschmidt, R.**, Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1913.
- Gravel, A.**, Contribution à l'Etude des Cirrhipèdes. Arch. Zool. exp. et gén., 3. Série, I., 1893.
- Hardy, W. B. and W. Mc. Dongall**, On the Structure and Functions of the Alimentary Canal of *Daphnia*. Proc. of the Cambridge Phil. Society, 8. Jan. 1893.
- Heim, F.**, Etudes sur le sang des Crustacées Décapodes, suivies d'un essai sur le rôle des pigments. Ann. de la Soc. entom. de France, 61, 1892.
- Henri und Lalou**, Compt. rendus de l'Acad., 137, (1903).
- Herbst, C.**, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 55, 1893.
- Hertwig, O.**, Archiv f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1898.
- Höber**, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe.
- Hoff, van't**, Vorlesungen.
- Issakowitsch, A.**, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Archiv f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 69, 1907.
- Issakowitsch, A.**, Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns. Biol. Zentralblatt, Bd. 28, 1908.
- Jolyet et Regnard**, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. de Physiol., 2. Série, Bd. 4, 1877.
- Kerhervé, de**, De l'apparition provoquée des éhippies chez les Daphnies (*Daphnia magna*). Mém. soc. Z. France, Tome 5, 1892.
- Kerhervé, de**, De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies. Mém. soc. Z. France, Tome 8, 1895.

- Kirch**, Das Glykogen in den Geweben des Flußkrebsses. Inaug.-Diss., Bonn 1886. (Zit. nach v. Fürth.)
- Klebs, G.**, Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biol. Zentralbl., Bd. IX, 1889—90.
- Klebs, G.**, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- Klebs, G.**, Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, 1904.
- Kohl, F. G.**, Untersuchungen über das Karotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. Leipzig 1902.
- Krätzschmar, H.**, Über den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* Ehrbg. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. I, 1908.
- Kühn**, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Archiv f. Zellforschung, Bd. I, Heft 4.
- Kurz**, Über androgyne Mißbildung bei Cladoceren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch., Wien 12. Febr. 1874, Bd. 69.
- Kuttner, Olga**, Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1910.
- Lankester**, Über das Vorkommen von Hämoglobin in den Muskeln der Mollusken und die Verbreitung desselben in den lebendigen Organismen. Pflügers Archiv, 4, 1871.
- Loeb, Jacques**, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum, 1892.
- Loeb, Jacques**, Über die Ähnlichkeit der Flüssigkeitsresorption in Muskeln und in Seifen. Pflügers Archiv, Bd. 75, 1899.
- Loeb, Jacques**, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
- Loeb, Jacques**, Über die relative Giftigkeit von destilliertem Wasser, Zuckerlösungen und Lösungen einzelner Bestandteile des Seewassers für Seewassertiere. Pflügers Archiv, Bd. 97.
- Lubbock, Sir John**, An account of the two methods of reproduction in *Daphnia* and of the structure of the ephippium. Phylosoph. Transact. of Royal Soc. London, V, 1857.
- Macallum**, Proc. Roy. Soc., Ser. B. Vol. 82. (Zit. nach Dakin.)
- Maupas**, Sur la multiplication et la fécondation de l'*Hydatina senta*. Compt. rend., T. III, 61, 1890.
- Maupas**, Sur le déterminisme de la sexualité chez l'*Hydatina senta*. Compt. rend., T. 113, 1891.
- Nußbaum, M.**, Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde, Bonn, 12. Febr. 1892.
- Nußbaum, M.**, Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina*. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 49.

- Ostwald, Wo.**, Theoretische Planktonstudien. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 18.
- Overton**, Verhandl. d. physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg, N. F., 36, 1904.
- Papanicolau, Georg**, Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biol. Zentralbl., Bd. 30, 1910.
- Papanicolau, Georg**, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*). Biol. Zentralbl., Bd. XXX, 1910.
- Pauli, Wo.**, Die physikalischen Zustandsänderungen der Eiweißkörper. Pflügers Archiv, Bd. 78, 1899.
- Pfeffer**, Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.
- Phillipson**, Sur l'adaptation d'*Anodonta cygnea* à l'eau de mer. Arch. int. de Physiol., 1910.
- Plateau, F.**, Recherches sur les Crustacées d'eau douce de Belgique. (Zit. nach v. Fürth.)
- Plateau, F.**, Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques. (Zit. nach v. Fürth.)
- Quinton**, Compt. rendus de l'Acad. 131, 952, (1900). (Zit. nach Hoeber.)
- Rühe, F. E.**, Notiz über die Antennendrüse der Cladoceren. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1910.
- Samter, M. und Heymons, R.**, Die Variationen bei *Artemia salina* Leach. und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Abhandl. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch., 1902.
- Scharfenberg, U. v.**, Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., 1911.
- Schmankewitsch, Wl.**, Einige Krebse der Salzseen und süßen Gewässer und ihr Verhältnis zu dem sie umgebenden Elemente. Schriften der neuruss. Gesellschaft der Naturforscher, Bd. III, Heft 2, 1875.
- Schmankewitsch, Wl.**, Über das Verhältnis der *Artemia salina* zur *Artemia Mühlhaus.* und dem Genus *Branchipus*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Supplementbd. 25, 1875.
- Schulze, P.**, Studien über tierische Körper der Karotingruppe. I. Insecta. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde, Berlin, 1913.
- Spencer, H.**, Die Prinzipien der Biologie. Deutsch v. B. Vetter, 1876.
- Transehe, N. v.**, Studien über Temperaturwirkungen auf *Daphnia magna*, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen. Diss., Leipzig 1913.
- Vernon, H. M.**, The effect of environment on the development of Echinoderm larvae. Aus der Zool. Stat. zu Neapel. Phil. Transactions 186, B. 1895. (Zit. nach v. Fürth.)
- Wagler, E.**, Faunistische und biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsens. Zoologica, Heft 67, 1912.

- Walther, J.**, Bionomie des Meeres. Jena 1893.
- Weismann, A.**, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Leipzig 1876—79.
- Wesenberg-Lund, C.**, Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., 1. Serie, 1910.
- Wolf, E.**, Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 22, 1905.
- Woltereck, R.**, Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphnia. Verhandl. d. deutschen zool. Gesellsch., 1908.
- Woltereck, R.**, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verhandl. d. deutschen zool. Gesellsch., 1909.
- Woltereck, R.**, Über die Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. IV, Heft 1 u. 2, 1911.
- Woltereck, R.**, Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. „Schwebe-Fortsätze“ pelagischer Cladoceren. Zoologica, Heft 67, 1913.
- Zopf, W.**, Über das mikrochemische Verhalten von Fettfarbstoffen und fettfarbstoffhaltigen Organen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, 1889.
- Zopf, W.**, Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen. 3. Heft, Leipzig 1893.
- Zopf, W.**, Über Produktion von karotinartigen Farbstoffen bei niederen Tieren. 1893.

Anmerkungen.

1. Für *Daphnia magna* ist das Vorhandensein einer Antennendrüse von Rühle endgültig festgestellt worden. Rühle zitiert auch die Versuchsergebnisse von Bruntz über Maxillen- und Antennendrüsen der Cladoceren, als dessen wichtigste Konstatierung mir im Zusammenhang diese zu sein scheint: „Mes préparations me conduisent à considérer ces formations (Antennendrüsen) comme des organes excréteurs clos, représentant par conséquent un rein d'accumulation ou de transformation.“

Der Vermutung, daß die Schalendrüse als eine Art Niere funktioniert, gibt Grobben gelegentlich der Besprechung der Phyllopoden Ausdruck mit den Worten: „Als Exkretionsorgan tritt die am zweiten Maxillarsegmente ausmündende, in die Schale eingelagerte

sogenannte Schalendrüse auf.“ Bei niederen Crustaceen soll nach der Angabe Fürths bisweilen auch der Darm die Funktionen einer Niere übernehmen.

2. Diesem Faktor scheint mir bei einigen Autoren nicht in genügendem Maße Rechnung getragen worden zu sein. Es ist doch klar, daß, wenn man die Tiere z. B. in einem dunklen Eisschrank hält, sich die assimilatorischen Verhältnisse sehr ändern müssen. Wird ja auch die pflanzliche Nahrung, die zum größten Teil vom Licht abhängig ist und ihrerseits mittelbar den Ernährungszustand der Daphniden bestimmt, in umfangreichem Maße in Menge und Zusammensetzung geändert.

3. Zum besseren Vergleich mit den Resultaten anderer Autoren sind die Werte der Gefrierpunktserniedrigungen jeweils umgerechnet in Atmosphärendruck. Die „molekulare Gefrierpunktserniedrigung“ für Wasser beträgt $A = -1,85^{\circ} \text{C}$. Es entspricht nun diese Gefrierpunktserniedrigung einem osmotischen Druck von 22,4 Atmosphären, oder — anders gesprochen — eine Depression von $-0,01^{\circ} \text{C}$ hat den Wert von 0,121 Atm. Mit Hilfe dieser Tatsache sind die Atmosphärendrucke in den Tabellen berechnet. Sie sind stets auf die erste Dezimale abgerundet.

Dieser Atmosphärendruck entspricht also nur der mit der vorliegenden Methode bestimmbaren Gefrierpunktserniedrigung und ist nicht direkt identisch mit dem gesamten, im Innern des Tieres herrschenden Binnendruck, der aus einer Anzahl verschiedener Drucke resultiert. Er ist aber die Hauptkomponente des Binnendruckes und auch ausschlaggebend für denselben.

Es ist zu erwägen, daß mit der Methode nur der bei der Schmelztemperatur vorhandene osmotische Druck zu bestimmen ist. Wir wissen durch Pfeffers bahnbrechende Untersuchungen aber, daß sich der osmotische Druck mit Änderungen der Temperatur auch verändert. Leider ist es bei einer physiologischen Flüssigkeit, wie sie das Blut darstellt, nicht angängig, nach dem Gesetz von Gay-Lussac, die Größe des Druckes auf die Wassertemperatur umzurechnen, da die in der organischen Flüssigkeit enthaltenen Elektrolyte sich bei den verschiedenen Temperaturgraden auch in verschiedener Dissoziation befinden.

Auch muß man natürlich bei Beurteilung des Binnendruckes scharf unterscheiden zwischen der Turgeszenz eines Körpers infolge des Binnendruckes der ihn zusammensetzenden Zellen und dem os-

motischen Druck infolge des Binnendruckes, den die freie Flüssigkeit im Körperinnern ausübt. Für *Daphnia* kommt hauptsächlich nur der letztere Druck in Betracht, da bei den Daphniden der Druck in den abgeflachten Hypodermiszellen wohl nur eine untergeordnete Rolle spielt. Auch bestimmen nicht sie, sondern der starre Chitinpanzer die Körperform des Tieres. Nur während der Häutung und zur Zeit der Embryonalentwicklung kann die Zellturgeszenz auf die Körpergestalt mitbestimmend sein. Ihr Einfluß scheint aber unwesentlich zu sein.

4. Die Einwirkung höherer Temperaturen auf Daphniden und deren Resistenzfähigkeit ist in neuerer Zeit von Transehe schon einmal untersucht worden. Als das für *Daphnia magna* kritische Temperaturgebiet wurde von ihm das Temperaturintervall von $+35^{\circ}\text{C}$ bis $+41^{\circ}\text{C}$ festgestellt. Für die Lebensdauer der Tiere bei bestimmten Temperaturen macht auch Transehe den Ernährungszustand verantwortlich, und zwar in dem Sinne, daß bei plötzlicher Überführung sich hungernde Tiere außerordentlich viel resistenzfähiger gegen hohe Temperaturen erweisen als gut gefütterte Daphniden. Mit der Zunahme der Nahrung sank bei seinen Tieren die Lebensdauer bei hohen Temperaturen ($-+38^{\circ}\text{C}$) ganz beträchtlich; es ließ sich allerdings eine langsame Gewöhnung an eine reichliche Nahrung nachweisen, insofern „als die Lebenszeit bei längerem Aufenthalt (unter günstigen Nahrungsverhältnissen) deutlich wieder ansteigt“. Auch ließ sich feststellen, daß „Daphniden durch termische Vorbehandlung mit nicht deletären Temperaturen experimentell an höhere Temperaturen angepaßt werden können“.

Agar konstatierte als die Wirkung dauernd einwirkender hoher ($+28,5^{\circ}\text{C}$ bis $+31,5^{\circ}\text{C}$) Temperaturen eine beträchtliche Längenreduktion, aber bei Verminderung der Zahl der abgesetzten Jungtiere einer Brut eine wesentliche Entwicklungsbeschleunigung. Kulturen, die in Klebscher Lösung gehalten wurden, zeigten im Anfange eine deutliche Reduktion der Länge.

Ohne einer späteren Feststellung vorgreifen zu wollen, scheint mir doch der Grund dieser Verschiedenartigkeiten zum Teil mit in dem bei schwankenden Temperaturen veränderten Binnendruck zu liegen.

5. Die Messungen wurden nach der von Wolterock eingeführten Methode mit Hilfe des Okularmikrometers vorgenommen. Es ist zu beachten, daß die jeweils über dem Bruchstrich stehende Zahl die senkrechte Entfernung der höchsten Kopfkrümmung von der Ver-

bindungslinie: Rostrum bis zur Mitte zwischen den Ansatzstellen des zweiten und dritten Antennenmuskels bedeutet (s. i. d. Fig. K. L.). Die unter dem Bruchstrich stehende Zahl ist der Wert des Abstandes von dieser Linie bis zum hinteren Ende der Schale; dieser letztere Punkt wird durch Abrundung der Stelle, wo die Spina ansetzt, gefunden. Beide Zahlen addiert, ergeben also die Gesamtlänge des Tieres. Die Maßeinheit ist μ .

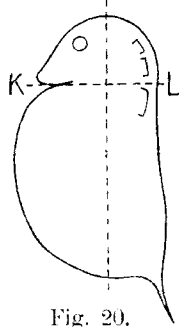


Fig. 20.

6. Nach Wolterecks Untersuchungen sind im allgemeinen die Eier und Jungtiere der kalt gehaltenen Daphniden größer als die rascher gebildeten Eier und Embryonen der Wärmertiere. Das gleiche gilt auch für andere Organismen.

7. Es sind eine Reihe von Kulturen bei konstant gehaltenen Temperaturunterschieden in Aussicht genommen. Eine bereits angesetzte Kultur ging leider durch einen Zufall zugrunde.

8. Es liegt die Vermutung nahe, daß dies Säuren oder Glycerin sind. Kolloide können es ebensowenig wie emulgierte Fette sein, da sie ja keine auffallende Depression bewirken. Denn kolloidale Lösungen zeigen keinerlei bemerkenswerte Eigenschaften, die mit dem osmotischen Druck in Zusammenhang zu bringen wären, da jedes kolloidale Teilchen ja im Vergleich zu den bei der gleichen Konzentration sich frei bewegenden Molekülen einer Lösung ungeheuer viel größer ist, mithin die Gefrierpunktniedrigung bei den zur Verfügung stehenden Methoden unmeßbar gering wird.

9. Auch Ostwald beobachtete bei Hungerformen einen Abortus der Eier.

10. Wagler, der lange Zeit Daphniden züchtete, konnte konstatieren, daß seine Tiere auf schlechte Ernährung sehr rasch mit einer Einbuchtung der Stirn; einem „Hungerknick“ reagierten; er hält diese

Erscheinung für „so charakteristisch, daß man nach ihr den Ernährungszustand der Kultur beurteilen kann“. Diese Eigentümlichkeit hält Wagler auch in systematischer Hinsicht für wichtig: „Die Tiere, die sich im Optimum der parthenogenetischen Fortpflanzung befinden, haben immer ein mehr gerades Profil als die alten Weibchen, die kaum noch Eier zu produzieren imstande sind. Die als *variatio cavifrons* beschriebenen Daphniden sind meiner Ansicht nach in der Mehrzahl der Fälle solche alte Weibchen aus dem Spätherbst.“

Auch auf den Modus der Bewegung scheint sich der Einfluß von ungünstigen Bedingungen wie Hunger und Kälte geltend zu machen, und zwar in dem Sinne, daß die Fortbewegung unter günstigen Lebensbedingungen (bei reichlicher Ernährung und optimaler Temperatur) eine raschere ist, unter ungünstigen Verhältnissen aber langsamer und ruckweiser vor sich geht. Diese Erscheinung beruht aber sicherlich nicht auf der Viscosität des Wassers, wie manche Forscher annehmen. Das konnte Woltereck zeigen. „Temperaturänderungen haben für die Ortsbewegung der Cladoceren im wesentlichen nur die Bedeutung, daß in kühlerem Wasser die Bewegungen langsamer sind als in wärmerem. Infolgedessen sinken die — lebendigen! — Tiere in kaltem Wasser rascher als in warmem, obwohl sie das Umgekehrte tun sollten aus Rücksicht auf die Viscositätsänderung.“

Aus den vorausgehenden und den folgenden Ergebnissen scheint zu erhellen, daß die langsamere Bewegung genau wie auch der Hungerknick eine Folge geringerer Assimilationsintensität und damit geringeren Druckes ist.

11. Nach persönlichen Mitteilungen des Herrn Dr. Wagler ist es diesem in neuester Zeit gelungen, einen direkten Zusammenhang zwischen Helmhöhe und Konzentration des Wassers zahlenmäßig in dem Sinne festzustellen, daß stärker konzentrierte Wässer Populationen mit relativ kürzerem Helm aufweisen als solche mit schwächerem Salzgehalt. Die Arbeit wird Ende des Jahres 1914 erscheinen.

12. Ähnliche Aufquellungen der Schale wurden auch bei Daphniden beobachtet, wo sie sich beim Übersetzen der Tiere aus dichteres in dünneres Milieu nachweisen ließen (Woltereck).

13. Ohne mich auf nähere Einzelheiten einlassen zu wollen, darf ich doch verweisen auf die Annahme, daß das Eiweiß mit den Ionen des äußeren umfließenden Salzmediums lockere Vereinigungen, sogenannte Additionsverbindungen, eingehen kann, worauf zuerst

W. Pauli und J. Loeb aufmerksam machten. Letzterer gelangte auf Grund seiner Forschungen zu der Annahme von Salzjonen-Eiweißverbindungen im Plasma. Es können sich also Eiweißsalze bilden, die, wie Höber ausführt, vielleicht ähnlich wie anorganische Salze dissoziiert sind.

Dernoscheck, in der Meinung, daß es sich um physikalisch-chemische (Adsorptions-)Vorgänge handelt, führt aus: „Man könnte z. B. annehmen, daß die Eiweißstoffe in den Zellen der Süßwasserorganismen die in dem sie umgebenden Medium im Überschuß enthaltenen Salze aufspeichern (adsorbieren, als Folge dieser anomalen Salzaufnahme sind nun aber nachdrücklich physikalische und chemische, z. B. kolloidchemische, Veränderungen im Stoff- und Kraftwechsel des Organismus anzunehmen. Erreicht diese adsorbierte Salzmenge gewisse kritische Quantitäten, so sind die normalen regulatorischen Fähigkeiten des Organismus nicht mehr imstande, einen Ausgleich der veränderten physikalisch-chemischen Bedingungen herbeizuführen und ein Fortbestehen der Lebensfunktionen zu gewährleisten.“

Unter den Autoren der neuesten Zeit ist u. a. Phillipson als Vertreter der Anschauung einer rein osmotischen Theorie der Anpassung zu nennen. Auf Grund seiner Anpassungsversuche von *Anodonta cygnea* an Meerwasser entwickelte er die Ansicht, daß sich die Anpassung an konzentrierte Lösungen durch allmähliches Hineindiffundieren von Salzen des äußeren Mediums in das Innere des Organismus vollzieht. Anpassung wäre seiner Anschauung nach also gleichbedeutend mit Herstellung einer Isotonie zwischen äußerem und innerem Milieu.

14. Bei Pflanzensäften hat zuerst Cavara mit Hilfe der kryoskopischen Methode durch systematische Untersuchungen die große Verschiedenheit aufgedeckt, die dem osmotischen Druck nicht nur bei verschiedenen Pflanzentypen, sondern auch bei ein und derselben Pflanze eigen ist. Ungleichartige Entwicklungsphasen, abgeänderte Lebensbedingungen, verschiedene Tätigkeit der Organe usw. beeinflussen hier den Wert des osmotischen Druckes in weitestem Maße.

15. Dem Einwand, den Wesenberg-Lund gegenüber dieser Meinung erhebt, die in erster Linie reichliche Ernährung als wichtigstes Agens der Saisonvariation ansieht, indem er für das „gleichzeitige und plötzliche Auftreten ganz verschiedener Saisonvarietäten“ diese Erklärung als hinfällig erachtet, ist nach dem Angeführten da-

mit zu begegnen, daß trotz guter Nahrungsverhältnisse bei den einzelnen Tieren infolge verschiedenen physiologischen Zustandes auch weitgehende Verschiedenheiten des Binnendruckes nachzuweisen sind. Wagler sagt: „Die in der heißesten Jahreszeit (Juli) lebenden niedrigköpfigen Tiere sind teils sehr alte Weibchen, teils solche von hoher Generationszahl, die nach der Geschlechtlichkeit zu mäßiger Parthenogenese übergegangen sind oder ohne geschlechtlich zu werden, die „Depression“ überdauern. Beiderlei Tiere können erneut erhöhte Vitalität zeigen“ (Woltereck).

16. Daß eine verschiedene Qualität der Subitaneier, die auch äußerlich in der Färbung der Eier zum Ausdruck kommt, für die aus ihnen hervorgehenden Tiere charakteristisch sein kann, zeigte Papanicolau an Moina. Dieses Tier hat — wie übrigens auch pelagische Daphniasrassen — Subitaneier, die eine violette, blaue oder trübe Farbe aufweisen, mit allen möglichen Übergängen von einer Farbe zur anderen. Jeder Farbe kommt nun eine besondere Bedeutung für die Art der sich daraus entwickelnden Tiere zu: „Aus den violetten Eiern entwickeln sich bei unveränderten äußeren Bedingungen fast ohne Ausnahme parthenogenetische Weibchen. Im Gegensatz dazu gehen die aus blauen Eiern stammenden Weibchen meistens zur Dauereibildung über . . . Was die Männchen betrifft, so stammen sie vor allem aus violett-blauen Eiern, sie treten also nach den parthenogenetischen und vor den geschlechtlichen Weibchen auf.“ Die trüben Eier lassen Tiere aus sich hervorgehen, die häufig abnorm sind oder aber schon frühzeitig absterben. Papanicolau zieht nun den interessanten Schluß für Moina: „Die trübe Färbung zeigt also, daß die Tiere, von denen sie abstammen, erschöpft sind und ihre Lebenskraft verloren haben. Wenn man nun das Auftreten dieser verschiedenen Färbungen im Ablauf eines Zyklus verfolgt, so sieht man, daß es nicht nur vom Generationsalter, d. h. von der Zahl der Generationen, sondern auch vom Individuenalter, nämlich von der Zahl der vorausgegangenen Würfe abhängig ist. In der ersten Generation sind zumeist alle Gelege violett gefärbt; in der zweiten pflegen die letzten Gelege violett-blau, blau oder gar verfärbt zu sein. Mit Zunahme des Generationsalters tritt die Eiverfärbung in immer früheren Gelegen ein, bis schließlich bei der Endgeneration schon das erste Gelege das Zeichen der Generation erkennen läßt.“

17. Nebenbei sei hier noch einer von Wagler schon eingehend gewürdigten Erscheinung gedacht, die das Sinken des osmotischen

Druckes mit steigender Generationszahl offensichtlich zu machen scheint. Untersucht man nämlich eine Population fortlaufend, so bemerkt man, daß schon die Nachkommen der ersten Ex-Ephippio-generation nicht mehr die durchschnittliche Größe ihrer Eltern erreichen, und auch deren folgende Bruten erreichen ihrerseits wieder im Mittel nicht die Größe der Muttertiere. „Es besteht schließlich ein bedeutender Unterschied in der Größe der ersten und letzten Generation.“ Wagler glaubt diese Verschiedenheit auf zwei Faktoren zurückführen zu können, einmal auf „gesetzmäßige Änderungen innerhalb der Reaktionsnorm“, und zweitens auf äußere verschiedene Reaktionsbedingungen, nämlich auf Einflüsse von Nahrung, Temperatur usw.

M. E. scheidet Nahrung bei Wagners Erklärung als ein für die Größe allein ausschlaggebender Faktor aus. Hat es sich ja gezeigt, daß der Binnendruck der Daphniden weitgehend von der Nahrung abhängig ist, und zwar in dem Sinne, daß reichere Nahrung einen höheren Blutdruck, geringere Ernährung einen schwächeren Binnendruck und damit auch geringere Größe im Gefolge hat. Es müßte also nach Wagners Erklärung die Nahrung immer spärlicher werden — deduktiv geschlossen —, weil ja die Größe der Tiere abnimmt. Diese Größenabnahme hat aber eben ihren Grund in der „Reaktionsnorm“ der betreffenden Rasse; es steht fest, daß Tiere gleicher Generation und gleichen Wurfes in ihrer Reaktionsfähigkeit vollständig gleich sind, während die Reaktionsfähigkeit verschiedener Generationen und Würfe sich in bestimmter Weise ändert.

Wahrscheinlich findet diese Änderung ihren Ausdruck auch in einem etwas verschiedenen Binnendruck; es ist mir das nachzuweisen aber nicht gelungen.

Auch Woltereck fand, daß in verschiedenen Generationen der innere Faktor der Helmbildung, „die Helmpotenz“, bei gleichen Milieubedingungen mit ganz verschiedener Intensität reagiert.

Auch die Tatsache, daß Dauereier schon kurz nach dem Beginn der parthenogenetischen Fortpflanzung bei einzelnen Tieren auftreten können, und daß man unter natürlichen Bedingungen Ephippialweibchen von *D. magna* und *pulex fast* jederzeit finden kann, spricht dafür, daß innere, von äußeren Einflüssen wenig berührte Momente für die Eibildung in Betracht kommen.

18. Der Vermutung, daß zwischen den variablen körperlichen Eigenschaften und dem Verhalten der Geschlechtsmerkmale eine

weitgehende Übereinstimmung vorwalten müsse, gab Woltereck zuerst in deutlicher Weise Ausdruck. „Ich habe vor allem das Verhalten der variablen Helmhöhe mit demjenigen der Sexualität verglichen und eine sehr ähnliche Abhängigkeit beider Merkmale von der Assimilationsstufe einerseits und von der Generations- und Wurfzahl andererseits konstatiert. Am auffallendsten ist wohl die Ähnlichkeit in der Periodizität der Kopfhöhe und der Sexualität.“

19. Es ist in diesem Zusammenhang nicht uninteressant, auf eine von Klebs, der von der Untersuchung des Generationswechsels beim Wassernetz (Hydrodictyon) ausgehend, den Einfluß der Ernährungs- und Wachstumsbedingungen auf die Vermehrung studierte, gemachte Beobachtung einzugehen. Auch bei diesen niederen Wasserpflanzen glaubte man, daß der Turnus der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung ein bestimmter sei, der durch äußere Verhältnisse in seinem Ablauf unbeeinflußbar sei. Klebs und nach ihm noch andere Forscher zeigten, daß es einen bestimmten, festgelegten Entwicklungsgang nicht gibt. „Das wichtigste Ergebnis meiner Untersuchung besteht darin, daß das Wassernetz keinen bestimmten, auf inneren Gründen beruhenden Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen zeigt, daß überhaupt keine besonderen Generationen, sei es der einen oder anderen Fortpflanzungsform, existieren, vielmehr besitzt jede Zelle des Netzes die Anlage für beide Formen, und über das jedesmalige Eintreten derselben entscheiden die äußeren Bedingungen.“

20. Daß im Freien das Auftreten großer Quantitäten der Nahrung im engen Zusammenhang steht mit der Helmausbildung, konnte neuerdings durch Untersuchungen am Zuger und Mansfelder See (Lantsch, Colditz) wiederum bestätigt werden. Etwa im Monat Mai beginnt im See gleichzeitig mit der Ausbildung einer Sprungschicht auch eine Schichtung der Zwergalgen einzusetzen, verbunden gleichzeitig mit einer enormen Vermehrung. Das ist aber auch der Zeitpunkt, zu dem der Habitus der sich von diesen Algen nährenden Organismen wesentlich verändert. Lange Hörner und hohe Rücken treten bei den Bosminen auf. Die Daphniden zeigen hohe Helme. Daß für die Helmbildung aber die Temperatur allein absolut nicht maßgebend sein kann, dafür spricht die Tatsache, daß man im Freien im warmen Spätsommerwasser oft Tiere mit niedrigeren Köpfen findet, als der Vergleich der Temperatur mit der des Hochsommers erwarten ließe. Insbesondere aber zeigten Woltereck's experimen-

telle Untersuchungen, daß die Helmhöhe von der Assimilationsintensität und nicht von der Temperatur allein abhängig ist.

21. Ich vermute, daß aller Wahrscheinlichkeit nach sich mit dem Heranwachsen der Tiere ein langsamer Zuwachs des osmotischen Druckes einstellt. Für eine Zunahme des Druckes bei den Jungtieren (etwa bis zur vierten Häutung) würde meiner Meinung nach die Annahme sprechen, daß zum Sprengen des Panzers und nach der jeweils folgenden Volumenzunahme, die offenbar kurz nach der Häutung unter Wasseraufnahme vor sich geht, zur Erreichung des Druckes, der nötig ist, um den neuen, wahrscheinlich stärkeren Panzer wieder zu sprengen, stets ein im Verhältnis zum bisher erzeugten Binnendruck größerer Druck für die größere Kraftleistung notwendig wird.

22. Vielleicht liegt eine Bestätigung dieser Annahme auch in der Erscheinung, daß nach Ausbildung eines Ephippiums ein Weibchen sich mitunter bei einigermaßen ausreichender Ernährung wieder parthenogenetisch fortpflanzt.
