(Achte Mitteilung aus der biologischen Station in Lunz.)

Über die Nackenzähne der Daphnien.

Von

Dr. V. Brehm (Elbogen).

Mit 3 Figuren im Text.

Schon seit langer Zeit finden wir in der systematischen Daphnidenliteratur jene eigentümlichen Nackenzähne erwähnt, die in den meisten Fällen in der Höhe der unteren zu den zweiten Antennen gehörigen Muskeln den Verlauf der Rückenkontur vieler Daphnien — besonders der jungen Weibchen und der Männchen — in charakteristischer Weise unterbrechen. Die systematische Bewertung dieser sonderbaren Gebilde fiel von einem Extrem ins andere. Zunächst galten die mit Nackenzähnen bewaffneten Daphnien als besondere Arten (z. B. *dentata* Matile, *dentifera* Forbes), und selbst Sars hat in seiner Abhandlung „On the Crustacean Fauna of Central Asia“ noch 1903 die Nackenzähne zur Charakteristik von *D. longispina* var. *leydigi* benützt. Inzwischen hatte sich aber auch die Meinung festgesetzt, daß es sich hierbei um belanglose Bildungen handle.

Durch Beobachtungen des Plankton im Achensee und in einigen anderen Tiroler Seen kam ich zur Überzeugung, daß das Vorkommen der Nackenzähne durchaus keine regellose Erscheinung darstelle, sondern mit der Lebensweise in Zusammenhang stände. Die Durchsicht weiterer Planktonserien in letzter Zeit sowie vor allem die Resultate einiger Vitalfärbungen bestärkten mich in meiner Ansicht, so daß ich sie im folgenden veröffentlichen möchte, um eine kritische Prüfung meiner Meinung seitens anderer Beobachter zu veranlassen.

Ein Vergleich verschiedener Daphnidenkolonien läßt uns, wenn wir zunächst unser Augenmerk nur auf die in Rede stehenden Nackenzähne richten, vier Typen unterscheiden. Es handelt sich dabei nur darum, das Vorhandensein oder Fehlen der Nackenzähne bei a) Männchen, b) jungen Weibchen, c) geschlechtsreifen Weibchen zu konstatieren.

Eine durch einige Abbildungen unterstützte tabellarische Übersicht zeigt die Unterschiede dieser vier Gruppen wie folgt:

	♂	♀ juv.	♀ adult	Beispiel:
I. Gruppe	mit Nackenzähnen	mit Nackenzähnen	mit Nackenzähnen	alle dentata-Kolonien
II. Gruppe	mit Nackenzähnen	mit Nackenzähnen	ohne Nackenzähne	Hechtsee bei Lunz
III. Gruppe	mit Nackenzähnen	ohne Nackenzähne	ohne Nackenzähne	Lanser Moor bei Innsbruck
IV. Gruppe	ohne Nackenzähne	ohne Nackenzähne	ohne Nackenzähne	Achensee

Von Formen, bei denen die Nackenzähne in beiden Geschlechtern in allen Altersstadien auftreten, ausgehend, kommen wir zu Kolonien, in denen die Rückbildung derselben bei den alten Weibchen einsetzt, dann auf die jungen Weibchen übergreift, um schließlich auch beim Männchen einzutreten, so daß die Gruppe IV, eine völlig nackenzahnlose Kolonie, das Endglied dieser morphologisch konstruierten Entwicklungsreihe ist.

Ziehen wir die biologischen Verhältnisse, unter denen diese vier Typen von Kolonien auftreten, in Betracht, so finden wir, daß die ersten Typen eine mehr litorale Lebensweise führen (Bewohner seichter, vegetationsreicher Wasserbecken sind), während die letzten Typen ausgesprochene Planktonformen sind. Speziell alle unsere größeren Alpenseen weisen nur den Typus IV auf.

Diese Beziehung erinnert unwillkürlich an die Rückbildung des Haftorganes, wie eine solche beim Übergang zur pelagischen Lebensweise in der Gattung *Sida* zur Beobachtung gelangte; und da auch bei *Daphnien* das Haftorgan, wenigstens als larvales Organ, vorkommt, liegt ein Vergleich zwischen dem Auftreten der Nackenzähne und des Haftorganes nahe. Die von A. Fischel zum erstenmale auf *Daphniden* angewendete Vitalfärbung leistet hier vorzügliche Dienste. Bekanntlich hat derselbe an *Daphnia magna*, doch nur an den jungen Weibchen, sowohl durch Neutralrot als durch Methylenblau auffällige Färbung erzielt [cf. I. Jahrgang dieser Zeitschrift S. 88, 94, 100, 104—105). Bei gleichzeitiger Einwirkung beider Farbstoffe trat im Gegensatz zu dem persistierenden Haftorgan an *Polyphemus*, das größere Affinität zum Neutralrot zeigt, Färbung mit Methylenblau ein.

Eine Wiederholung der Versuche Fischels zeigte das gleiche Verhalten bei Kolonien der *Daphnia longispina* und *pulex*. Ferner zeigte sich, daß die vital gefärbten Stellen des Haftorganes bei Tieren mit Nackenzähnen Lagebeziehungen zu diesen aufwiesen und daß das Vorhandensein der Nackenzähne mit einer stärkeren Entwicklung des Haftorganes Hand in Hand geht.

Bisher ist durch Vitalfärbung das Haftorgan nur an jungen Weibchen gefunden worden. Nach dem Gesagten ist zu erwarten, daß bei

Tieren vom Typus I auch die ausgewachsenen Weibchen ein vital färbbares Haftorgan aufweisen; vielleicht auch bei manchen Kolonien vom Typus II. Da ferner die oben mitgeteilte Tabelle zeigt, daß die Männchen am zähesten am Besitz der Zähne festhalten, wird das Gleiche auch für das Haftorgan gelten können. Sollten daher Planktonkolonien vom Typus IV existieren, bei denen selbst junge Weibchen kein deutlich färbbares Haftorgan aufweisen, so steht zu erwarten, daß etwa die Männchen einer solchen Kolonie einen positiven Erfolg des Experimentes ergeben.

Fig. 1.

Daphnia longispina ♂ aus dem Lunzer Untersee. Nur durch Vitalfärbung ist die Lage des Haftorganes festzustellen.

Fig. 2.

Daphnia pulex ♂. Seekopftümpel bei Lunz. Mit Pigmentfleck im Nacken.

Fig. 3.

Daphnia longispina ♂ im Lanser Moor bei Innsbruck.

Selbstverständlich sind die einzelnen Rückbildungsstadien keineswegs ganz scharf von einander getrennt. Selbst wenn die Zähne verschwunden sind, deutet häufig eine Knickung der Rückenkontur die Stelle an, der die Zähne angehörten. In dieser Hinsicht interessant war eine Kolonie von *Daphnia pulex*, die mir aus dem Seekopftümpel bei Lunz vorlag. Im Gegensatz zu den alten Weibchen dieser obtusa-Kolonie trugen nicht nur junge Weibchen und Männchen eine kurze spina, sondern waren durch eine Pigmentanhäufung gekennzeichnet, die an der Stelle der fehlenden Nackenzähne sich zeigte, und bei den Männchen stärker entwickelt war als bei den jungen Weibchen; überdies zeigte bei den Männchen die Dorsalkontur an dieser Stelle in vielen Fällen eine leichte Knickung, gewissermaßen einen Anlauf zur Nackenzahnbildung. Dieser Seekopftümpelkolonie

schließt sich die *Daphnia pulex* eines anderen Lunzer Almtümpels an, bei der die Pigmentstelle nur mehr beim Männchen sichtbar ist, das also auch hier von dem jungen Weibchen hinsichtlich des hier angenommenen Entwicklungsganges überholt wird.

Nach den hier mitgeteilten Daten wären also die litoral lebenden, mit Haftorgan und Nackenzähnen ausgerüsteten Daphnien die ursprünglichen; die pelagischen Daphnien wären von diesen abzuleiten und die gelegentlich an jungen Tieren (und den ihnen gleichwertigen Männchen) auftretenden Zähnnchen als Hinweis auf die Stammform zu deuten (nach dem „biogenetischen Gesetz“.)

Die vier Gruppen sind dann rein biologische Gruppen, die mit der systematischen Gliederung der Gattung *Daphnia* nichts zu tun haben. Es steht vielmehr zu erwarten, daß jede *Daphnia*-Spezies, die die Fähigkeit hat litorale und planktonische Kolonien zu bilden, in allen vier Typen auftreten kann. Arten, die begründet wurden mit Rücksicht auf das Vorhandensein oder Fehlen der Nackenzähne, sind zu streichen.

Für den Biologen von allgemeinerem Interesse ist die Erscheinung, daß die Männchen der Daphnien nicht bis zu jener Entwicklungsstufe gelangen, wie die Weibchen. Während in anderen Tiergruppen nach den Untersuchungen Eimers und anderer Zoologen die Männchen in der phylogenetischen Entwicklung voranschreiten (Gesetz der männlichen Präponderanz) und selbst Zwergmännchen eher als rückgebildet, denn als ursprünglich zu betrachten sind, zeigt sich bei den Daphnien der entgegengesetzte Fall einer weiblichen Präponderanz.

Nachtrag:

Die hier veröffentlichte Mitteilung war bereits zum Druck abgeliefert, als ich mit der Arbeit von Prof. Woltereck, „Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden“ (Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1909) und indirekt dadurch auch mit einer einschlägigen Arbeit seines Schülers Herrn Wagler bekannt wurde. Es erhebt sich bei der Lektüre dieser Abhandlung die Frage, ob und wie die von mir hier vorgelegte Anschauung mit den Ergebnissen der Woltereckschen Experimente sich verträgt sowie mit dem Resultate der Wagnerschen Untersuchung.

Die Frage nach der kontinuierlichen Entstehung der „Scheitelzähnnchen“ sowie die Beobachtung, daß die Tendenz zur Bildung derselben in der ersten Generation eine erheblich größere ist, wie in den späteren, kommt, wie ich glaube, mit meiner Auffassung nicht in Konflikt. Zwar spricht die letztere Beobachtung sehr zugunsten der von Woltereck in einer Fußnote vorgetragenen Ansicht, daß die Nacken- und Scheitelzähnnchen einmal

dazu bestimmt waren, zum Sprengen der derben Dauereimembran zu dienen, doch schließt auch diese Hypothese meine Deutung nicht aus. Denn es ist ja ganz gut denkbar, daß die nicht mehr funktionsfähigen Überreste des Haftorganes auf dem Wege des Funktionswechsels eine neue Aufgabe übernahmen. Ja die Zähnchenform dieses Rudimentes würde sogar dafür sprechen, da von vornherein gar nicht einzusehen ist, daß beim Schwinden des Haftorganes gerade Cuticularzähnchen an seine Stelle treten sollten.

Scheinbar widerspruchsvoller auf den ersten Blick sind die Lageveränderungen der Nackenzähne in die Scheitelregion, die schließlich zu den Helmbildungen führen; die Helmbildungszellen haben sich nämlich nach Woltereck als identisch mit den Bildungszellen der Scheitelzähnchen erwiesen, so daß wir schließlich dahin gelangen anzunehmen, daß die Nackenzähne der Daphnien genetisch dasselbe sind wie die späteren Helme. Doch auch dieses Ergebnis läßt sich ohne Schwierigkeit mit meiner Annahme in folgender Weise kombinieren. Das Haftorgan hat beim Übergang zur halbpelagischen und schließlich zur pelagischen Lebensweise seine Funktion immer mehr eingebüßt, und wurde zu den Zähnchen rückgebildet; sollte nun die Helmbildung der Wesenbergschen Annahme entsprechend, das Schweben im Wasser erleichtern, was ja immerhin möglich ist, auch wenn — wie Wolterecks Experimente zeigen — die Ab- und Zunahme der Helme viel eher durch die Nahrung und durch innere Faktoren reguliert wird, als durch die Wassertemperatur, so wäre nichts näher liegend, als daß die Bildungszellen der Zähnchen, die nunmehr wieder disponibel sind, in den Dienst der neuen Aufgabe treten, das Schweben zu erleichtern, und zwar in der Weise, daß sie zur Helmbildung herangezogen werden. Es läge also der Fall vor, daß gerade das durch den Übertritt in ein neues Milieu funktionslos gewordene Organ in den Dienst der neuen Lebensweise gestellt wird.

Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß alle von mir beobachteten Fälle von Nackenzähnen Planktonkolonien ungehelmteter Daphnien betrafen. Die Unterscheidung der vier Kolonientypen würde übrigens nicht alteriert, auch wenn der von mir gemachte Versuch, diese Verhältnisse genetisch zu erklären, sich als verfehlt erweisen sollte.