Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden.

Von

Wolfgang Ostwald.

(Aus dem Zoologischen Institut in Leipzig.)

Mit 7 Figuren im Text.

Eingegangen am 26. Juni 1904.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Geschichte des »Saisonpolymorphismus« und Absicht der Untersuchung	415
II. Versuche mit <i>Hyalodaphnia cristata</i>	421
III. Versuche mit <i>Daphnia pulex-pennata</i>	439
IV. Zusammenfassung und Schlüsse.	449

I.

Der Begriff des Saisondi- oder polymorphismus wurde von WALLACE aufgestellt, der die schon früher bekannte Erscheinung, daß zwei oder mehrere Variationsformen derselben Species in regelmäßiger Weise sich mit der Jahreszeit ablösten, zuerst mit diesem Namen bezeichnete. Während aber bis zu jener Zeit hauptsächlich nur die Aufmerksamkeit der Systematiker¹⁾ sich auf diese bemerkenswerten Tatsachen erstreckte, gewannen sie ein allgemeineres und insbesondere biologisches Interesse zuerst durch die berühmten Untersuchungen von DORFMEISTER²⁾ und WEISMANN³⁾, welche durch Züchtungsversuche die direkte Abhängigkeit der Saisonvariationen spez. gewisser Schmetterlinge von der Temperatur der betreffenden Jahres-

¹⁾ Siehe z. B. ZELLER, Stett. ent. Z. 1849. T. 10; STAUDINGER, ibidem 1862. T. 23 usw.

²⁾ DORFMEISTER, Mitth. d. naturw. Ver. f. Steiermark. 1864 u. 1879.

³⁾ WEISMANN, Studien z. Descendenztheorie. I. Leipzig 1875.

zeit erwiesen. Diese Abhängigkeit erstreckte sich sogar so weit, daß durch willkürliche Änderung der Züchtungstemperatur nicht nur jede der bekannten Variationen, sondern auch in der freien Natur unbekannte Zwischenformen gezogen werden konnten. Seit diesen Untersuchungen haben sich in schneller Folge die Nachrichten über Variationsgruppen, welche sich in einem derartigen Sinne deuten lassen, gemehrt. Speziell auf den besonders ins Auge fallenden Saisonpolymorphismus der Schmetterlinge beziehen sich zahlreiche spätere Arbeiten, so die von EIMER¹⁾, MAYER²⁾, URECH³⁾, TRIMEN⁴⁾, MARSHALL⁵⁾, RUHMEN⁶⁾, sowie insbesondere die von MERRIFIELD⁷⁾, E. FISCHER⁸⁾ und STANDFUSS⁹⁾. Sodann aber eröffnete sich eine neue, insbesondere reiche Fundgrube derartiger Erscheinungen durch das nähere Studium der niederen Süßwasserflora und -Fauna, ein Studium, das durch die Gründung und Entwicklung eines neuen Wissenschaftszweiges, einer Süßwasserplanktologie, seine Bedeutung zum Ausdruck brachte. Hier zeigten sich jahreszeitliche Veränderungen bei fast allen Organismenklassen. So wiesen Temperaturvariationen nach

bei niederen pelagischen Pflanzen:

APSTEIN¹⁰⁾, ZACHARIAS¹¹⁾, WESENBERG-LUND¹²⁾ LEMMERMAN¹³⁾
bei *Dinobryon*;

WESENBERG-LUND¹⁴⁾ bei *Asterionella*; nach dem letzteren Autor
ist eine derartige Variabilität noch wahrscheinlich, wenn auch
noch nicht nachgewiesen bei *Fragilaria*¹⁵⁾ ¹⁶⁾;

¹⁾ EIMER, Die Entstehung d. Arten usw. Jena 1888.

²⁾ MAYER, Psyche (engl.). Vol. 8. 1897.

³⁾ URECH, C. R. Trav. 80. Sess. Soc. Helv. Sc. N. 1897.

⁴⁾ TRIMEN, Trans. Lond. Ent. Soc. 1897 u. Nature. Vol. 59.

⁵⁾ MARSHALL, Ann. Mag. N. H. (7). Vol. 2. Dublin.

⁶⁾ RUHMEN, Entom. Nachrichten. 24. Jahrg.

⁷⁾ MERRIFIELD, The Entomologist. 1892 u. 1893.

⁸⁾ E. FISCHER, Allg. Ztschr. f. Entom. Bd. 6 u. Transmutation d. Schmetterlinge usw. Berlin 1895.

⁹⁾ STANDFUSS, N. Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw. Bd. 36.

¹⁰⁾ APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896.

¹¹⁾ ZACHARIAS, Forschungsber. d. Biol. St. Plön. Bd. I u. Bd. II (1894).

¹²⁾ WESENBERG-LUND, Biol. Centralbl. 1900.

¹³⁾ LEMMERMAN, Forschungsber. d. Biol. St. Plön. Bd. X. 1903.

¹⁴⁾ WESENBERG-LUND, Biol. Centralbl. 1900.

¹⁵⁾ Ibidem.

¹⁶⁾ Auch bei höheren Pflanzen ist neuerdings deutlicher Saisonpolymorphismus nachgewiesen worden von WETTSTEIN, Akademieber. d. math.-nat. Kl. Wien 1899.

bei Infusorien:

LAUTERBORN¹⁾, APSTEIN²⁾, ZACHARIAS³⁾, WESENBERG-LUND⁴⁾ bei *Peridinium* und *Ceratium*;

WESENBERG-LUND⁵⁾ außerdem bei *Dilephus trachelioides* Zach.;

bei Rotatorien:

LAUTERBORN⁶⁾, BURCKHARDT⁷⁾, WESENBERG-LUND⁸⁾ bei *Polyarthra*;

WESENBERG-LUND⁹⁾ ferner bei *Synchaeta* und *Asplanchna*;

ZACHARIAS¹⁰⁾ und M. VOIGT¹¹⁾ bei *Triarthra*;

APSTEIN¹²⁾, LAUTERBORN¹³⁾, WESENBERG-LUND¹⁴⁾ bei *Anuraea* usw.;

bei niederen Crustaceen:

P. E. MÜLLER¹⁵⁾, SARS¹⁶⁾, KING¹⁷⁾, HERRICK¹⁸⁾, STINGELIN¹⁹⁾,
RICHARD²⁰⁾, LUNDBERG²¹⁾, STEENROOS²²⁾, BURCKHARDT²³⁾ usw.
bei Daphnien;

P. E. MÜLLER²⁴⁾, SARS²⁵⁾, ZACHARIAS²⁶⁾, STEENROOS²⁷⁾, APSTEIN²⁸⁾,
LUNDBERG²⁹⁾, BURCKHARDT³⁰⁾, WESENBERG-LUND³¹⁾ bei *Hyalodaphnia* usw. usw.

Eine gute Zusammenstellung der wichtigsten Saisonvariationen bei niederen Süßwasserorganismen gibt WESENBERG-LUND in seiner hier oft zitierten Arbeit: Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralbl. 1900.

1) LAUTERBORN, Biol. Zentralbl. Bd. 18. 1898.

2) APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896.

3) ZACHARIAS, Plöner Ber. Bd. I u. II.

4) WESENBERG-LUND, l. c.

5) Ibidem.

6) LAUTERBORN, l. c.

7) BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.

8) WESENBERG-LUND, l. c.

9) Ibidem.

10) ZACHARIAS, l. c.

11) M. VOIGT, nach einstweilen noch mündlicher Mitteilung.

12) l. c.

13) l. c.

14) l. c.

15) P. E. MÜLLER, SCHIÖDTE nat. Tidskr. III. Vol. 5. 1868.

16) SARS, Christiania forh. ved. selsk. 1890.

17) KING, Proc. Roy. Soc. van Diemensland. Vol. 2. Part. 2.

18) HERRICK, Geol. a. nat. hist. surv. of Minnesota.

19) STINGELIN, Plöner Berichte. Bd. 5. 1897.

20) RICHARD, Ann. d. Sc. Nat. Zool. Sér. 7. 1895 u. Sér. 8. T. 2. 1896.

21) LUNDBERG, Bihang t. Svensk. Vet. Akad. Handl. T. 20. 1894.

22) STEENROOS, Acta soc. pr. Fauna et Flor. Fennica. T. 17. 1898.

23) BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.

24) l. c.

25) SARS, l. c.

26) ZACHARIAS, Plöner Berichte. Bd. I. II u. X.

27) l. c.

28) l. c.

29) l. c.

30) l. c.

31) l. c.

Vergleicht man nun die aufgezählten Arbeiten über Saisonpolymorphismus untereinander, so läßt sich insbesondere ein bedeutsamer Unterschied feststellen. Zunächst bestand der Nachweis einer Temporalvariabilität definitionsgemäß nur darin, daß auf statistischem Wege gezeigt wurde, wie in regelmäßiger und jährlich wiederkehrender Reihenfolge die einzelnen zur betreffenden Variationsgruppe gehörigen Saisonformen einander ablösen. Die Methodik dieses Nachweises war der Literatur entsprechend dreierlei Art. Teils konnte er durch gelegentliche sprunghafte Feststellungen der zur Zeit vorkommenden oder vorherrschenden Variationen, teils durch regelmäßige kontinuierliche Beobachtungen z. B. ein und desselben Wasserbeckens, teils aber auch, für den Fall nämlich, daß die Variationen nicht sprunghafte, sondern ineinander übergehende sind, durch Tabellen, welche an beliebig gesammelten, bezeichneten und geordneten Exemplaren die Veränderung der einzelnen Eigenschaften mit der Jahreszeit zeigten, erbracht werden. Im ersteren Sinne sind wohl die meisten der obengenannten Temporalvariationen festgestellt worden. Schwieriger war die Ausführung der zweiten Methode, indem dieselbe fast ausschließlich, speziell was die Temporalvariationen niederer Wasserorganismen anbetrifft, an das Vorhandensein von Stationen gebunden ist. Gearbeitet haben nach ihr insbesondere ZACHARIAS in Plön (seit 1893), WESENBERG-LUND in Lyngby (am Fursee und Frederiksborger Schloßsee) und BURCKHARDT (am Vierwaldstätter See). Nach der dritten Methode endlich sind z. B. die Untersuchungen von LAUTERBORN¹⁾ über die Temporalvariation von *Anuraea*, von BURCKHARDT²⁾ über die von *Bosmina* und *Daphnia* ausgeführt worden. Der wesentlichste hier in Betracht kommende Unterschied dieser drei Methoden besteht in der verschiedenen Sicherheit ihrer Ergebnisse. Als genauester, wenn auch mühsamster Weg ist hierbei ohne Zweifel die tägliche Beobachtung, wie sie an Stationen geschehen kann, zu bezeichnen.

Während sich aber die mit Hilfe der drei letztgenannten Methoden unternommenen Untersuchungen der Definition der Temporalvariabilität entsprechend nur auf die Feststellung des zeitlichen Zusammenhanges zwischen den einzelnen Variationsformen beschränken, bedeuten ihnen gegenüber eine kleinere Anzahl von Arbeiten, die von DORFMEISTER, WEISMANN, E. FISCHER und STANDFUSS einen beträcht-

¹⁾ LAUTERBORN, l. c.

²⁾ BURCKHARDT, l. c.

lichen Fortschritt insofern, als in ihnen das bezeichnete Abhängigkeitsverhältnis einer weiteren, erfolgreichen Analyse unterworfen wurde. Denn während die Untersuchungen der Mehrzahl der Autoren den bestimmenden Einfluß z. B. eines Faktors der komplexen Größe Jahreszeit, den Einfluß bei Temperatur nur wahrscheinlich machen aber nicht beweisen konnten, haben die bezeichneten Forscher den Beweis dieser Vermutung (für eine Organismengruppe) erbracht. Ein derartiger analysierender Beweis, welcher meist den Eindruck eines bedeutenden kausalen Fortschrittes macht, ist nur möglich durch das Experiment. Darin aber, daß es in einer Anzahl von Fällen gelungen ist, den Begriff der Temporalvariabilität näher zu charakterisieren und ihn in den engeren und schärferen einer Temperaturvariabilität umzuwandeln, besteht der wichtige oben angedeutete Unterschied innerhalb der bisherigen Untersuchungen. Zugleich liegt hierin aber auch die Anregung, den Versuch zu machen, die so bezeichneten Lücken durch die Feststellung des allein bestimmenden Einflusses der Temperatur auch bei den statistisch festgestellten Temporalvariationen anderer Organismen auszufüllen. Die folgenden Untersuchungen entsprangen zunächst dieser Überlegung.

Sodann aber schien folgender Gedankengang noch für die besondere Zweckmäßigkeit einer derartigen Untersuchung zu sprechen. Bei der Feststellung des Temperatureinflusses auf die Variationsbildung der Schmetterlinge handelte es sich um thermische Wirkungen fast ausschließlich auf die Färbung und Zeichnung der Tiere, also um besonders deutliche und relativ scharf definierbare physikalisch-chemische Prozesse. Wenn schon auch diese Vorgänge in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur noch nicht weit analysierbar sind, so finden sich doch weit eher Angriffspunkte in der Chemie resp. physikalischen Chemie für ihre Erklärung als z. B. einstweilen Aussicht vorhanden ist, den eventuellen Einfluß der Temperatur auf morphologische Vorgänge spez. auf Wachstumsgeschehnisse einer derartigen irgendwie erfolgreichen Analyse zu unterziehen. Bei den Temporalvariationen der niederen Wasserorganismen handelt es sich aber fast ausschließlich um rein morphologische Veränderungen. Infolgedessen hat der ev. Nachweis einer direkten Abhängigkeit nicht nur des Wachstums überhaupt, sondern insbesondere auch eines spezifischen Wachstums von der Temperatur ein größeres, vor allem entwicklungsphysiologisches Interesse. Auch dieser Gedanke ließ eine derartige Untersuchung unternehmenswert erscheinen.

Was die Wahl des Materials anbetraf, so mußte von vornherein einer Hauptschwierigkeit Rechnung getragen werden, eine Schwierigkeit, welche wohl auch der ausschlaggebende Grund des Fehlens experimenteller Beweise für die Abhängigkeit der Saisonvariationen weiterer Organismen von der Temperatur gewesen ist. Diese in der Tat äußerst unangenehme Eigenschaft der in Frage kommenden Organismen besteht in ihrer sehr geringen Lebensfähigkeit, die speziell Züchtungsversuche bei der größten Mehrzahl der Arten bis jetzt unmöglich gemacht hat. Diese Vergänglichkeit besonders des Süßwasserplanktons ist genügend bekannt und aus den Lebensbedingungen dieser Organismen ja auch erklärlich. Die meisten Autoren geben übereinstimmend an, daß bei Zimmertemperatur frische Planktonfänge wenige Stunden, bei höherer Temperatur natürlich noch kürzere Zeit und auf Eis vielleicht 1—2 Tage lang lebend zu erhalten sind¹⁾. Umgekehrt war es zum Zwecke der Untersuchung unbedingt erforderlich, wenigstens einige Tage dauernde Versuche bei höherer, sommerlicher Temperatur anzustellen. Trotz dieser scheinbaren Aussichtslosigkeit eines solchen Unternehmens erwies sich aber bei näherem Zusehen, daß diese oben bezeichnete Regel nicht für alle Species und insbesondere nicht für alle Kulturbedingungen gilt.

Ein zweiter erschwerender Grund war die meist mikroskopische Größe der in Frage kommenden Organismen, welche ein isoliertes Züchten unter den für die Lebenserhaltung in der Gefangenschaft notwendigen Bedingungen vereitelte. Aus diesem Grunde konnten besonders die Rotatorien, welche wohl die reichhaltigsten und ausgeprägtesten Temporalvariationen unter den Planktonorganismen zeigen, nicht verwendet werden. Für diese letztere Tiergruppe kam noch hinzu, daß die Fortpflanzungsverhältnisse derselben noch zum großen Teil unbekannt waren, so daß noch eine beträchtliche Vorarbeit einzelwissenschaftlicher und vom Plan der Untersuchung abweichender Art zu leisten gewesen wäre.

Die genannten Gründe machten die Auswahl des Materials zu einer unerwünscht kleinen und es erwiesen sich zuletzt nur die Ento-

¹⁾ So sagt z. B. schon SCHÖDLER, l. c. S. 27 für *Hyalodaphnia*: »Denn eine fortgesetzte Entwicklungs-Beobachtung an ein und demselben Individuum ist wegen der äußerst zarten Natur dieser Thierchen, welche in der Gefangenschaft selten länger als 2 Tage ausdauern, nicht wohl ausführbar.« Analoge Bemerkungen finden sich in fast allen Planktonarbeiten, die sich mit lebendem Material beschäftigt haben.

mostraken als brauchbar. Unter diesen kamen in Frage: Die eulimnetischen Species *Bosmina* und *Hyalodaphnia*, sowie die Species *Daphnia* als diejenigen Formen, an welchen bis jetzt eine deutliche Temporalvariation festgestellt worden ist. Die Untersuchungen über *Hyalodaphnia* und *Daphnia* sollen im folgenden beschrieben werden.

II.

A. Allgemeines.

1) Das in Frage kommende Genus *Hyalodaphnia* wurde aufgestellt und zum ersten Male näher charakterisiert durch SCHÖDLER¹⁾ im Jahr 1866. Allerdings war der Hauptrepräsentant des Genus, die Species *H. cristata* bereits 1862 von SARS²⁾ unter dem Namen *Daphnia cristata* beschrieben worden, doch wurde von SCHÖDLER die Beschreibung bedeutend vervollständigt, sowie eine Reihe anderer sehr verwandter Formen mit der genannten Art unter einem Namen (*Hyalodaphnia*) zusammengefaßt. Auch SARS hat sich später selbst dieser Einteilung und Bezeichnung angeschlossen³⁾. Schon SCHÖDLER bemerkte die außerordentliche Variabilität des Genus und sah sich veranlaßt neben einzelnen nach seiner Ansicht deutlich voneinander trennbaren Species (*Hyalodaphnia cristata*, *H. Cederströmi*, *H. cucullata*, *H. Kahlbergensis*, *H. berolinensis*) eine Anzahl von Variationen zu unterscheiden, welche den Übergang zwischen den genannten Species darstellten (z. B. *v. sima* und *v. lacustris* als Endglieder einer Reihe, in deren Mitte *H. berolinensis* steht usw. usw.). Mit der Zeit mehrten sich die Angaben über die große Variabilität nicht nur dieser Species, sondern des Planktons überhaupt, so daß bald die Notwendigkeit zutage trat, Zusammenfassungen resp. Verschmelzungen von Variationen zu Gruppen vorzunehmen. In diesem Sinn entstanden die ausgezeichneten Arbeiten von JULES RICHARD, Revision des Cladocères. Ann. des sciences nat. Zool. T. XVIII. 1894 u. T. II. 8^{ième} série 1896, eine Bearbeitung der Rotatorien im gleichen Sinne durch ROUSSELET⁴⁾ und WEBER⁵⁾ usw. Da wurde 1890 von SARS⁶⁾, nachdem schon

1) SCHÖDLER, Tr. Archiv f. Naturgesch. V. 32.

2) SARS, Christiania forh. ved. selsk. Aar 1861.

3) SARS, ibidem, aar 1890. No. 1.

4) ROUSSELET, Journ. Quek. Mikr. Soc. Sér. 2. Vol. 6. 1897.

5) WEBER, Revue Suisse d. Zool. T. 5. 1898.

6) SARS, l. c. 1890.

früher von POPPE¹⁾, P. E. MÜLLER²⁾ und ZACHARIAS³⁾ ähnlichen Gedanken, wenn auch in noch unbestimmter Form, Ausdruck gegeben worden war, darauf aufmerksam gemacht, daß diese Variabilität spez. die von *Hyal. cristata* in gewissem Sinne eine geordnete sei. Er fand nämlich bei *Hyalodaphnia*, daß, während die normale Form *H. cristata* bekanntermaßen im Sommer zu finden war, eine Varietät derselben mit abgerundetem Kopfe als *forma vernalis* regelmäßig nur in den ersten Frühlingsmonaten auftrat. Diese Beobachtungen wurden nun wiederholt bestätigt und erweitert. So gelang es z. B. ZACHARIAS⁴⁾ am Plöner See genau den Formenkreis, welcher spez. von dem Kopfkontour von *Hyalodaphnia* während eines ganzen Jahres durchlaufen wurde, festzustellen und abzubilden. Dieselbe Erscheinung konnte WESENBERG-LUND⁵⁾ in Dänemark feststellen und ähnliche Resultate ergaben die Untersuchungen von APSTEIN⁶⁾, STEENROOS⁷⁾ und BURCKHARDT⁸⁾. Dabei stellten sich allmählich zwei Formenkreise heraus, von denen der eine die Species resp. Variationen von *H. cristata-Kahlbergensis-berolinensis*, der andre die sehr nah verwandten Formen *D. hyalina-cucullata-apicata* umschloß. Durch diese Arbeiten war die Temporalvariabilität des Genus *Hyalodaphnia* auf statistischem Wege erwiesen worden und die weitere Analyse des Problems hatte sich also an die letztgenannten Untersuchungen zu knüpfen.

2) Es handelte sich nun darum, das Versuchsmaterial in ausreichender Menge zu verschaffen. Ich fischte im Sommer 1902 in fast allen größeren stehenden Gewässern und Teichen der Umgebung von Leipzig, ohne daß es mir aber gelang, diese Species hier nachzuweisen. Es ist nicht unmöglich, daß meine im Vergleich zu der ausgebildeten Methodik der eigentlichen Planktologie etwas unvollkommene Fangweise, insbesondere der Umstand, daß mir nur selten Boote zur Verfügung standen und ich fast ausschließlich auf Wurfänge vom Ufer aus angewiesen war, Schuld an diesem ungünstigen Resultate hat. Anderseits ist auch zu berücksichtigen, daß *Hyal-*

¹⁾ POPPE, Abh. nat. Ver. Bremen. 1889.

²⁾ P. E. MÜLLER, Naturh. Tidskr. III. Rekke. Bd. 5. 1868. Kjöbenhavn.

³⁾ ZACHARIAS, Schr. d. nat. Ges. Danzig. Bd. VI. 1887 u. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.

⁴⁾ ZACHARIAS, Plöner Ber. Bd. I, II u. X.

⁵⁾ WESENBERG-LUND, Biol. Zentralbl. 1900.

⁶⁾ APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896.

⁷⁾ STEENROOS, Acta soc. pro Fauna et Flora Fennica. T. 17. 1898.

⁸⁾ BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.

daphnia als eulimnetische Species vorzugsweise in tieferen und wohl auch meist größeren Gewässern lebt, während die Leipziger Gewässer im Gegensatz hierzu nur eine maximale Tiefe von etwa 5—6 m aufweisen. Endlich aber ist es ein nicht ungewöhnliches Vorkommnis, daß eine oder die andre sonst häufige Planktonspecies in einem Jahre sehr selten ist oder überhaupt fehlt¹⁾.

Ich besuchte deshalb im Herbst 1902 die Plöner Biologische Station, in der Hoffnung, dort das gesuchte Material zu erlangen. In der Tat gelang es mir bald, insbesondere dank des ratenden Beistandes des Leiters der Station, Herrn Dr. O. ZACHARIAS, sowie der tatkräftigen Unterstützung meines Freundes, des damaligen Assistenten Dr. M. VOIGT, Hyalodaphnien in genügender Menge mir zu verschaffen. Ich fischte die Species und zwar die kurzhelmige Varietät derselben (*H. cristata*) in der Zeit von Oktober bis Dezember aus folgenden Seen der Plöner Umgebung:

Großer Plöner See, allerdings nur spärlich und in größeren Tiefen (Schließnetzfüge von etwa 30 m und tiefer); bis etwa 20 m kein Exemplar.

Schoe-See, ziemlich zahlreich.

Trammer-See, spärlich.

Ferner besonders häufig, ja neben *Cyclops strenuus*, *Bosmina* und einigen wenigen *Fragilaria* und *Melosira*-Bändern als fast einzigen Vertreter des Planktons im Trentsee.

Nicht wiedergefunden habe ich die Species z. B. im Edebergsee, obgleich sie auch hier vorkommt. Ein nicht unwahrscheinlicher Grund für das Fehlen der Species gerade in diesem See liegt wohl in dem gleichzeitig beobachteten massenhaften Auftreten von Schizophyceen, spez. von *Aphanizomeron*. Es existieren nämlich einige allerdings noch sehr der Erweiterung bedürftige Beobachtungen über die Koexistenz verschiedener Planktonorganismen, Beobachtungen, welche unter andern zu einer Unterscheidung von sog. Dinobryonseen und Chroococcaceenseen²⁾ geführt haben, d. h. zu Typen von Seen, deren Charakteristikum in der Beschaffenheit der koexistierenden Planktonorganismen liegt. Im Anschluß an diese Erfahrungen möchte ich auch die berichtete Tatsache deuten

¹⁾ Siehe z. B. ZACHARIAS, Plöner Ber. II. 1894. S. 105 ff. In der Umgebung von Leipzig nachgewiesen ist meines Wissens *Hyalodaphnia*, und zwar die Varietät *H. hermani* Daday, nur einmal von ZACHARIAS in Plöner Ber. Bd. VI. S. 119.

²⁾ Siehe z. B. APSTEIN, Das Süßwasserplankton. 1896. S. 94 ff.

und zwar so, daß *Hyalodaphnia* zwar häufig mit Diatomeen, nicht aber in demselben Maße mit Schizophyceen vergesellschaftet lebt. Insbesondere scheint mir der Umstand hierfür zu sprechen, daß die Nahrung der Hyalodaphnien wohl ausschließlich aus Kieselalgen besteht. Denn untersucht man den Darm lebender Tiere, so wird man ihn fast stets gelblich, grünlich, rosa oder violett, jedenfalls fast immer aber von einer reinen, etwas durchsichtigen Farbe, die wahrscheinlich das Resultat der Einwirkung der Verdauungssekrete auf den Diatomin genannten Farbstoff der Kieselalgen darstellt, erblicken. Niemals dagegen habe ich eine lebende, frisch gefangene Hyalodaphnie mit einem körnigen bräunlichen oder bläulichen usw. Darminhalt, wie er für die Verdauungsprodukte von Cyanophyceen typisch ist, beobachten können. Daß aber in der Tat Diatomeen und wohl ausschließlich solche von Hyalodaphnien als Nahrung benutzt werden, habe ich durch später zu beschreibende Versuche nachweisen können.

3) Neben der wechselnden Häufigkeit der Hyalodaphnien in den einzelnen Fängen stellte sich noch ein bemerkenswerter Unterschied in der Lebenszähigkeit der aus verschiedenen Seen stammenden Entomostraken heraus. Obgleich es mir gelang, durch Einpacken in Eis und durch Dunkelstellen Hyalodaphnien aus dem Gr. Plöner-, Schoe- und Trammersee mehrere Tage (bis zu drei) am Leben zu erhalten, so wurde diese an und für sich ziemlich bemerkenswerte Lebenszähigkeit bei weitem übertroffen von dem aus dem relativ kleinen Trentsee gefischten Material, das ich in denselben Gefäßen, in welche ich es gleich nach dem Fange gebracht hatte, in größter Mehrzahl 1—2 Wochen am Leben erhalten konnte, dazu in einer von etwa 8—18° C. wechselnden Zimmertemperatur. Es ist außerdem zu berücksichtigen, daß diese Trentseefänge quantitativ bei weitem die reichsten waren, nicht nur an *Hyalodaphnia*, sondern auch an *Bosmina*, Diatomeen und besonders an *Cyclops strenuus*, daß daher die Gefahr einer Vergiftung des Wassers durch abgestorbene Individuen hier noch viel größer war als in den andern Fängen. Einen zureichenden Grund für dies isolierte Verhalten des Trentseematerials vermag ich nicht anzugeben; eine bemerkenswerte chemische oder physikalische Eigenschaft des Trentseewassers, etwa ein ausgezeichneter Kalkgehalt usw. ist nicht bekannt. Sicher ist allerdings, daß, wie schon oben angedeutet wurde, die allgemeine Zusammensetzung des Planktons auf seine Lebenszähigkeit einen großen Einfluß hat, und daß insbesondere das Vorhandensein von

den leicht absterbenden und verweslichen Cyanophyceen die Lebensdauer abkürzt. Während im Trentseematerial nicht eine einzige der sonst zu jener Zeit in andern Gewässern vorkommenden Schizophyceen, wie *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Bothriococcus*, *Coelosphaerum* usw., gefunden wurde, konnte man bei andern Fängen sehr bald schon makroskopisch das Vorhandensein der Blaualgen nachweisen, indem die betreffenden Gläser, zum Teil nach wenigen Stunden einen bläulichen, milchigen Schimmer, herrührend von den Verwesungsprodukten der Algen resp. ihrem Phycocyan aufwiesen.

4) Als zweckmäßigste Versuchsanordnung bzw. Kulturmethode ergab sich nach einigem Probieren folgende: Da es sich um Versuche mit konstanten Temperaturen handelte, war es zweckmäßig, zunächst einen Versuchsraum von möglichst gleichmäßiger Eigentemperatur zu wählen; in Betracht kam ein nach Norden gelegener Keller der Biologischen Station, dessen Temperatur zwar keineswegs überaus gleichmäßig war (sie schwankte ungefähr innerhalb 6°), der jedoch dem infolge der Tagesheizung sehr unregelmäßig erwärmten Laboratoriumszimmer selbstverständlich vorzuziehen war. Hier sollte zunächst ein Thermostat für eine höhere Temperatur (etwa 20—25°) aufgestellt werden, eine Absicht, die aus Mangel an Gas oder Elektrizität nur eine annähernde Verwirklichung finden konnte. Es wurde auf einem Ziegelsteinunterbau ein größeres Glasbassin mit untergelegtem Metallblech gesetzt, und zwar so, daß das Bassin nur von diffusem, nicht zu starkem Tageslicht getroffen werden konnte. Das mit Wasser angefüllte Bassin erwärmte ich zunächst mit mehreren freien Lämpchen, welche das bekannte Gemisch aus Rüböl und Petroleum brannten, später aber mit einer einzigen großen Petroleumlampe. Natürlich ist dieser sehr primitive Apparat nicht mit dem Namen eines Thermostaten zu bezeichnen; indessen entsprachen die regelmäßigen täglichen Temperaturschwankungen ungefähr der Temperaturvariabilität des Raumes selber, betrugen also zunächst nicht über 6°. Etwas verbessert wurde dieser Umstand dadurch, daß ich das nächtliche Sinken der Temperatur durch ein Größerdrehen der Lampe am Abend zu kompensieren suchte. Wenn trotzdem noch die Temperatur um einige Grade schwankte, so ist dieser Umstand unwesentlich in Anbetracht einmal der biologischen Natur der Versuche und anderseits der Tatsache, daß derartige regelmäßige und gleichsinnige tägliche Schwankungen ja auch in der freien Natur vorhanden sind. — Die Temperatur dieses Wasserbades betrug zwischen 18—23°.

Ebenfalls im Bestreben möglichst konstante Temperatur zu erhalten, wählte ich als eigentliche Versuchsbehälter zylindrische und ziemlich dickwandige Gläser von etwa 10—15 cm Höhe und 5—6 cm Durchmesser. Diese Versuchsgläser wurden entweder an einem starken Drahte am Rand des Bassins in das Bad gehängt, oder aber sie schwammen nur halb bis dreiviertel mit Wasser gefüllt frei im Bassin herum. In beiden Fällen wurde darauf gesehen, daß sich noch ein Luftvolum unter dem Wasserspiegel befand und damit miterwärmt wurde.

Was die Versuchsanordnung für niedrige Temperaturen anbetrifft, so ist ein derartiger Thermostat bekanntlich weit schwieriger

Fig. 1.

Kulturgefaß für
niedrige Temperaturen.

mit einfachen Mitteln aufzustellen. Als geeignetste Annäherung an eine solche Vorrichtung erschienen mir endlich Gefäße, welche ich im Gedanken an die sog. DEWARSchen Gefäße zur Aufbewahrung verflüssigter Gase habe herstellen lassen. Wie Figur 1 zeigt, sind dies doppelwandige Röhren, deren Mantel möglichst weit luftleer gepumpt worden ist und infolgedessen die Fähigkeit der Wärmeleitung und -strahlung zu einem großen Teile verloren hat. Ein gleichfalls ausgepumpter hohler Deckel oder besser noch ein dichter Wattedropf schließt die Öffnung. Wie schon die Anwendung derartiger Gefäße zur Aufbewahrung sehr tief abgekühlter Flüssigkeiten wie flüssiger Gase lehrt, konnte ich mich davon überzeugen, daß z. B. die gleiche Menge fein zerstoßenes Eis in einem derartigen verschlossenen Gefäß 3—4 mal soviel Zeit braucht um zu schmelzen als in einem gewöhn-

lichen Glas von gleichen Dimensionen. Diese Gläser wurden nun in einen Glaskübel gestellt, in dem sich andauernd Wasser mit Eis befand, so daß die Temperatur nur sehr selten einige Grade über 0 stieg.

In diese Versuchsgläser wurden die unter dem Mikroskop herausgesuchten Hyalodaphnien gebracht, und zwar, was mir besonders wichtig erschien, immer nur ein Tier in ein derartiges Gefäß. Allerdings ergaben sich in der ersten Zeit nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten das meist sehr durchsichtige und kleine Tier in der relativ großen Wassermasse aufzufinden, indessen lernte ich diese Technik nach einiger Übung. Ebenfalls etwas zeitraubend und unangenehm

war das tägliche Fangen der einzelnen Individuen mittels einer Pipette, zum Zwecke der Untersuchung auf einem nassen Objektträger unter dem Mikroskop. Ich habe in der ersten Zeit während dieser Prozedur viele Verluste zu erleiden gehabt, und es ist immerhin auch für die Lebensfähigkeit der Hyalodaphnien bemerkenswert, daß einige derselben bei 30—40facher Wiederholung dieses Vorganges mit dem Leben davon kamen.

Das Wasser, welches sich in den Gefäßen befand, entstammte selbstverständlich immer nur dem Gewässer, aus welchem das Tier selbst gefangen worden war, da doch gewisse, wenn auch noch nicht näher definierbare chemische usw. Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Seen zu bestehen scheinen. Vor allen Dingen ist natürlich Wasserleitungswasser vollständig auszuschließen. Um möglichst alle Unreinigkeiten, andre Organismen und sonstige Störungen auszuschließen, wurde das Wasser vorher noch sorgfältig filtriert.

Es gelang mir auf diese Weise nicht nur in den Kälteversuchen, sondern auch bei der relativ sehr hohen Temperatur von über 20° die Hyalodaphnien zunächst einige Tage am Leben zu erhalten resp. ihre parthenogenetischen Eier im Brutraum sich weiter entwickeln zu lassen. Dann aber starben sie ab, die Eier entwickelten sich nicht weiter resp. abortierten, oder traten trotz deutlich sichtbarer Differenzierung im Ovarium nicht in den Brutraum über. Der sehr naheliegende Grund hierfür bestand augenscheinlich in dem Futtermangel bei der bisherigen Anordnung. Um nun die Schwierigkeit des Wiederauffindens der Tiere, insbesondere der eben geborenen Jungen nicht noch zu vergrößern, versuchte ich, ob limnetische Pflanzen, die ich in einer Reibschale zerrieb und mit der Pipette tropfenweise den Versuchsgläsern zusetzte, von den Daphnien genommen würden. Dieser Versuch gelang vortrefflich mit zerriebenen Diatomeen (*Fragilaria*, *Melosira* usw.), mißglückte durchaus, wie schon oben angedeutet wurde, bei Cyanophyceen (*Aphanizomenon*, *Anabaena* usw.). Auch nur eine geringe Beimengung von Schizophyceen zu den zerriebenen Kieselalgen zeigte dadurch, daß sie schon in sehr kurzer Zeit eine Trübung des Wassers hervorrief, ihren verderblichen Einfluß. Ein sicheres Kennzeichen für die Reinheit des zerriebenen Diatomeenmaterials bestand darin, daß beim Vorhandensein von Cyanophyceen der Inhalt der Reibschale, meist schon während des Reibens bläulich, unter Umständen sehr intensiv dunkelblau wurde. Allerdings nahm der Darminhalt der auf diese Weise gefütterten Hyalodaphnien nicht die normale, schöne, reine Färbung

an, sondern zeigte meist einen hellen gelblich, bis grünlichgrauen Ton; doch war die Nahrungsaufnahme sicher, insbesondere bei den im Versuchsgläse geborenen Individuen zu konstatieren.

Nachdem auch diesem Umstand Rechnung getragen worden war, gelang es mir einzelne Hyalodaphnien nicht nur wochenlang am Leben zu erhalten, sondern auch mehrfach Junge zu züchten. Das Maximum der Lebenszähigkeit oder der Anpassungsfähigkeit an die Existenzbedingungen der Versuchsanordnung besaß ein Exemplar, welches 5 Wochen lang im Wärmebassin lebte und sich in bezug auf seine Reproduktionsfähigkeit wie folgt verhielt (Auszug aus dem Versuchstagebuch):

- 11. Nov. eingesetzt mit 3 Eiern;
- 13. Nov. die Embryonen scheinen abortiert zu sein, jedenfalls verloren, wieder 4 Eier;
- 17. Nov. 2 Junge geboren, 2 sind abortiert;
- 18. Nov. wieder mit 6 Eiern;
- 20. Nov. 3 lebende Junge geboren, die andern teils an der Oberfläche umgekommen, teils abortiert (graues Gerinnsel im Brutraum);
- 22. Nov. wieder mit 8 Eiern;
- 24. Nov. 5 entwickelte Eier, 3 sind beim Häuten verloren gegangen.

-
- 2. Dez. Inzwischen jedenfalls mehrmals Eier produziert, wegen Temperaturunregelmäßigkeit abortiert, augenblicklich abortierte Eier und ein toter Embryo (!); Ovar wieder geschwollen;
 - 3. Dez. wieder mit 4 gesunden Eiern;
 - 6. Dez. Embryonen abortiert, wieder mit 4 Eiern;
 - 8. Dez. nur noch 3 Eier vorhanden, Ovar wieder geschwollen;
 - 9. Dez. Embryonen abortiert oder verloren, wieder mit 6 oder 7 Eiern;
 - 11. Dez. nur noch 4—5 Eier (entwickelt), Ovar wieder dick geschwollen;
 - 12. Embryonen verloren, wieder mit 8 Eiern;
 - 15. Dez. mit nur noch 3 entwickelten Eiern; in Formol.

Die Produktion beläuft sich also während der 5 Wochen in etwa 9 »Würfen« auf gegen 50 Eier, von denen allerdings nur ein verschwindender Bruchteil sich zu Ende entwickelte.

Da es auf die geschilderte Weise zum ersten Male gelang eine eulimnetische Planktonspecies in Gefangenschaft lebend zu erhalten

und somit entgegen der allgemein herrschenden Ansicht die Möglichkeit einer experimentellen Untersuchung auch dieser Organismen zu erweisen, glaubte ich die hier angewendeten Versuchsbedingungen in obiger Ausführlichkeit schildern zu sollen.

B. Resultate.

Das Hauptziel der Untersuchung bestand in dem ev. Nachweis des direkten Einflusses der Temperatur des Kulturwassers auf die morphologische Beschaffenheit der gezüchteten Jungen, speziell auf die Größe und Gestalt des Kopfhelmes. Daneben ergaben sich indessen einige eng mit diesem Problem zusammenhängende biologische Beobachtungen, welche mir der Mitteilung wert erscheinen und ebenfalls hier angeführt werden sollen.

Als Versuchstiere wurden ausgewachsene, parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen gewählt, deren Kopfform durch beistehende, mit Hilfe eines Zeichenapparates gefertigte Figuren veranschaulicht wird. Es war zu bemerken, daß die damals herrschende Größe des

Fig. 2.

b, b' bei etwa 20° gezogene Junge der Mütter *a, a'*.

Helmes zunächst in allen zur Untersuchung gelangten Gewässern und ferner auch individuell relativ sehr wenig schwankte. Die Abbildungen veranschaulichen ungefähr die Extreme, die ich in meinem Material von damals finden kann. Zur Erhöhung der Sicherheit der Resultate wurden nun in den Fällen, bei welchen neben der gleich näher zu bezeichnenden geeigneten geschlechtlichen Beschaffenheit der Tiere derartige kleine Verschiedenheiten in der Helmgröße zu konstatieren waren, die Daphnien mit größeren Helmen in das Kältebassin und die mit kürzeren ins Warmbassin gebracht. Die unten näher zu beschreibende Vergleichsweise der gezüchteten Hyalodaphnien wird dies Verfahren insbesondere rechtfertigen. Zur Verwendung

gelangten ferner nur solche Weibchen, welche ein deutlich geschwollenes, fast immer grünfarbenes, ev. schon in die Zahl der zu bildenden Eier differenziertes Ovar besaßen, oder deren Eier eben in den Brutraum übergetreten waren und sich als noch ungefurcht erwiesen. Die Berücksichtigung namentlich dieses letzteren Punktes erwies sich später als sehr wesentlich. Die Zahl der Eier der im Freien gefangenen Tiere schwankte zwischen 1—5.

1. Verhalten der Warmwasserformen.

Blieben die Hyalodaphnien zunächst einige Tage unter den neuen Existenzbedingungen am Leben, so zeigte sich eine Erscheinung, welche vielleicht $\frac{3}{4}$ sämtlicher Zuchtversuche trotz der Fortexistenz der Muttertiere vereitelte, nämlich ein Absterben oder Abortus der Eier. Nur in seltenen Fällen entwickelten sich die schon im Freien in den Brutraum übergetretenen oder gleich zu Anfang der Gefangenschaft in ihn übergeführten Eier fertig. Beim Verlauf dieses augenscheinlich durch den jähen Temperaturwechsel hervorgerufenen Vorganges wurden zunächst die Eier gleichmäßig grau bis graubraun und verloren ihre innere Struktur. Später zerriß oft die Eischale und der granulöse Inhalt tritt hervor in den Brutraum, aus dem er mit kantig und spitz gefalteten Schalenstücken nach und nach ausgestoßen wurde. Diese Krankheit schien ansteckend zu sein, da oft zuerst nur ein oder zwei Eier von ihr befallen wurden, zuletzt aber in den meisten Fällen der ganze Inhalt des Brutraumes, falls nicht schon weiter entwickelte Eier, die etwas mehr immun zu sein schienen, vorhanden waren, infiziert und vernichtet wurde. Ein besonderer Schaden für den mütterlichen Organismus schien aus diesem Abortus trotz massenhafter Wiederholung nicht zu erwachsen. — Es wurden nun in der Gefangenschaft bei eifriger Nahrungsaufnahme meist schon in sehr kurzer Zeit (1—2 Tage hinterher) neue Eier produziert und in den Brutraum befördert. Dabei ergab sich eine sehr sinnfällige Steigerung der Fruchtbarkeit, indem die Zahl der Eier hier fast regelmäßig mehr betrug als bei den im Freien gefangenen Individuen und häufig die Zahl 8 erreichte. Die Entwicklungsdauer war durchschnittlich 3—4 Tage, ein Zeitraum, der, wie wir später sehen werden, bedeutend kürzer ist als bei den Zuchtversuchen mit Zimmer- und mit niedriger Temperatur. Diese beiden Tatsachen: die Steigerung der Eierzahl sowie der Entwicklungsgeschwindigkeit entsprechen den bereits bekannten Gesetzen über die Einwirkung höherer Temperatur auf die Produktionstätigkeit der Organismen.

Merkwürdig war es, daß auch diese stark gesteigerte Produktions-tätigkeit in gewissem Sinne ein Grund dafür war, daß nur ein sehr geringer Prozentsatz der gebildeten Eier zur vollständigen Entwicklung gelangte. Es kam nämlich nicht selten vor, daß nach den ersten 30–40 Stunden, welche eine Anzahl Eier im Brutraum zugebracht hatten, das Ovarium schon wieder eine deutliche Schwellung, die Vorstufe zu einer neuen Eiablage, zeigte. Diese letztere selbst geschah oder mußte manchmal schon vor sich gehen lange bevor die Embryonen fertig entwickelt waren; bei dieser Prozedur aber gingen in den meisten Fällen entweder die Embryonen zufällig und zum Teil verloren, oder aber sie wurden direkt sämtlich ausgestoßen. Auf diese Weise erklärt sich auch das z. B. in obigem Auszuge eines Teils des Versuchsprotokolls angegebene merkwürdige Verhalten, daß gleichzeitig mehrere Eier und Embryonen im Brutraum enthalten sein können. — Wie ich mich durch gelegentliche Funde von vollkommen frischen und dem Aussehen nach vollständig entwicklungs-fähigen Eiern in abgelegten Häuten überzeugen konnte, kam derselbe Verlust auch bei Häutungen vor. Ferner ist es sehr wahrscheinlich, daß bei den ersten Versuchen vor allen Dingen auch der Nahrungsmangel einen Einfluß sowohl auf die Produktionskraft selbst als auch auf die Ausstoßung von Eiern oder Embryonen gehabt hat. So beobachtete ich an einem hungernden Tiere, das mit kurzer Unterbrechung seit dem 4. Nov. sich im Wärmebassin befand und dort 7 Eier produziert hatte, am 7. Nov. nur 5 und am 10. Nov. sicher nur 3 Eier, welche übrigens auch nicht zur Entwicklung gelangten, da das Tier (vielleicht infolge des Nahrungsmangels) am 12. Nov. starb.

Zunächst ergab die Zucht sehr häufig Exemplare, welche zwar lebten, indessen deutlich und oft in sehr bizarrer Weise verkrüppelt waren. Auch diese Tatsache ist ungezwungen auf die im Vergleich zu den entsprechenden Einflüssen in der freien Natur zu großen und zu schnellen Temperaturänderungen zurückzuführen. Diese verkümmerten Individuen sahen zum Teil ganz aufgeblasen und vom Rücken gesehen fast kreisrund aus, die Folge einer extremen Sperrung beider Schalenhälften. Andre erschienen ganz zusammengeschrumpft und besaßen insbesondere einen unregelmäßigen mit Biegungen und Einkerbungen versehenen Kopfkontur. Dann aber erhielt ich vollständig normal aussehende und lebenskräftige junge Hyalodaphnien, welche sich nur dadurch von dem Muttertier unterschieden, daß sie einen im Verhältnis zu den übrigen Körpermaßen deutlich größeren

spez. längeren Kopf besaßen (siehe Abb.). Zu den beistehenden Abbildungen sei noch bemerkt, daß sie genau mit dem Zeichenapparat teils nach Glycerin-Gelatine- teils nach Formolpräparaten entworfen sind, und daß namentlich auf die Maße der Körperteile besondere Sorgfalt verwendet worden ist. Mit diesem Resultat scheint zunächst der direkt formgestaltende Einfluß der Temperatur auf den Helm der Hyalodaphnien erwiesen zu sein; indessen hat trotz der Evidenz des Unterschiedes hier eine berechtigte zur Vorsicht mahnende Kritik einzusetzen. Es ist nämlich zu beachten, daß bei Hyalodaphnien wie bei fast allen Organismen die jungen, unausgewachsenen Formen etwas andre Proportionen des Körpers besitzen als die erwachsenen Individuen. Dies ist direkt für Daphnien nachgewiesen, für Hyalodaphnien wenigstens vermutet worden von LUNDBERG¹⁾: The former (head) is at first in young specimens more rounded, but becomes with the increasing age concave beneath, sometimes very deeply, as shown in the figs. 9—12 (*Daphnia*). Allerdings würde diese von LUNDBERG beobachtete postembryonale Gestaltsveränderung des Kopfes, die, wie die Figuren zeigen, durch die »konkave« Einbuchtung an der ventralen Seite insbesondere in einer Differenzierung und Vergrößerung des Kopfes besteht, sehr zugunsten obiger Deutung sprechen, da hier ja gerade das Entgegengesetzte zu konstatieren war. Indessen gelten, wie bemerkt, die Beobachtungen LUNDBERGS zunächst nur für *Daphnia*; ob das Verhalten von *Hyalodaphnia* ein analoges ist, hat er nicht entscheiden können. Auch ich vermag dies nach meinen bisherigen Versuchen nicht, da es mir teils darum, weil mein Interesse zunächst auf andre Probleme gerichtet war, teils aus Mangel an Sorgfalt und Zeit nicht gelang, junge, in der Gefangenschaft geborene Hyalodaphnien länger als 2—3 Tage am Leben zu erhalten. Ein sicherer Beweis für die Richtigkeit der obigen Deutung der Verschiedenheit der jugendlichen und mütterlichen Formen kann also nur durch den Vergleich entsprechender Zusammenstellungen von Exemplaren, die bei Zimmer- oder niedriger Temperatur geboren haben resp. geboren worden sind, erbracht werden.

2. Verhalten der Kälteformen.

Die Lebenszähigkeit der Hyalodaphnien bei niederer Temperatur war, wie aus dem schon bekannten, allgemeinen Verhalten des Planktons zu schließen war, eine bedeutend größere, so daß nicht

¹⁾ LUNDBERG, On the postembryonal development of the Daphnids. Bih. till. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. 20. 1894.

soviel Mühe darauf verwandt wurde, eine möglichst große Lebensdauer zu erzielen. Die meisten Exemplare lebten 2—3 Wochen und gingen dann durch Unglück oder Ungeschicklichkeit meinerseits zugrunde. Vereinzelt gerieten sie in der regelmäßig bei allen Planktonfängen zu beobachtenden Art und Weise an die Oberfläche des Wasserspiegels mit der Luft in Berührung und blieben hier hängen, und endlich kam es vielleicht zwei- bis dreimal vor, daß sie infolge einer geradezu monströsen Überwucherung der sich an Antennen und Körper angesiedelten Flagellaten (*Colacium vesiculosum*) starben. Abortus in der bei den Warmwasserformen beobachteten Art wurde auch hier festgestellt, war indessen bedeutend seltener. Sehr sinnfällig war der Unterschied in der Zahl der produzierten Eier im Vergleich zu der der Warmwasserformen. Hier betrug sie in erstaunlicher Regelmäßigkeit mit kaum einer unzweideutigen Ausnahme zwei, also nur ein Drittel bis ein Viertel der Eieranzahl der Warmwassertiere. Interessant ist diese Zahl und die merkwürdige Regelmäßigkeit des Auftretens derselben darum, weil in ihr vielleicht ein Hinweis auf die Bildung von Wintereiern, die ja allerdings bekanntlich noch

Fig. 3.

einer Befruchtung bedürfen, aber auch regelmäßig in der Zweizahl vorhanden sind, zu finden ist. Es läßt sich hieraus schließen, daß scheinbar die Zahl der Wintereier nur von der niedrigen Temperatur bestimmt wird, während das Hinzutreten des männlichen Elementes die charakteristische äußere Gestalt usw. der Wintereier veranlaßt. — Analog zu dem Zahlenverhältnis der Eier war auch das Verhältnis der Entwicklungszeiten. Hier schwankte sie in einwandfreien Fällen zwischen 12—18 Tagen, betrug also ungefähr dreimal soviel wie bei den Wärmeformen. Verkrüppelte Exemplare

wurden mir hier nicht geboren. Die Zucht ergab nun junge Exemplare, die in unverkennbarem Maße einen deutlichen Helmunterschied mit den Mutterexemplaren besaßen und zwar sinnfällig entgegen der bei den Warmwasserformen beobachteten Tendenz. Der Helm der Jungen war, wie umstehende Abbildungen (Fig. 3) zeigen, zum

Fig. 4.

Bei 0°—5° gezogene
apicata-Form.

Teil bedeutend kürzer und runder als der der alten Formen. Besonders interessant war ein Junges, das von einem langheligigen Exemplare geboren wurde und welches bei sonst gleichmäßig gerundetem Kopfe ein kleines Spitzchen auf der Mitte desselben besaß (siehe Fig. 4). Die Form dieses Helmes entspricht also vollständig der in der Literatur als *Hyalodaphnia apicata* beschriebenen Species oder Varietät.

Dies Resultat der Kaltwasserversuche erbringt nun den tatsächlichen Beweis für den direkt formgestaltenden Einfluß der Temperatur. Denn es zeigt zunächst, daß die bei der Warmwasserzucht beobachtete Differenz in der Kopfform nicht in einer Altersverschiedenheit besteht, die durch postembryonale Entwicklung allmählich ausgeglichen wird, da ein solches an und für sich nicht unwahrscheinliches Verhalten durch die Befunde an den Kaltwasserformen, die genau die entgegengesetzte Veränderung zeigen, seine Widerlegung findet. Vielmehr beweist der Vergleich beider Versuchsreihen, daß hier, obschon in beiden Fällen die Jungen noch nicht bis zur Geschlechtsreife am Leben erhalten werden konnten, eine wirkliche Abweichung in der Gestalt, die nur in der entsprechenden Verschiedenheit der Temperaturen eine erklärende Parallele findet, vorliegt. — Es seien nun noch anschließend einige Versuche bei mittleren Temperaturen beschrieben, welche ebenfalls neben einigen andern entwicklungsphysiologischen Beobachtungen die Richtigkeit dieser Deutung ergeben.

3. Verhalten der Zimmertemperaturformen.

Wie schon oben bemerkt, schwankte die Temperatur bei diesen Versuchen ziemlich beträchtlich und zwar zwischen etwa 8—18°, war also durchschnittlich höher als die Temperatur der Seen, welche damals stets unter 10° betrug. Die Zahl der Eier entsprach ungefähr der bei den eben gefangenen Individuen festzustellenden Ziffer (3—4), war also kleiner als bei den Warmwasserformen. Die Entwicklungszeit war dementsprechend etwas größer und betrug durchschnittlich 6 Tage. Abortus und Mißgeburten kamen auch

hier, aber seltener als bei den Warmwasserversuchen vor. Was nun die Länge des Helms anbetrifft, so zeigte ein Teil der geborenen Jungen ein mittleres Verhalten, wie die beigefügten Abbildungen es veranschaulichen. Da die Temperatur des Zimmers, wenssion sehr wechselnd, so doch jedesmal höher als die der Seen, aus welchen die Muttertiere gefischt wurden, war, so zeigte der Helm der Jungen folgerichtig fast gar keinen oder doch nur einen geringen relativen Zuwachs im Vergleich zu dem der Mutterexemplare. Auch diese Versuche stimmen also mit den übrigen Temperaturversuchen gut überein. Sodann aber ergaben einige abgeänderte, indessen hierhergehörige Experimente einen etwas näheren Aufschluß über die Wirkungsweise der Temperatur, speziell über den Zeitpunkt der Entwicklung, an welchen eine Veränderung der Temperatur einzusetzen hat, um eine entsprechende Variation in der Gestalt des

Fig. 5.

b, b' bei Zimmertemperatur gezogene Junge der Mütter a, a'.

Kopfes hervorzurufen. Es wurden z. B. in zwei Fällen Muttertiere mit Eiern, welche einige Zeit, im ersteren Falle etwa 6 Tage, im zweiten vielleicht 2—3 Tage in Zimmertemperatur zugebracht hatten, in das Kältebassin gebracht. Das erste Muttertier gebar nach etwa 3 Tagen zwei Junge, welche, wie die beistehende Figur zeigt, beide einen etwas längeren Helm besaßen als die Mutter. Im zweiten Falle wurde nach etwa 4 Tagen ein Junges geboren, welches einen etwas runderen Kopf, vor allen Dingen aber ein kleines Spitzchen auf demselben, wie bei dem oben beschriebenen, vollständig im Kältebassin gezogenen Jungen von der *apicata*-Form, besaß. Das Entwicklungsstadium des Eies in dem Augenblicke genau festzustellen, in dem die Muttertiere aus Zimmertemperatur ins Kältebassin übergeführt wurden, war aus verschiedenen Gründen nicht möglich; wohl aber läßt sich aus den genannten Zeiten schließen, daß, wenn man von der Geburt aus rückwärts zählt, im zweiten Fall der Embryo in einem etwas früheren Entwicklungsstadium ins Kältebassin

gekommen ist. Während also der erste Versuch dem längeren Aufenthalt in höherer, d. h. Zimmertemperatur entsprechend, langhelmige Junge ergab, trotzdem die Entwicklung in der höheren Temperatur durchaus nicht beendet worden war, so korrespondiert im zweiten Experiment der kürzere resp. wie der der Kälteformen veränderte Helm mit dem relativ längeren Aufenthalt des Embryos im Kältebassin. Es ergibt sich aber hieraus, daß der formgestaltende Einfluß der Temperatur nur von einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung an in Wirksamkeit tritt, daß er z. B. nicht während der ersten Entwicklungsstadien, sondern erst von einem gewissen embryonalen Stadium an vorhanden ist. Und zwar muß dieser kritische Punkt gerade zwischen den Stadien gelegen sein, welche die beiden bezeichneten Embryonen oder entwickelten Eier in dem Augenblicke darstellten, als sie in das Kältebassin übergeführt wurden. Vielleicht werden spätere genauere Untersuchungen, welche diese Versuche mit genauer Bestimmung des Entwicklungsgrades der in andre Temperatur gebrachten Eier oder Embryonen fortsetzen, instande sein, dieses interessante kritische Stadium näher festzulegen. Von entwicklungsphysiologischer Betrachtung aus ist indessen auch schon die Tatsache, daß der bescheidene erfolgreiche formbestimmende Einfluß der Temperatur erst unterwegs, ungefähr zu Beginn der zweiten Hälfte der Entwicklung einzusetzen hat, einigermaßen bemerkenswert.

Fassen wir die vorliegenden Versuche allgemein zusammen, so ist zu sagen, daß das Ergebnis derselben tatsächlich in dem Nachweis einer nur von der Temperatur des Außenwassers abhängigen Variabilität von *Hyalodaphnia cristata* var. *apicata*-*Kahlbergensis* usw. besteht, oder, daß der Begriff der Saison- oder Temporalvariabilität für diese Fälle ersetzt werden kann durch den viel engeren und schärfer definierbaren einer Temperaturvariabilität. Sodann muß betont werden, daß es sich bei den beobachteten Veränderungen infolge von Temperaturvariationen ausschließlich um Wachstumsvorgänge handelt. Dieser Punkt hat eine gewisse Wichtigkeit insofern, als er teils einigen in der Literatur über diese Vorgänge enthaltenen Theorien widerspricht, teils einige andre Angaben bestätigt oder auf entsprechende Probleme Antwort zu geben scheint. So ist insbesondere von WESENBERG-LUND, BURCKHARDT, ZACHARIAS und LUNDBERG die Theorie aufgestellt worden, daß zunächst die Verkürzung des Helmes von *Hyalodaphnia* beim Eintreten der kälteren Jahreszeit auf Häutungs Vorgänge zurückzuführen sei, in der Art, daß bei diesen vielleicht sechs- bis zehnmal vorkommenden

Prozessen der Kontur des neuen inneren Kopfhelmes jedesmal ein Stück kleiner und runder wäre als der des älteren äußeren Kopfes. LUNDBERG¹⁾ bildet auch eine entsprechende Figur ab. An und für sich ist gegen diese Theorie der Verkürzung des Kopfhelmes durchaus nichts einzuwenden; wohl aber sind folgende zwei Punkte zu berücksichtigen. Erstens sind mir unter den Hunderten von Hyalodaphnien natürlich auch solche zu Gesicht gekommen, welche vollständig der Abbildung von LUNDBERG entsprachen, nur daß ich sie nicht in dem Sinne dieses Autors zu deuten vermochte. Es scheint mir nämlich — und an einer großen Anzahl von Exemplaren war dies sicher der Fall, — daß der doppelte Kontur des Helmrandes, welcher die alte und die neue Haut darstellen soll, in Wirklichkeit nichts andres ist als die Grenzschicht eines vollständig hyalinen Außenchitins von dem einer Matrix entsprechenden granulösen und wabig aussehenden innern Teile des Helmes. Natürlich ist hierbei jedesmal der Innenkontur des Helmes kleiner und runder. Zweitens aber ist durch die beschriebenen Versuche nachgewiesen worden, daß kurzhelmige Junge von langhelmigen Muttertieren direkt durch Einwirken niederer Temperaturen geboren werden können. Auch habe ich, wennsichon

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 6 und 7. Nach bisher nicht publiziertem Mikrophotogramm von Dr. O. ZACHARIAS (Plön).

¹⁾ LUNDBERG, Bih. t. Svensk. Vet. Akad. Handl. T. 20. 1894.

genauere Messungen darüber nicht angestellt wurden, niemals beobachten können, daß bei den Häutungen während der Gefangenschaft speziell bei den Tieren des Kältebassins sich je ein bemerkbar anderer Kopfkontur ergeben hat. Wenn es also auch durchaus möglich ist, daß die Verkürzung des Helmes durch sukzessive Häutung vor sich geht, so halte ich doch diesen Modus für weit weniger sicher gestellt, als von den genannten Autoren angenommen wird.

Was auf der andern Seite die Verlängerung des Helmes im Sommer anbetrifft, so sind entsprechend insbesondere zwei Meinungen in der Literatur geäußert worden. So hält es WESENBERG-LUND¹⁾, obgleich direkte Beweise fehlen, doch für sehr wahrscheinlich, daß auch hier die Variation zum Teil durch besondere Häutungs Vorgänge, über deren Eigenart er sich allerdings nicht näher äußert, stattfindet. Andererseits hat aber auch er wie BURCKHARDT²⁾, welcher letzterer sogar eine Abbildung des betreffenden Falles gibt, konstatieren können, daß die Jungen im Brutraum der Muttertiere während des Sommers, also während der Periode, in der ein Wachsen des Helmes zu beobachten ist, mit einem längeren Helm versehen waren als die Muttertiere selbst. Hierdurch scheint nach Ansicht beider Autoren bewiesen zu sein, daß zu einem andern Teile die Verlängerung des Helmes durch spezifische embryonale Wachstumsvorgänge von statten geht. Wie wir sehen, stimmt diese letztere Beobachtung gut überein mit unsern Versuchen und gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als eine Häutung, bei der der neue enthäutete Teil in der in Frage kommenden Art und Weise größer und abweichend gestaltet ist, bisher nicht beobachtet und auch nicht recht vorstellbar ist. Im allgemeinen werden wir also schließen können, daß die Variationen des Kopfhelmes hauptsächlich in embryonalen Wachstumsvorgängen, die durch die variierende Temperatur spezifiziert werden, bestehen, und daß höchstens im zweiten Fall der Variationsrichtung, bei der Verkürzung des Helmes beim Eintritt der kälteren Jahreszeit, Häutungsprozesse zu demselben Resultate führen.

Was die finale Erklärung oder Deutung dieser Temperaturvariabilität anbetrifft, so besteht sie sehr einfach darin, daß die mit längerem Helm versehenen Sommerindividuen einen größeren Formwiderstand besitzen, welcher die infolge der höheren Temperatur

¹⁾ WESENBERG-LUND, Biol. Centralbl. 1900.

²⁾ BURCKHARDT, Revue Suisse de Zool. T. 7. 1900.

herabgesetzte innere Reibung des Wassers und die damit verbundene geringere Schwebefähigkeit zu kompensieren sucht. Ich habe über diese Seite des Problems mich an andrer Stelle ausführlich geäußert¹⁾).

III.

A. Allgemeines.

1) Es würde bei weitem den Rahmen und den Zweck dieser Arbeit überschreiten, wollten wir hier eine vollständige Geschichte des Genus oder der Species *Daphnia pulex* geben. Eine derartige Unternehmung wäre die Arbeit eines erfahrenen Systematikers, eine Arbeit, die überdies einen zum Teil durchaus willkürlichen Charakter und entsprechend illusorischen Wert tragen müßte insofern, als es dem einzelnen freisteht, in der Unsumme der älteren ungenauen Darstellungen und Abbildungen vom *Pulex arborescens* SWAMMERDAMS (1669) als diese oder jene Species des Genus *Daphnia* wiederzuerkennen. Es ist deshalb auch als durchaus zweckmäßig zu bezeichnen, wenn z. B. RICHARD, augenblicklich neben SARS und HARTWIG wohl der beste Cladocerensystematiker, bei der Synonymik speziell der Species *Daphnia pulex* LEYDIG als ersten namengebenden Autor bezeichnet, aus dem Grunde, weil dieser die erste sorgfältige und charakteristische, d. h. insbesondere auf die Unterscheidungsmerkmale von andern Species Wert legende Definition und Abbildung geliefert hat, obschon mehrere Forscher vor ihm bei ihren Beschreibungen augenscheinlich denselben Organismus vor sich hatten. Neben der Ungenauigkeit einzelner, besonders älterer Arbeiten würde aber noch ein zweiter Umstand vor allen Dingen die Schwierigkeit und teilweise Nutzlosigkeit einer solchen Unternehmung ergeben, das ist die geradezu extreme Variabilität des Genus. So sieht sich selbst noch RICHARD, der sich eine möglichst knappe und zusammenfassende Darstellung zum Ziele gesetzt hatte, in seiner Revision des Cladocères gezwungen, nach Abtrennung so und so vieler zweifelhafter Species des Genus *Hyalodaphnia*, etwa 20 wohl unterscheidbare Arten und insgesamt etwa 60 Arten und Varietäten unterscheiden zu müssen. Für *Daphnia longispina* z. B. geben ziemlich alle Autoren übereinstimmend und hervorhebend an, daß es ebensoviele Varietäten gebe, als Fundorte bekannt sind. Aus diesen Gründen verzichten wir auf eine geschichtliche Darstellung aller hier in Frage kommenden syste-

¹⁾ Siehe z. B. WO. OSTWALD, Zur Theorie d. Planktons. Biol. Centralbl. 1902.

matischen Arbeiten und wollen ebenfalls aus den zahlreichen bekannten Variationsgruppen nur die hier herausheben, welche sich als Temporalvariationen, und zwar nicht nur theoretisch, wie es bei einer sehr großen Anzahl möglich wäre, sondern auf Grund von Beobachtungen deuten lassen.

Temporalvariationen des Genus *Daphnia* sind beobachtet worden bei:

- Daphnia Lumholtxi-similis* [SARS¹⁾ und RICHARD²⁾];
 - D. carinata-gravis* [KING³⁾];
 - D. pulex-nasuta* [HERRICK⁴⁾];
 - D. pulex-hastata* [SARS⁵⁾];
 - D. pulex-pennata* [STINGELIN⁶⁾ und HARTWIG⁷⁾];
 - D. longispina* [SARS⁸⁾];
 - D. hyalina* [RICHARD⁹⁾];
 - D. galeata* [P. E. MÜLLER¹⁰⁾, SARS¹¹⁾ und STEENROOS¹²⁾]
- usw.

Von den zitierten Arbeiten ist die wichtigste für uns die von STINGELIN: Über jahreszeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen usw. sowie die frühere Arbeit desselben Autors in der Revue Suisse de Zoologie. Bd. III. S. 161—274. Genève 1895, da in diesen Arbeiten, spez. in der ersteren, die biologischen Verhältnisse mehr in den Vordergrund treten, als in sämtlichen übrigen Arbeiten. Die Arbeit STINGELINS beschäftigt sich unter den Vertretern des Genus *Daphnia* speziell mit *D. pulex* und *D. pennata*; der Autor konnte durch eindeutige Beobachtungen nachweisen, daß beide Formen nur die Endglieder einer saisonpolymorphen Formenreihe darstellen. Und zwar ist dieser Zyklus so beschaffen, daß wir zuerst in *D. punctata* die große Frühlingsform von etwa 2,5 mm finden, die im Laufe des Sommers allmählich immer kleiner wird und im Herbst vollständig

¹⁾ SARS, Christ. forh. i. vid. selsk. 1885.

²⁾ RICHARD, Ann. d. Sc. N. Zool. Série 8. T. 2. 1896.

³⁾ KING, Proc. Roy. Soc. van Diemensland. Vol. 2. Part 2.

⁴⁾ HERRICK, Geol. a. nat. hist. surv. of Minnesota.

⁵⁾ SARS, l. c. 1889.

⁶⁾ STINGELIN, Plöner Ber. T. 5. 1897 u. Rev. Suisse de Zool. Bd. III.

⁷⁾ HARTWIG, Plöner Ber. T. 5. 1897.

⁸⁾ SARS, l. c. 1861.

⁹⁾ RICHARD, l. c.

¹⁰⁾ P. E. MÜLLER, SCHIÖDTE Nat. Tidskr. III. R. Vol. 5. 1868.

¹¹⁾ SARS, l. c. 1889.

¹²⁾ STEENROOS, Acta soc. pr. Faun. et Flor. Fennica. T. 17. 1898.

die Beschaffenheit und Größe (etwa 1,5 mm) von *D. pulex* erreicht. Von den kleinen Novemberweibchen werden Wintereier produziert, welche im April des nächsten Jahres wiederum die großen *pennata*-Formen liefern. Diese Beobachtungen STINGELINS sind darum als vollkommen einwandfrei zu bezeichnen, weil sich die Transmutation des ganzen Zyklus in einem geschlossenen Aquarium abspielte. Bestätigt wurden sie außerdem durch HARTWIG (l. c.), der durchaus den Ansichten STINGELINS, insbesondere was die systematische Zusammenziehung der Formen *pulex-pennata* anbetrifft, beistimmt. HARTWIG gibt überdies noch einige ergänzende biologische Bemerkungen, unter andern die für uns speziell nicht unwichtige, daß der Formenkreis *pulex-pennata* auch früher durchlaufen werden kann, als es von STINGELIN geschildert worden ist, d. h. daß sich z. B. die kleine Form *D. pulex* schon Mitte des Sommers, ev. sogar noch früher findet. Die Erklärung dieser Tatsache sieht HARTWIG in der meist geringen Größe und erheblicheren Austrocknungsgefahr der betreffenden Gewässer. — Was nun die Frage nach der Deutbarkeit dieser Temporalvariabilität als Temperaturvariabilität anbetrifft, so ist die theoretische Lösung derselben hier nicht so deutlich und einleuchtend wie bei den Beobachtungen an *Hyalodaphnia*. Zunächst entspricht gut das allmähliche Kleinerwerden der *pennata*-Form von 2,5 mm im Frühling bis zur *pulex*-Form von 1,5 mm im Sommer oder Herbst einer parallelen Erhöhung der Temperatur. Dann aber fehlt, falls wir den Einfluß der Temperatur in dem bei *Hyalodaphnia* nachgewiesenen einfachen Sinne voraussetzen, eine Beobachtung, welche angibt, daß das Minimum der Größe auch einem Maximum der Temperatur entspricht. Bei den Untersuchungen von HARTWIG scheint dies wirklich der Fall gewesen zu sein (siehe oben), wenschon gewisse nicht zu vernachlässigende Faktoren, wie Größe, Beschaffenheit, Versiegbarkeit usw. der Gewässer störend auf eine derartige einfache Deutung einwirken. STINGELIN hat dagegen, wenn auch nicht das Minimum der Größe, so doch immerhin noch dieselben gleich kleinen Formen wie im September und Oktober auch noch Anfang November gefunden. Obgleich nun ein gewisses Nachhinken der Temperatur der Gewässer im Vergleich zur Lufttemperatur unzweifelhaft wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers auch hier anzunehmen ist, ein Umstand, der in gewisser Hinsicht einige Bedeutung haben kann¹⁾, so wäre doch zu einer sicheren theoretischen Deutung die

¹⁾ Vgl. WO. OSTWALD, Biol. Centralbl. 1902.

Angabe einer parallelen Temperaturenreihe notwendig. Diese fehlt aber sowohl bei STINGELIN als auch bei HARTWIG. — Die Aufgabe dieses Teils meiner Untersuchungen bestand nun gleichfalls wieder darin, durch exakte Züchtungsversuche mit bekannten und konstanten Temperaturen den sicheren Beweis für den formgestaltenden Einfluß der Temperatur auch hier zu versuchen.

2) Als Versuchsmaterial dienten mir Daphnien, welche sich während der Monate Januar und Februar noch ziemlich reichlich in den Zimmeraquarien des Leipziger Zoologischen Instituts befanden. Ich bestimmte die Species — es kam nur eine einzige in den Behältern vor — nach den Arbeiten von J. RICHARD und HARTWIG, also wohl nach den zuverlässigsten und hier am meisten in Betracht kommenden Untersuchungen. Die Bestimmung ergab unzweifelhaft, daß die betreffenden Formen in die Gruppe *D. pulex-pennata* gehörten, wie schon der makroskopische Anblick der Tiere vermuten ließ. Die durchschnittliche Größe betrug 3,6—3,8 mm, wenn die Schwanzborste mitgerechnet wurde, ohne dieselbe 2,8—3,0 mm. STINGELIN hat als größtes Maß für die *pennata*-Form 2,5 mm angegeben; meine Individuen waren also noch um einiges größer als die STINGELINS. Von Einzelheiten ist noch zu erwähnen, daß zahlreiche Weibchen mit Ehippien gefunden wurden; ferner wurden, wenn auch nicht sehr häufig, die meist etwas kleineren und schlankeren Männchen beobachtet. Natürlich kamen nur parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen zur Verwendung.

Da ich in Leipzig mit besseren Hilfsmitteln arbeiten konnte, richtete ich mir für die Wärmeversuche einen wirklichen, beliebig verstellbaren Thermostaten mit Gasheizung und den bekannten Benzolregulatoren ein. In diesem auf konstanter Temperatur gehaltenen Wasserbad befanden sich ähnlich wie bei den Versuchen mit *Hyalodaphnia* erst die eigentlichen Versuchsbehälter. Bei den Kälteexperimenten war die Versuchsanordnung zunächst dieselbe wie in Plön; die bezeichneten doppelwandigen Gefäße wurden in einen großen gläsernen Behälter gestellt und ringsherum mit Eis umgeben. Späterhin verwendete ich auch einfache Glasbehälter, die ein größeres Wasservolum als die DEWARSchen Gefäße einschließen konnten. Es wurde auch hier wie bei den vorigen Experimenten eine dritte Versuchsreihe bei mittlerer oder Zimmertemperatur angestellt.

Die Fütterung war bei diesen robusten Organismen weniger schwierig als bei den früheren Versuchen. Zunächst ernährte ich sie ebenfalls mit zerriebenen Pflanzenteilen, die allerdings nicht von

Diatomeen, sondern von Chlorophyceen und höheren Pflanzen stammten. Dasselbe Resultat ließ sich erreichen einfach durch Hineintun eines Zweiges von *Elodea* usw., ein Verfahren, das ich zuerst für unpraktisch hielt, da ich Störungen bei der Beobachtung des Glasinhaltes durch fremde, mit den großen Pflanzenteilen hineingekommene Organismen usw. befürchtete. Tatsächlich ließen sich derartige Unannehmlichkeiten durch vorheriges Abspülen der Zweige leicht vermeiden. Endlich bildeten sich bei den Versuchen mit höheren Temperaturen bald ungeheure Kolonien von Bakterien, die in Gestalt von ziemlich dicken, beim Zusammenschieben weiß aussehenden Häuten insbesondere an der Oberfläche des Wasserspiegels in den Versuchsgefäßen vegetierten. Wie ich mich durch Herausnehmen jeglicher höherer Pflanzen oder von solchen stammender Teile sowie durch Untersuchung des oft gleichmäßig blaßgrau gefärbten Darmes überzeugte, genügten auch diese selbsttätig sich bildenden Kulturen vollständig zur Ernährung der Krebse.

Was nun die Lebensfähigkeit und Ausdauer der Daphnien während der Versuche anbetrifft, so war insbesondere schon auf Grund ihres Vorkommens in kleinen, schmutzigen usw. Wasserbecken anzunehmen, daß sie eine solche Fähigkeit in genügendem Maße besitzen würden. Merkwürdigerweise wurde diese Voraussicht nach einer Seite hin, wie später gezeigt werden soll, nicht bestätigt.

B. Resultate.

Zur Verwendung gelangten zunächst geschlechtsreife und, soweit dies mit Sicherheit festzustellen war, ausgewachsene Exemplare. Als Kriterium für diese letztere Eigenschaft galt mir die Maximalgröße, welche die Exemplare der betreffenden Zucht aufwiesen und die in der Tat ziemlich konstant war; sie schwankte zwischen 2,8 und 3,0 mm. Es wurden nur Individuen, deren Größe innerhalb dieser Zahlen lag, benutzt. Da die Größenverhältnisse bei der Temporalvariation dieser Art die wichtigsten, ja fast einzigsten variablen Eigenschaften sind, so war auf Genauigkeit in der Feststellung dieser Verhältnisse besonderer Wert zu legen; dies geschah durch möglichst zahlreiche Messungen. — Es mußte nun bei den Zuchtversuchen ebenfalls nach einem Kriterium gesucht werden, welches eine zweckentsprechende Vergleichung der bei verschiedenen Temperaturen gezüchteten Exemplare gestattete. Als solches nahm ich den Zeitpunkt an, an welchem die als Eier unter die betreffenden Versuchsbedingungen gebrachten und dort geborenen Jungen selbst zum ersten

Male Junge produziert hatten; sogleich nach dieser ersten Geburt wurden dieselben in Formollösung fixiert. Es kann und soll hiermit nicht behauptet werden, daß bis zu diesem Zeitpunkt die Jungen vollständig ausgewachsen waren; obgleich die Reihe der Häutungen, welche eine merkliche Gestaltsveränderung, insbesondere Größenzunahme zur Folge haben, sicher vor der Geschlechtsreife sich abspielt, können doch auch nach der ersten Geburt Häutungen mit Gestaltsveränderungen vorkommen. Allerdings aber sprechen gewisse, gleich näher zu erörternde Ergebnisse der Versuche dafür, daß mit der Geschlechtsreife und dem Eintritt der Produktionstätigkeit eine gewisse Sistierung resp. starke Verlangsamung des Wachstums stattfindet. — Beim Vergleich nun derartiger geschlechtsreif gewordener Individuen erhielt ich folgende Resultate.

1. Wärmeversuche.

Die Temperatur, welche ich zunächst benutzte, war 20—22° C. Die Anzahl der Eier, die in noch undifferenzierten ovarialem Zustande in diese Temperatur gebracht und bei ihr produziert worden waren, wurde gemäß unsrer Erwartung etwas größer gefunden als die bei niederer resp. Zimmertemperatur (etwa 10—15°) beobachtete Ziffer; sie schwankte meist zwischen 10—12 (im Gegensatz zu durchschnittlich 4—6 bei Zimmertemperatur). Die Dauer der Entwicklung war 2—3 Tage, die Zeit von der Geburt bis zur Geschlechtsreife, d. h. wiederum bis zur ersten Geburt, ferner durchschnittlich 8—12 Tage. Die Größe der Jungen nach Erlangung der wie oben definierten Geschlechtsreife betrug (ohne Schwanzborste¹⁾ 2,5—2,6 mm, war also um 0,3—0,4 mm geringer als die der hineingesetzten erwachsenen Exemplare²⁾. Natürlich ist aus diesem Vergleich einstweilen noch nicht der geringste Schluß in unserm Sinne berechtigt. Bemerkenswert wird die Sache erst dadurch, daß auch nach einer zweiten Geburt eine nennenswerte Größenzunahme nicht festzustellen war; die Ziffer schwankte wieder zwischen 2,5—2,6, höchstens, daß vielleicht der Prozentsatz mit dem größeren Körpermaße etwas beträchtlicher war als im ersten Falle. Man scheint also nicht mit Unrecht hieraus folgern zu können, daß der Eintritt der Geschlechtsreife die Größe der Daphnien resp. ihr Wachstum wenn auch nicht direkt fixiert, so doch das letztere auf eine außer-

¹⁾ Die Größenmaße sollen im folgenden immer ohne Schwanzborste gegeben werden.

²⁾ Bis auf eine weiter unten zu besprechende Ausnahme.

ordentlich geringe Geschwindigkeit herabsetzt. Diese Tatsache ist nicht befremdend, wenn man bedenkt, zu welchem großem Prozentsatz das aufgenommene Nahrungsmaterial in erster Linie auf die Bildung von Produktionsmaterial verwendet werden muß, wenn ungefähr alle 2 Tage eine Brut von durchschnittlich 10—12 Jungen produziert und zur Entwicklung gebracht werden soll. Es hat deutlich den Anschein, als wenn alle übrigen physiologischen Betätigungen des Körpers dieser einen Eigenschaft untergeordnet würden, resp. als wenn die Beeinflussung dieser Funktion durch die Temperatur eine derartig starke wäre, daß die andern ihr von selbst subordiniert würden.

Es gelang mir auch eine zweite Generation zu erziehen, d. h. die im Thermostaten geborenen Jungen ihrerseits wieder zur Geschlechtsreife und zur Produktion zu bringen. Interessant war es nun, festzustellen, daß diese zweite Generation, augenscheinlich infolge des noch intensiveren und längeren Einflusses der erhöhten Temperatur in diesem Falle wiederum eine entsprechende Veränderung der in Betracht kommenden Daten zeigte. Die Zahl der Eier erreichte die Ziffer 14 und 16. Die Entwicklungsdauer betrug fast nie über 40—48 Stunden, und endlich wurde die Geschlechtsreife, d. h. in diesem Falle die Fähigkeit der ersten Eierproduktion schon in 5—6 Tagen erreicht. Was den wichtigsten uns hier interessierenden Punkt, die Größe der Individuen anbetrifft, so haben wir zunächst auf die oben angedeutete Ausnahme der Individuen der ersten Generation zurückzukommen, eine Ausnahme, die nämlich darin bestand, daß diese sonst unter anscheinend vollständig gleichartigen Bedingungen erzogenen Exemplare ein nicht unbedeutendes Stück kleiner waren als die übrigen. Diese abweichenden Exemplare waren das Ergebnis nur einer einzigen Zucht unter etwa 10 andern gleichzeitig kultivierten Brutten. Eierzahl, Entwicklungszeit usw. waren trotzdem normal, d. h. sie bewegten sich innerhalb der oben angegebenen Grenzen. Wenn ich also auch bis jetzt keinen zureichenden Grund für diese anomale Erscheinung habe finden können, so ist es doch interessant, daß diese bez. Exemplare fast genau dieselbe, eher eine noch etwas geringere Größe besaßen als die geschlechtsreifen Formen der zweiten Generation. Die sehr zahlreich gezüchteten Individuen der letzteren Art waren nämlich ziemlich übereinstimmend 1,8—1,9 mm lang, die abnormen Exemplare der ersten Generation dagegen durchschnittlich 1,7—1,8 mm. Der Unterschied der Größe zwischen der ersten und zweiten Generation beträgt hiermit 0,5 bis

0,6 mm, ist also noch etwas größer als der zwischen Zimmertemperatur- und 20°-Formen.

Es wurden endlich auch einige Versuche bei noch höherer Temperatur, namentlich bei 30° C angestellt. Da sie nicht sehr zahlreich waren und aus äußeren Gründen früher als wünschenswert abgebrochen werden mußten, seien sie nur anhangsweise erwähnt. Bemerkenswert war zunächst, daß nicht ein einziges der aus 20° in 30° gebrachten Individuen aus diesem Grunde starb; einige Individuen habe ich 2—3 Wochen bei dieser Temperatur beobachten können. In Anbetracht des Vorkommens der Species in ganz kleinen, flachen, sicher von der Sonne vollständig durchwärmbaren Wasserlachen ist diese Beobachtung leicht erklärlich. Was ferner die bezeichneten Daten wie Zahl der Eier, Entwicklungszeit usw. anbetrifft, so habe ich, so weit meine Versuche mir darüber Auskunft geben, eine nennenswerte Abweichung, insbesondere von dem Verhalten der zweiten Generation der 20°-Tiere nicht feststellen können. Speziell was die Größe anbetrifft, ergab sich fast völlige Übereinstimmung mit den Exemplaren der genannten Art (1,8—2,0 mm). Ob doch, wie man eigentlich erwarten kann, einige Unterschiede zwischen beiden Arten von Formen vorhanden sind, müssen weitere Versuche lehren.

2. Kälteversuche.

Für diese Versuche gilt die in einem vorigen Abschnitte gemachte Bemerkung über ein unerwartetes Verhalten der Daphnien in bezug auf ihre sonst so bekannte Lebenszähigkeit. Es gelang mir nämlich bei den Versuchen mit einer Temperatur von 0—5° C bei über 20 sorgfältig durchgeführten Einzelexperimenten nicht ein einziges Mal Junge zu züchten. In vollkommen regelmäßiger Weise starben die mit Eiern oder geschwollenem Ovar hineingebrachten Muttertiere nach 1—3 Tagen. Auch durch Änderung der Nahrung (ich versuchte hintereinander grüne Pflanzen, zerriebene Pflanzenteile sowie die oben erwähnten Bakterienkulturen) konnte ich keine positiven Erfolge erzielen. Ich glaubte dann, daß die relativ geringe Größe meiner doppelwandigen Gefäße die Schuld hieran habe und versuchte unter Vernachlässigung der Genauigkeit der Temperaturkonstanz gewöhnliche größere zylindrische Gefäße, indessen ebenso nutzlos. Auch durch besonders allmähliches und stufenweises Überführen von Zimmertemperaturformen ins Kältebassin konnte ich nicht positive Resultate erreichen. Zuerst waren mir diese Mißerfolge vollständig unerklärlich, später ersah ich aus der Literatur, daß

gerade die Species *D. pulex-pinnata* auch draußen bei derartigen tiefen Temperaturen scheinbar nicht beobachtet worden ist, sehr im Gegensatz z. B. zu *D. magna*, die häufig von andern und auch von mir selbst unter dem Eise gefangen worden ist. Wie aber auch die sehr zahlreichen Ephippien und Ephippienweibchen in meinen Aquarien zeigten, scheint *D. pulex-pinnata* in scharf zyklischer Weise den Winter resp. tiefe Temperaturen nur in Form von Wintereiern zu überdauern. Bei unbefruchteten, parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen, welche nicht Wintereier bilden können, scheint dann das Absterben eine notwendige Folge zu sein. Wenn also auch Versuchsfehler, die ich nicht habe finden oder beseitigen können, zweifellos eine Rolle bei diesen Versuchen gespielt haben werden, so glaube ich doch den Hauptgrund des Mißerfolgs der biologischen Eigentümlichkeit der Species zuschreiben zu können.

In dem Verhalten der Zimmertemperaturformen habe ich etwas Besonderes und Neues nicht finden können. Es waren diese Formen, einzelne isolierte Exemplare des Gesamtmaterials, das ich in meinen größeren Aquarien hatte. Zahl der Eier, Entwicklungszeit usw. sind schon oben im Vergleich zu den entsprechenden Daten der Warmwasserformen genannt worden.

Bei allgemeiner Zusammenfassung der Versuchsergebnisse mit *D. pulex-pinnata* können wir sagen, daß die Untersuchungen in der Tat den Beweis dafür erbringen, daß die beobachtete Temporalvariabilität der Species wenigstens zu einem Teile gleichbedeutend mit einer Temperaturvariabilität ist. Und zwar bezieht sich dieser Teil des Beweises auf das allmähliche Kleinerwerden der Formen mit steigender Temperatur. Während STINGELINS Untersuchungen in diesem Punkte noch nicht von der gewünschten einfachen Deutbarkeit sind, ist, wie schon oben bemerkt, diese Deutung speziell des Kleinerwerdens der Individuen mit dem Steigen der Wassertemperatur durch die Beobachtungen HARTWIGS sehr nahe gelegt worden. Die experimentelle Untersuchung hat, wie ich glaube, mit ziemlicher Bestimmtheit den Beweis dieser Theorie erbracht. Wie aber anderseits die Beobachtungen über ein eventuelles Größerwerden der Formen mit dem Sinken der Temperatur im Herbst noch nicht abgeschlossen sind, so habe auch ich einstweilen einen entscheidenden Beweis dafür oder dawider bis jetzt nicht erbringen können. Indessen muß doch gesagt werden, daß die Art dieser Temporalvariation es wahrscheinlich macht, daß bei geringerer Eierzahl, größerer Entwicklungszeit und ebenfalls längerer Entwicklungsdauer

bis zur Geschlechtsreife auch eine etwas beträchtlichere Größe von Sommerformen, die in kühleres Wasser gelangen, erreicht werden wird. Derartige Versuche sind noch anzustellen. Was aber den ersten erwiesenen Teil dieser Temperaturvariabilität anbetrifft, so besteht er nach unsern Versuchen darin, daß die Formen bei höherer Temperatur erstens unter Umständen sehr viel früher geschlechtsreif werden, in einem jugendlichen, unausgewachsenen Zustande, und daß zweitens der Eintritt der Geschlechtsreife bzw. der Produktionstätigkeit das individuelle Wachstum, wenn auch nicht fixiert, so doch stark herabsetzt. Mit Hilfe dieser zwei Umstände läßt es sich erklären, daß unter den Sommerindividuen, namentlich unter Hinzuziehung auch der numerischen Erhöhung der Produktionsfähigkeit mit steigender Temperatur, die Überzahl oder die Hauptmenge der gefangenen Exemplare kleinere, gewissermaßen jugendliche und noch unausgewachsene Formen sind.

Über die finale Seite der Temperaturvariabilität dieser Species können wir sagen, daß sie ebenfalls wie bei *Hyalodaphnia* in einer die Verminderung der inneren Reibung oder der Schwebefähigkeit kompensierenden Variation des Formwiderstandes besteht. Während aber bei voriger Species von den Faktoren des Formwiderstandes¹⁾ insbesondere der sog. Projektionswiderstand kompensierend sich änderte, haben wir es hier mit einer Änderung hauptsächlich der spezifischen Oberfläche, d. h. des Verhältnisses von absoluter Oberfläche zu Volum zu tun. Eine Variation dieses Faktors kommt meistens durch einfaches, oft im mathematischen Sinne ähnliches Größer- oder Kleinerwerden des betr. Körpers zustande, und insofern, als ein kleinerer Körper langsamer sinkt als ein ähnlicher größerer, besitzen auch die kleineren Sommerformen eine größere Schwebefähigkeit als die voluminöseren Frühlings- usw. Formen. Nähere Ausführungen hierüber sind an dieser Stelle nicht am Platze.

Desgleichen habe ich mich auch über die phylogenetischen Beziehungen dieser Temporalvariabilität an anderer Stelle geäußert²⁾.

¹⁾ Siehe z. B. WO. OSTWALD, PFLÜGERS Archiv f. Physiol. Bd. 59. 1903.

²⁾ WO. OSTWALD, Zool. Jahrbücher, Abt. f. Syst. usw. 1903.

IV.

Zusammenfassung und Schlüsse.

Im folgenden sollen die Ergebnisse des zweiten und dritten Abschnittes dieser Untersuchung kurz zusammengefaßt sowie nach einigen Beziehungen miteinander verglichen werden.

Zunächst handelt es sich in beiden Fällen darum, auf statistischem Wege nachgewiesene Temporalvariationen näher und insbesondere experimentell zu untersuchen. Im speziellen sollte der Versuch gemacht werden, die genannten zwei Gruppen von Temporalvariationen im Anschluß an die Untersuchungen von WEISMANN, DORFMEISTER, E. FISCHER und STANDFUSS insofern schärfer zu umgrenzen und zu definieren, als versucht werden sollte, auch bei ihnen den alleinigen Einfluß eines Faktors des Begriffes »Jahreszeit«, den Einfluß der Temperatur nachzuweisen. Dieser Nachweis scheint mir für die erste Gruppe der untersuchten Temporalvariationen völlig, für die zweite Gruppe zum wesentlichen Teile erbracht worden zu sein. Wir werden also diese zwei Fälle mit Recht ebenso wie die in den zitierten Arbeiten untersuchten Variationsgruppen anstatt mit dem Namen »Temporalvariationen« mit der genaueren und engeren Bezeichnung »Temperaturvariationen« versehen können. Insoweit bieten auch diese Untersuchungen nichts wesentlich Neues. Dieses beginnt, wenn wir die einzelnen Eigenschaften näher betrachten, die mit der Temperatur variieren. Hier ist ein interessanter Unterschied insofern festzustellen, als in den älteren Untersuchungen fast ausschließlich (mit sehr geringen und nicht genauer untersuchten Ausnahmen, den Flügelschnitt der Schmetterlinge betreffend) die Färbung resp. Zeichnung der Organismen variierte, während es sich hier um direkte Einflüsse der Temperatur auf morphologische Verhältnisse, auf Gestaltungsvorgänge handelt. Es ist oben schon angedeutet worden, daß die Auslösung resp. Abänderung von Wachstumsgeschehnissen durch einen einzigen Faktor, die Temperatur, ein jedenfalls bedeutend komplizierterer Vorgang ist als eine entsprechende Variation der Färbung und Zeichnung. Umgekehrt ist dann aber auch der Nachweis einer mehr oder weniger einfacheren oder direkteren Beziehung zwischen Temperatur und Wachstum von größerem, entwicklungsphysiologischem Interesse, da er entsprechend

einen tieferen Einfluß auf unsre Vorstellung von biologischen Geschehnissen spez. von dem Verhältnis äußerer Faktoren zu Organisation, Gestalt usw. der Organismen ausübt. Ich glaube, daß insbesondere denjenigen Forschern, welche in einer Behandlung biologischer Probleme unter mehr physikalisch-chemischen Gesichtspunkten eine besonders reiche und die für die nächste Zukunft ergiebigste Quelle von Erkenntnissen sehen, der bezeichnete Nachweis von einigem Wert sein wird. Auch ich möchte das Hauptergebnis dieser Untersuchungen als den Versuch eines Vorstoßes in dieser Richtung angesehen wissen.

Die weiteren Resultate beziehen sich besonders auf die Art und Weise dieses Temperatureinflusses im engeren Sinne. Und zwar ergibt die Untersuchung, daß dieser Einfluß der Temperatur auf Wachstumsgeschehnisse zweierlei Art sein kann. Die erste Art läßt sich in gewissem Sinne leichter definieren als die zweite, da es sich im ersten Falle nur um die Beeinflussung einer Kategorie physiologischer Vorgänge durch die Temperatur handelt, nämlich nur um eine gesetzmäßige Variation von reinen Wachstumsgeschehnissen. Eine derartige direkte Abhängigkeit der Wachstumsvorgänge von der Temperatur liegt in dem ersten untersuchten Falle, bei *Hyalodaphnia* vor. Allerdings genügt diese Charakteristik noch nicht zur Unterscheidung der Einflüsse erster Art von denen der zweiten; auch bei den letzteren haben wir eine unmittelbare Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur feststellen können. Es kommt vielmehr zur Definition der ersteren Beeinflussung hinzu, daß die Wachstumsvorgänge, welche infolge veränderter Temperatur variieren, sog. spezifische sind, d. h. daß es sich nicht nur um einfache Wachstumsbescheinigungen usw. handelt, sondern daß der Temperatureinfluß sich insbesondere in den Gestaltungsvorgängen wirksam erweist. Diese Beziehung ist aber in allgemeiner Hinsicht die interessanteste, darum, weil mit ihrem Nachweis die Entwicklungsphysiologen imstande oder genötigt sind, die Tatsache der direkten Beeinflussung spezifischer Wachstumsgeschehnisse durch einen äußeren Faktor in ihre Theorien aufzunehmen. Wennschon die »Mechaniker« oder besser »Physikochemiker« unter den Entwicklungsphysiologen die oben zitierten Arbeiten von WEISMANN usw. als Beispiele der direkten Abhängigkeit auch von Entwicklungsgeschehnissen von einem äußeren Faktor anführten, so wurde ihnen jedoch von den »Vitalisten« bzw. den Forschern, welche eine Betrachtung biologischer Probleme unter dem Gesichtspunkte »der Eigengesetzlichkeit der biologischen Ge-

«Eigenschaften» für die zweckmäßigste hielten¹⁾, erwidert, daß derartige Eigenschaften wie Färbung und Zeichnung bzw. ihre Entwicklung ebenso oder ähnlich wie etwa spezifisches Gewicht, Volum, Größe usw. nicht zu den eigentlichen, typischen biologischen Eigenschaften gehören. Durch den Nachweis eines Gleichgewichtsverhältnisses auch zwischen spezifischen Wachstumsvorgängen und einem äußeren Faktor, also zwischen Temperatur und biologischen Geschehnissen typischer Art, wird den Forschern zweiter Richtung wiederum, wie schon oft in der Geschichte der Wissenschaft, ein Stück eines Gebietes, auf dem bislang die Herrschaft ihrer Anschauungen für unumschränkt galt, streitig gemacht.

Die zweite Art der in dieser Arbeit untersuchten Temperatureinflüsse läßt zwei Faktoren oder Sondereinflüsse erkennen. Der erste Einfluß besteht in der Beschleunigung des Wachstums speziell der Geschlechtsreife mit steigender Temperatur, eine Beziehung, die schon oft in der Biologie nachgewiesen, wenn auch noch nicht der Gegenstand eingehenderer Untersuchungen allein gewesen resp. zahlenmäßig usw. festgestellt worden ist. Dieser Faktor allein würde indessen nicht zum Zustandekommen von Temperaturvariationen genügen. Als zweiter Sondereinfluß der Temperatur, der die Variabilität im eigentlichen Sinne auslöst, kommt die Fixierung bzw. starke Herabsetzung des individuellen Wachstums mit dem Eintritt der Produktionstätigkeit hinzu. Während man den ersten Einfluß der Temperatur als einen direkten oder unmittelbaren bezeichnen kann, hat der zweite Faktor nur einen indirekten Zusammenhang mit ihr, insofern als die bezeichnete Eigenschaft nicht nur von der Temperatur ausgelöst werden kann, sowie den zuerst beschriebenen Einfluß der Temperatur als Voraussetzung hat. Wenn dieser zweite untersuchte Fall von Temperaturvariationen also in entwicklungsphysiologischer Hinsicht weniger oder kaum ergiebig ist im Vergleich zum ersten, so ist es doch nach andern biologischen Richtungen, z. B. in fortpflanzungsphysiologischer oder weiterhin auch verbreitungsgeschichtlicher usw. Beziehung, wie oben angedeutet wurde, vielleicht geeignet, Interesse bzw. den Wunsch nach weiterer Untersuchung zu erwecken.

¹⁾ Ohne dies Übergewicht »eigengesetzlicher« Erklärungsweise in einem konkreten Beispiele erwiesen, d. h. ohne mehr als eine negative Arbeit einsteuhen zu leisten.