

**Die Entschlüsselung des Phänomens
der Bisexualität bei den Daphniden
Daphnia pulex und *Daphnia magna***

Von Christian Josephs

Kurzfassung:

Das Auftreten von Daphnienmännchen und Ehippialweibchen in Daphnienpopulationen, die sich generationenlang parthenogenetisch fortgepflanzt haben, wurde mit Hilfe einer Durchfluss-Zählkammer in Aquarien- Modellversuchen erfasst, gleichzeitig mit den chemischen und biologischen Umweltfaktoren.

Die Steilheit der Daphnien- Populationswachstumskurve r war für das Auftreten bisexueller Phänomene in den Kulturversuchen entscheidend.

Unterhalb $r = 0,29$ fand nur parthenogenetische Fortpflanzung statt. Bei k oberhalb dieses Wertes waren 10 % Männchen und bei Werten oberhalb $r = 0,6$ bis zu 50 % Männchen und Ehippialweibchen zählbar.

Durch Isolation fertiler Weibchen und Auszählen Ihrer Gelege konnten direkte Beweise des Auftretens bisexueller Determination an der Daphnien-Populationsentwicklung, besonders durch Mischgelege, sowie den messbaren chemischen und biologischen Umweltfaktoren festgemacht werden.

Schlagworte:

Selbstreinigung der Gewässer , Reammonifikation, Nitrifikation, Succession der Daphnien- Nährorganismen, Beweidungseffekte , Daphnien-Zähldatenermittlung mit Hilfe einer Durchflusszählkammer, Zeichnen des Populationsverlaufes im halblogarithmischem Massstab und Berechnen des r - Wertes, Zuordnen des Zeitpunktes des ersten Auftretens gerade geborener Daphnienmännchen und Ehippialweibchen zu Chemie und Biologie des Versuchsaquariums. Beurteilung des Geschlechts-Determinationszeitpunktes der Daphnien-Männchen im Daphnien-Populationswachstumsverlauf, Vergleiche mit Versuchsergebnissen anderer Experimentatoren wie Bick oder Banta im Vergleich zu Überlegungen von Maynard Smith. Bedeutung der Mischgelege.

Abstract:

The occurrence of male and female daphnia in daphnia populations, which have reproduced parthenogenetically for generations, was recorded with the help of a flow-through counting chamber in aquarium model experiments, simultaneously with the chemical and biological environmental factors.

The steepness of the daphnia population growth curve r was decisive for the occurrence of bisexual phenomena in the culture experiments.

Below $r = 0.29$ only parthenogenic reproduction took place. At k above this value 10% males and at values above $r = 0.6$ up to 50% males and ehippial females were counted.

By isolating fertile females and counting their clutches, direct evidence of the occurrence of bisexual determination could be determined from the development of the Daphnia population, especially from mixed clutches, as well as the measurable chemical and biological environmental factors.

Keywords:Self-cleaning of the waters, reammonification, nitrification, succession of daphnia nutrient organisms, grazing effects, determination of daphnia counting data with the help of a flow counting chamber, drawing of the population course on a semi-logistic scale and calculating the r-value, assigning the time of the first appearance of male Daphnia and male chemical males and biology of the experimental aquarium. Assessment of the sex determination time of the daphnia males in the daphnia population growth curve, comparison with test results of other experimenters such as Bick or Banta in comparison to considerations of Maynard Smith Importance of mixed scirms.

Phänotypische Geschlechtsbestimmung bei den Daphniden, die Steilheit r des Populationsanstiegs bestimmt die Determination des Geschlechtes oder den parthenogenetischen Verlauf der Daphniden-Populationsentwicklung. Mischgelege als Beweise für gute Bedingungen. Bedeutung der Mischgelege bei Daphniden.

1. Einleitung

Das Auftreten von Daphnienmännchen in Populationen, die sich Generationen lang parthenogenetisch fortgepflanzt haben, ist schon seit langem Gegenstand vieler Untersuchungen und bewegt bis heute wissenschaftliche Fragestellungen (Gerber et al 2017, Decaestecker et al 2009, Bick 1966, 1969, Banta 1929, Wesenberg-Lund 1939, Weismann 1876,).

Bis heute ist ein Teil der Wissenschaftler uneins über die Faktoren, die in den Daphnienpopulationen, die sich generationenlang parthenogenetisch vermehrt haben, die Männchen- und Ehippialweibchenbildung auslösen.

Obwohl Banta (1929) 300 Generationen hintereinander die Daphnide *Moina* allein durch die Wahl der Umweltverhältnisse parthenogenetisch vermehren konnte, favorisiert Colbourne (Colbourne et al 2011) andere Lösungsansätze.

Die Nichtreproduzierbarkeit ihrer Versuchsergebnisse wird mit den 32 000 Genen von *Daphnia* und der Vielfalt der Antworten auf experimentelle Fragestellungen erklärt. Ein Schlüssel zu einer Problemlösung wird in der Microbiologie, der Nahrung der Daphnien vermutet oder der Parasitenbelastung (Decaestecker 2009, Ebert, 2008).

Umfangreiche Freilanduntersuchungen (Gerber et al 2017, Booksmithe et al 2018, Scheithauer 1962,1966 , Bick 1969, Wurmbach 1970 , Wesenberg-Lund 1939, Olofson 1918, Woltereck 1911, Weismann 1876) zeigten nur Mosaiksteinchen einer Problemlösung der Frage, unter welchen Bedingungen findet der Wechsel von Parthenogenese zu Bisexualität in Daphnienpopulationen statt. Neuerdings wird sogar wieder das „Crowding“, ein Beweidungseffekt, thematisiert (Decaestecker et al 2009, Gerber et al 2017, Booksmithe et al 2018 , Banta 1929) .

In Laboratoriumsversuchen mit Ciliaten, Süßwasserhydnen und Daphnien zeigte Bick 1966, dass der Wechsel von un- oder eingeschlechtlicher, parthenogenetischer Fortpflanzung zu sexuellen Prozessen nicht mit schlechter deutbaren Umweltverhältnissen, sondern in Phasen besonders steilen Populationswachstums, also umgekehrt bei besten Wachstumsbedingungen ,die allerdings sehr schnell wechseln können, zusammenhängen musste. Die Daphnienergebnisse stammten aus meinen Versuchsergebnissen, Doktorarbeit Josephs 1965 (unveröffentlicht), und wurden bei Bick 1966 , 1998 und im Lehrbuch der Zoologie von Wurmbach 1970 veröffentlicht.

Sie widersprechen nicht den Darlegungen von Maynard Smith 1978 über die Bedeutung der Sexualität . Es kann sich um eine genetisch fixierte Voranpassung an den systemimmanenten Mangel nach steilem Wachstum handeln, eine über die Daphnien hinausweisende allgemeine Gesetzmäßigkeit (Bick 1966, 1998).

2. Material und Methoden

Das Daphnien- Populationswachstum fand in 20 Liter fassenden Aquarien statt, in denen im belüfteten Bonner Leitungswasser mit wenig frischem , tiefgefrorenem Entenkot (1 bis 4 g pro Liter) unter Animpfen mit einem Gemisch aus vielen Tümpeln und Teichen (3 bis 5 ml pro Liter) eine Selbstreinigungs- Sukzession eingeleitet.

Der Entenkot stammte von freilaufenden Pekingenten und wurde einmal gesammelt, plattiert und bei -20 °C gelagert.

Das Animpfwasser wurde durch ein 24er Planktonnetz von möglichen Daphnien und anderen grösseren Organismen befreit.

In die Versuchsaquarien wurden weibliche Daphnien-Jungtiere kleiner als 1,3 mm Körperlänge, meist 4 Individuen pro Liter, direkt oder einige Tage nach Versuchsansatz eingesetzt , die Einsatzmenge wurde auch variiert.

Die jungen Weibchen stammten aus Nachzuchten von Versuchen mit r - Werten kleiner als 0,3.

Alle *Daphnia pulex*-Individuen meiner Versuche stammten von einem Weibchen aus einem Ententeich des Pharmakologischen Instituts der Universität Bonn (Scheithauer 1963 , 1966) .

Alle *Daphnia magna*- Individuen stammten von einem Weibchen aus einem Ententeich der Naturschutzanlage „Tannenbusch“ bei Dormagen ab.

Die chemischen Faktoren im Sukzessionsablauf wie Ammoniak, Nitrit und Nitrat, Sauerstoffgehalt und Permanganatverbrauch wurden nach den Einheitsverfahren (1954) ermittelt (Hellige-Neokomparator ,Aquaristik-Messverfahren).

Die Versuchstemperatur in den klimatisierten Versuchsräumen lag bei 15 ° C (oder 23 ° C ,Abb. 8 ,diese Versuche werden hier nicht weiter dargelegt).

Die Belichtung erfolgte im 12 Stundentag mit Kunstlicht.

Belüftet wurden die Versuchsaquarien mit wenigen dicken Luftblasen pro Minute.

Die Zählproben der Daphnien und der Nährorganismen wurden nach vorsichtigem ,geprobtem Umrühren der Versuchsaquarien mit breitflächigen, grob durchlöchernten Rührern entnommen.

Der Verwirbelungsgrad der Proben und dessen prozentuale Abweichung war durch Übungszählungen mit *Saccharomyces*-Zellen in Leitungswasser mittels der Helber-Zählkammer für Thrombozyten und Bakterien ,ausgezählt im Phasenkontrastmikroskop, bekannt.

Je nach Daphnien-Populationsdichte wurden in der Regel 2 l, 1 l, 1/2 l, 1/4 l oder 1/8 l Versuchsmilieu ausgezählt.

Eine Zweitsicherung des Erstzählwertes durch schnelles Durchzählen der Jungtiere und Adultdaphnien erfolgte immer.

So liess sich der prozentuale Zählfehler, der nie über 10 % lag, meist bei 5 %, ermitteln .

Zum Erhalt der Daphnien-Zählraten wie Anzahl, Geschlecht, Körperlänge ohne Spina, Brutraumfüllungen mit Eiern oder Embryonen oder Ehippien konstruierte ich eine Durchfluss-Zählkammer:

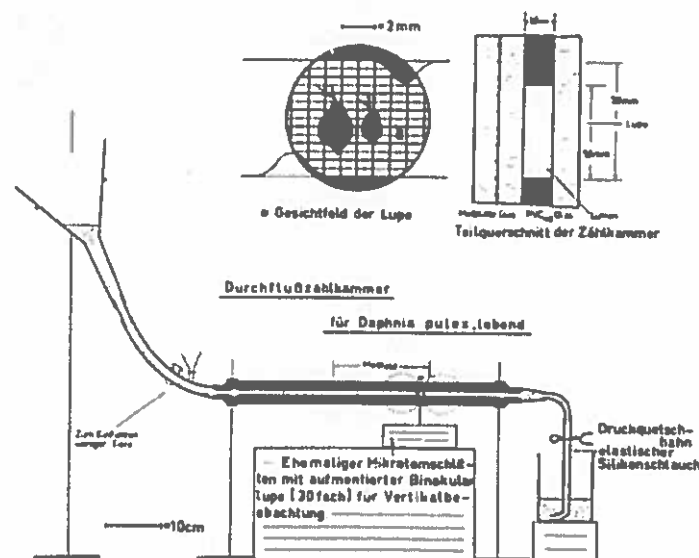
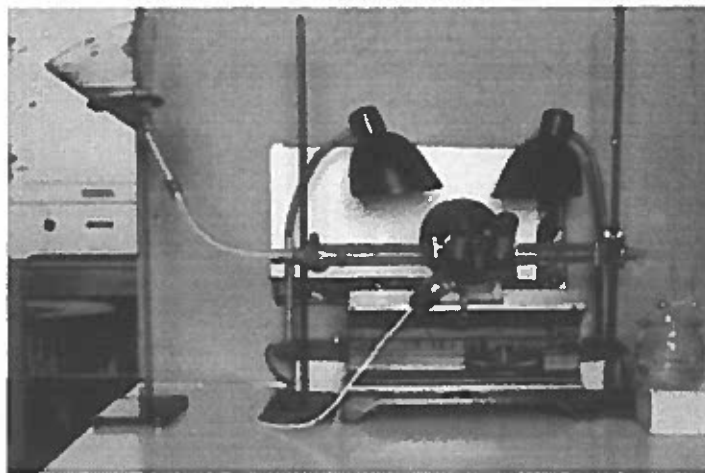


Bild 1

Abb.1 Schemazeichnung und Bild der Durchflusszählkammer, für *Daphnia pulex* dimensioniert, In *Daphnia magna*-Populationsanalysen wurden die grösseren Exemplare unter dem Binokular vermessen.

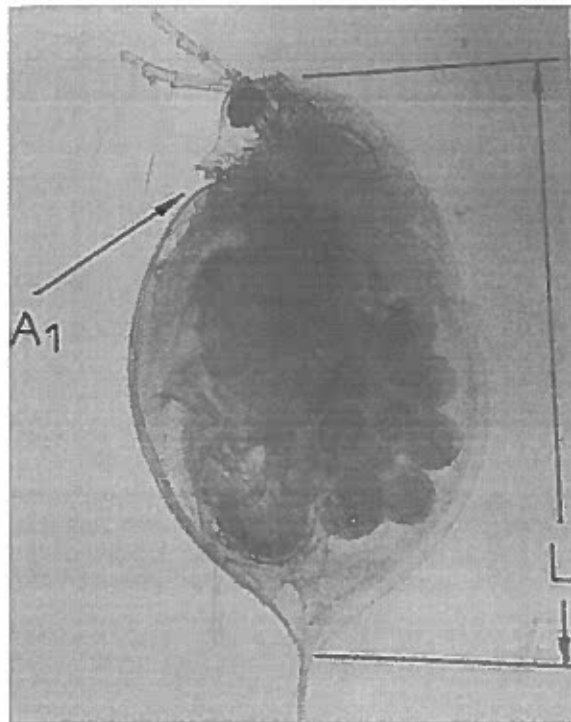


Abb. 2 Körperlängen-Messung L bei Daphnia , A 1 = Erste Antenne, Daphnia pulex mit Eiern im Brutraum.

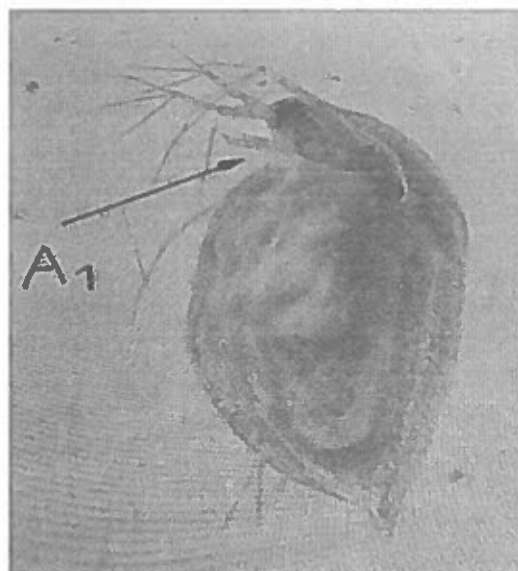


Abb. 3 Daphnia pulex-Männchen mit A 1 = erster Antenne



Abb. 4 Gerade geborenes *Daphnia pulex*-Männchen mit deutlich erkennbarer 1. Antenne A 1.

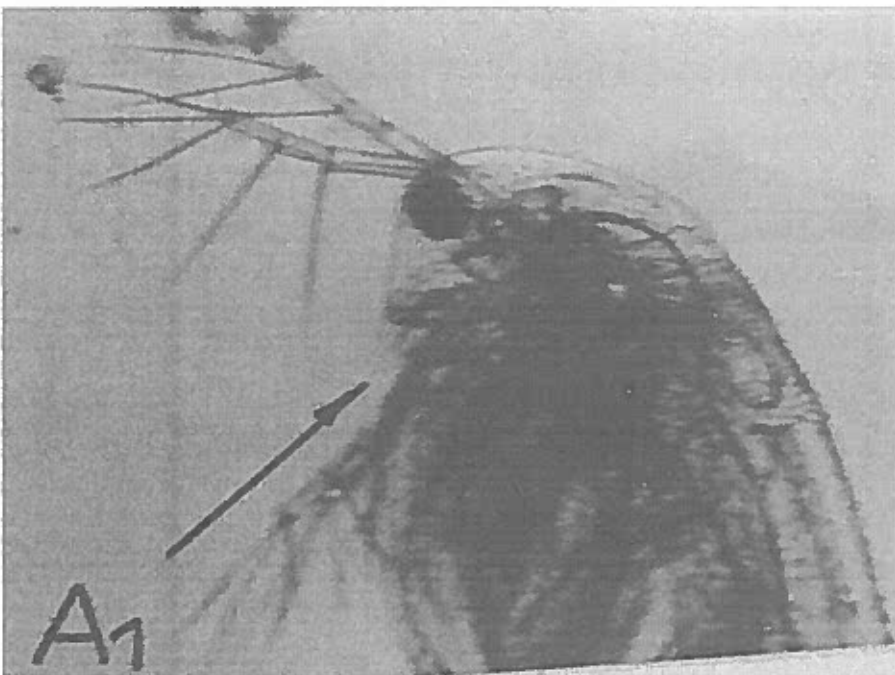


Abb 5. Gerade geborenes *Daphnia pulex*-Weibchen mit Sinneshaaren an Stelle einer sichtbaren 1. Antenne A 1 .

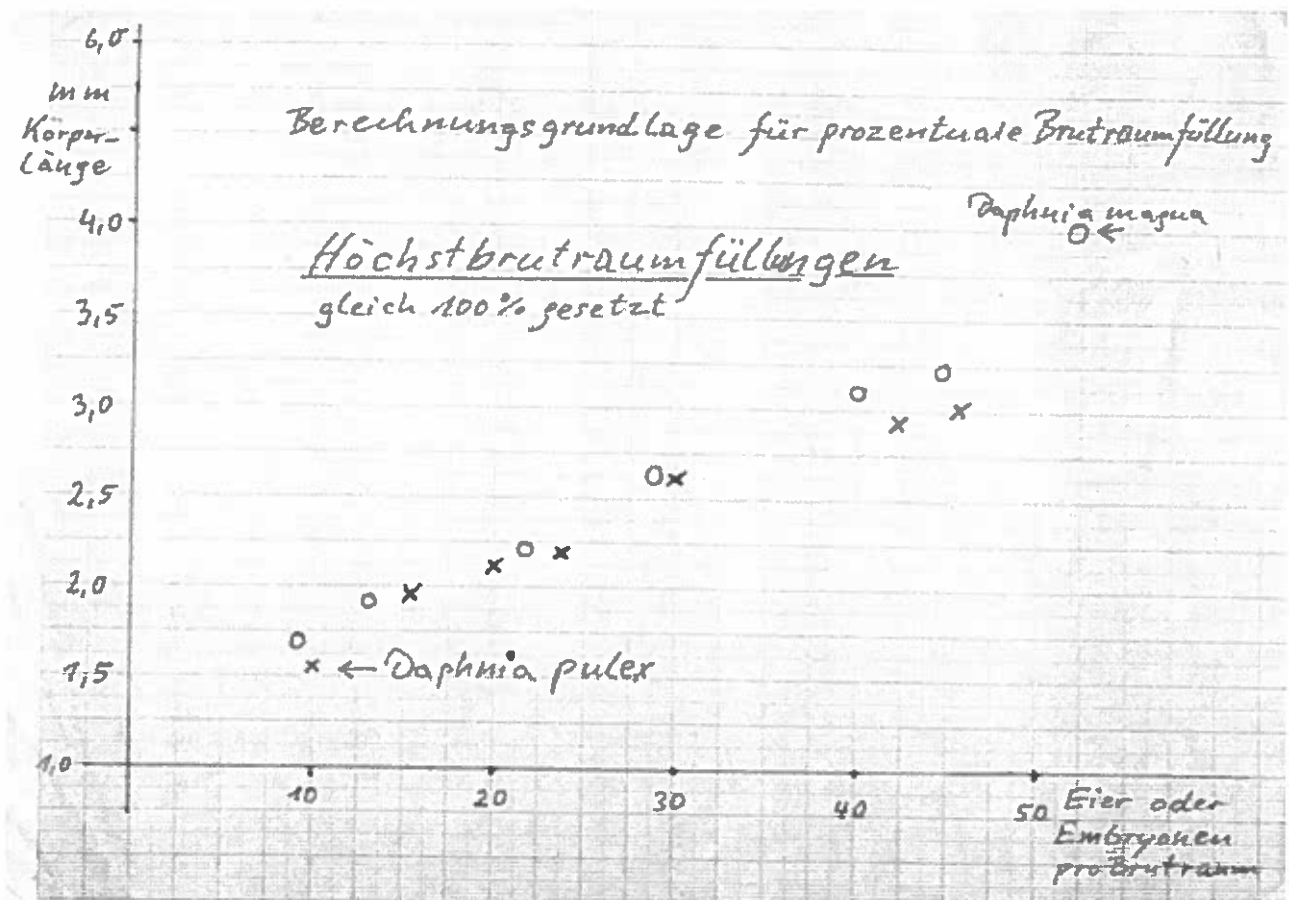


Abb 6 Höchstbrutraumfüllungen und Körpergröße bei Daphnia pulex und Daphnia magna

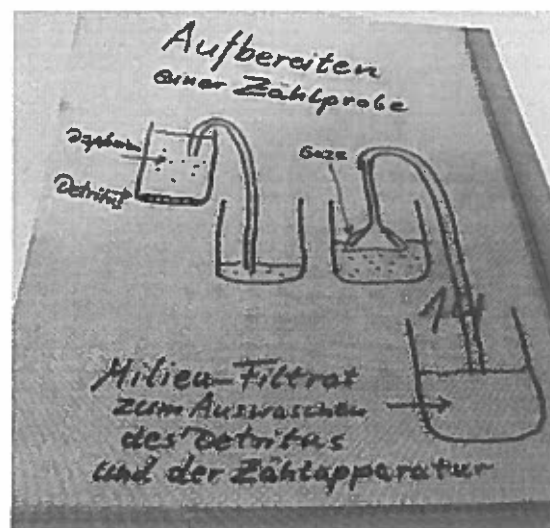


Abb. 7 Aufbereiten einer Daphnien-Zählprobe für die Durchflusszählkammer

Chemische und biologische Daten

Abb. 42 Versuch III 3

1. Daphnienmännchen am 11.
Tag. 2,5 g Entenkot/ 1 l
(vgl. Tab. 1, Abb. 11, 13,
16, 17, 59)
Bei $23 \pm 1^\circ \text{C}$

HNF

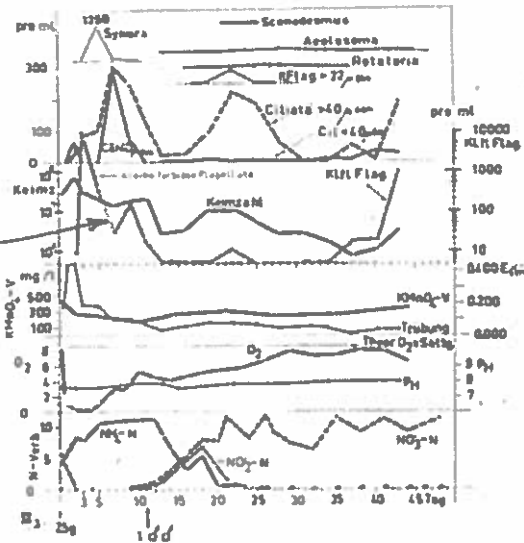


Abb. 43 Versuch III 5

1. Daphnienmännchen am
24. Tag. 4 g Entenkot/
1 l (vgl. Tab. 1,
Abb. 11, 14, 18, 19, 59)
Bei $15,5 \pm 0,5^\circ \text{C}$

HNF

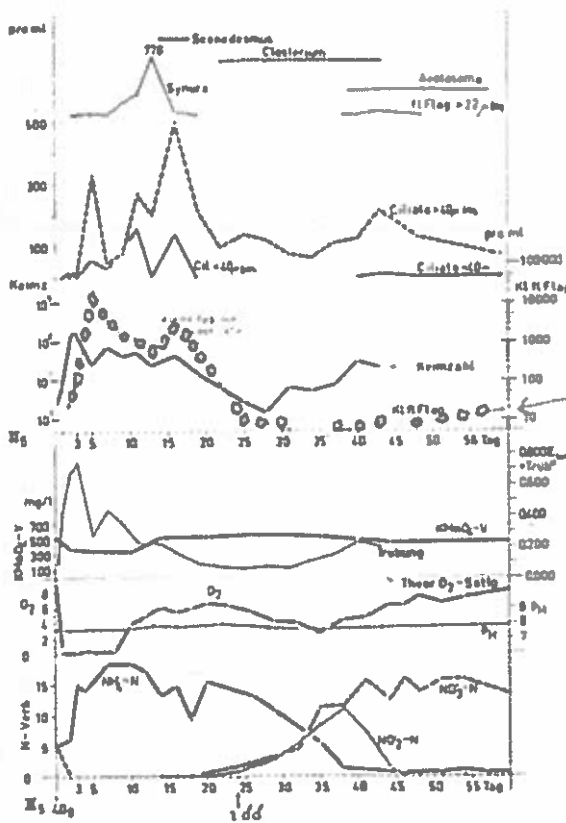


Abb 8

Chemismus und Organismen aus zwei Versuchen (meine Doktorarbeit 1965)
mit 1. Auftreten gerade geborener Daphnienmännchen. Der Versuch bei 15°C
entspricht der Daphnien-Populationsentwicklung in Bild 9
HNF= heterotrophe Nanoflagellaten

Die Erfassung der möglichen Daphniennährorganismen

Die Erfassung der biologischen Sukzession der möglichen Nährorganismen der Daphnien im Selbstreinigungsprozess wie Bakterien , farblose heterotrophe Nanoflagellaten (Sommer 1988) und kleine Ciliaten (Bick 1969) , erfolgte in Lebendzählungen mit Hilfe der Helber-Zählkammer für Bakterien und Thrombozyten im Phasenkontrastmikroskop .

Diese Organismen würden bei einer Fixation bis zur Nichtbestimmbarkeit kollabieren (Kondoktorant Prof. N. Wilbert , mündlich).

Der Vorteil der Lebendzählmethode liegt in der Schnelligkeit dieser Auszählmethode , bei der auch 15 % Zählfehlerabweichung toleriert wurden

. Ein wichtiger methodischer Schritt zur Erfassung kausaler mikrobiologischen Zusammenhänge.

Die grösseren Organismen wurden in Planktonzählkammern bestimmt und ausgezählt.

Die Aufwuchsbakterien auf dem Detritus konnten nicht erfasst werden.

Chemie in den Selbstreinigungs-Abbauversuchen

In Abbildung 8 sind zwei gemessene chemische Abläufe aus meiner Doktorarbeit bei 15 ° C und bei 23 ° C dargestellt.

Nach der Düngung der Versuchsansätze mit 4 g Entenkot pro Liter Bonner Leitungswasser wurde vorhandenes Nitrat in Ammonium reammonifiziert. Der Sauerstoffwert sinkt ab und steigt bald wieder an.

Der Permanganatverbrauch ändert sich kaum. Ebenfalls der p H -Wert. Kurz vor der Umwandlung des Ammoniaks in Nitrit und Nitrat , der Nitrifikation , treten die ersten gerade geborenen Daphnienmännchen auf.

Die Populationskonstante r ,die Steilheit des Populationsanstieges

Zur Beurteilung der Situation in einer wachsenden Daphnienpopulation mit Wechsel von Parthenogenese zu Bisexualität ist neben der Kenntnis der Populationsdaten wie Änderung der Anzahl, der Körpergröße, der Brutraumfüllungen, des Geschlechtes vor allem die Isolationsmöglichkeit der Weibchen

und die Überprüfung der Geschlechter der Jungtiere in deren Brutraumgelegenheit wichtig.

Die Steilheit des Populationsanstieges, gekennzeichnet durch die Populationskonstante r wird für die Aussage, dass der Wechsel von Parthenogenese zu Bisexualität, gekennzeichnet durch das erste Auftreten gerade geborener Daphnienmännchen, entgegen der Lehrmeinung, unter guten und nicht schlechten Umweltbedingungen stattfindet, entscheidend.

Die spezifische Zuwachsrates r , auch Populationskonstante k genannt, wird nach der Formel $N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$ errechnet.

Der exponentielle Verlauf der Daphnien-Populationswachstumskurve zeigt sich in halblogarithmischer Darstellung als Gerade.

Der r -Wert lässt sich in solcher Darstellung auch direkt als Tangenz des Anstiegswinkels ablesen (Bick 1998), was die Beurteilung der Daphnienpopulationssituation zum Zeitpunkt der Daphnienweibchen-Isolation ermöglicht.

3. Ergebnisse

3.1 Der *Daphnia pulex*-Männchenanteil von 10 %

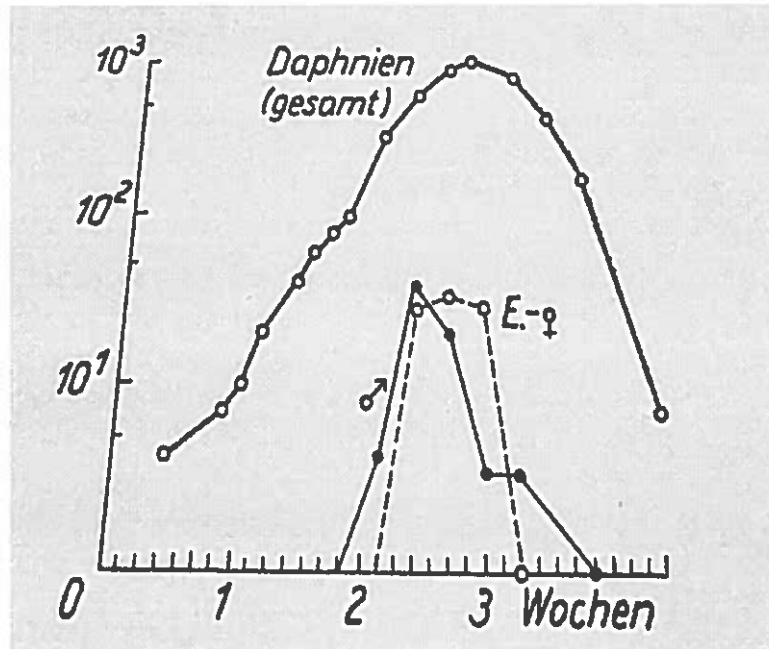


Abb.9 Die Abb.9 zeigt die Entwicklung einer *Daphnia pulex*-Population aus meiner Doktorarbeit von 1965, erstmals veröffentlicht von Bick 1966, in einem 20 Liter-Aquarien-Modellversuch mit deutlicher sexueller Determination im exponentiellem ($r = k = 0,29$) Verlauf der Wachstumsphase. Halb-logarithmische Darstellung. Die ersten „gerade geborenen“ Männchen wurden am 15. Tag festgestellt, die ersten Ephippialweibchen ($E =$ Ephippialweibchen) am 17. Tag nach Versuchsansatz. Versuchstemperatur 15°C . (In meiner unveröffentlichten Doktorarbeit Versuch III 6 bei 15°C)

Wie aus Abbildung 9 ersichtlich, liegt der Wechsel von Parthenogenese zu Bisexualität deutlich vor dem Gipfelpunkt der Daphnienpopulations-Wachstums, des Populationsmaximums.

Die Brutraumfüllungen in Bezug auf die Daphnienweibchen-Körpergrößen haben hier ein Maximum (Doktorarbeit Josephs 1965 unveröffentlicht).

Die vom Filterapparat der Daphnien aus gesehen wohl möglichste Daphnien-nahrung wie Bakterien, heterotrophe Nanoflagellaten und kleine

Ciliaten vermindern ihre hohe Konzentration pro ml (vgl. Abb 8 Versuch bei 15°C und Doktorarbeit Josephs 1965), um den Determinationszeitpunkt durch Beweidung durch die zunehmende Daphnienpopulation (Versuche dazu siehe Doktorarbeit Josephs 1965).

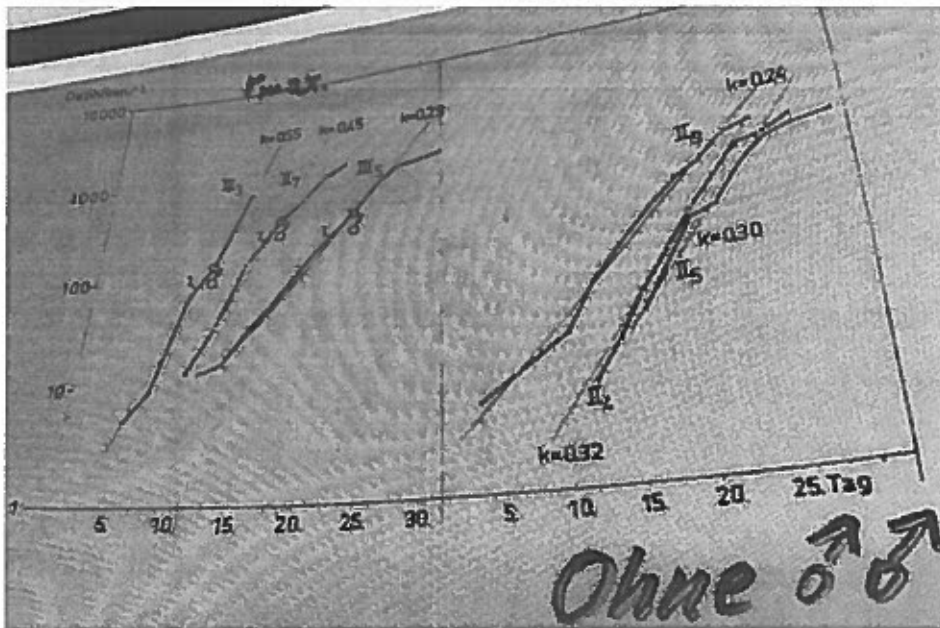


Abb.10

Abb.10 zeigt die $r = k$ - Werte von sechs Versuchen aus meiner Doktorarbeit 1965. 1. gerade geborene Daphnienmännchen treten erst ab $k = 0,29$ auf. Unterhalb eines $r = k$ - Wertes von $0,29$ traten auch bei Wiederholungsversuchen viele Generationen lang in den Daphnien-Populationen nie Männchen oder Ephippialweibchen auf.

Auffällig war der maximale Männchenanteil von 10 % in meinen Versuchen, der auch durch die Werte einer Versuchsstafette Abb.11 , bestätigt wurde .

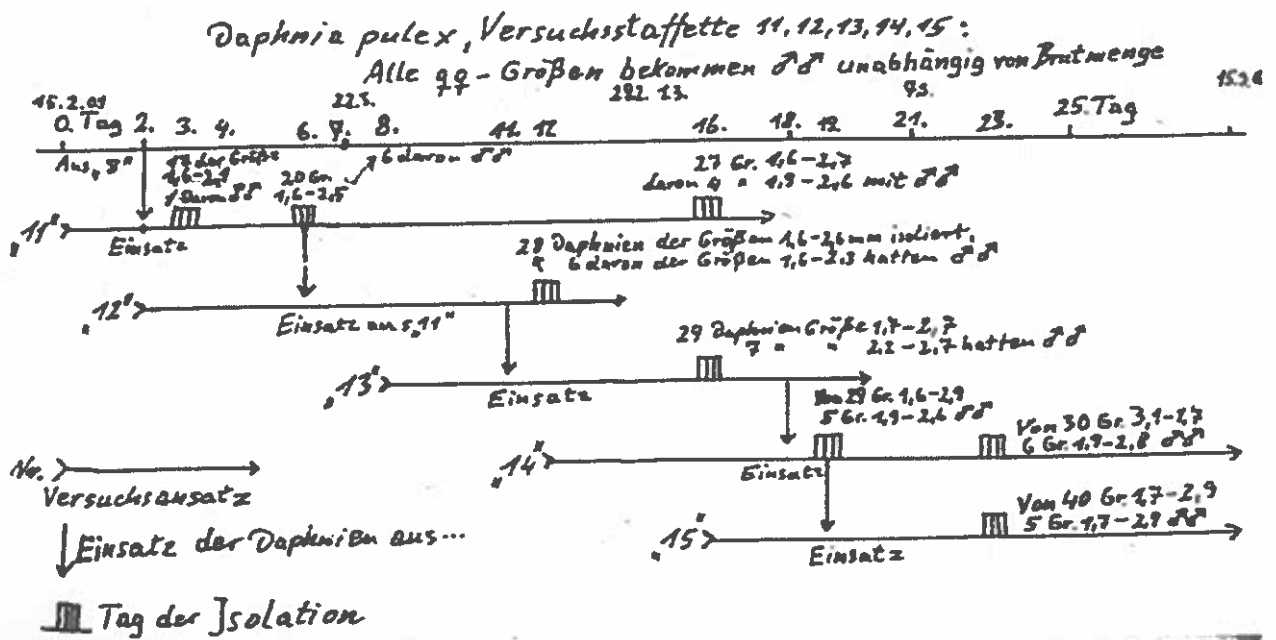


Abb. 11 zeigt eine Versuchsstafette von 5 Versuchen mit *Daphnia pulex* in 20 l Aquarien bei gleicher Anfangsdüngung von 4 g Entenkot pro Liter. Bei allen Auszählungen waren immer um die 10 % Daphnienmännchen festgestellt worden. Versuchstemperatur 15 ° C.

3.2 Die Steigerung der r - Werte und der Männchenanzahl in %

Um eine Steigerung der r -Werte zu erhalten , variierte ich Daphnienpopulations-Wachstumsversuche mit *Daphnia pulex* (Abb. 12) und *Daphnia magna* (Abb. 13) bei 15 ° C durch Zudüngung mit Entenkot in der exponentiellen Wachstumsphase .

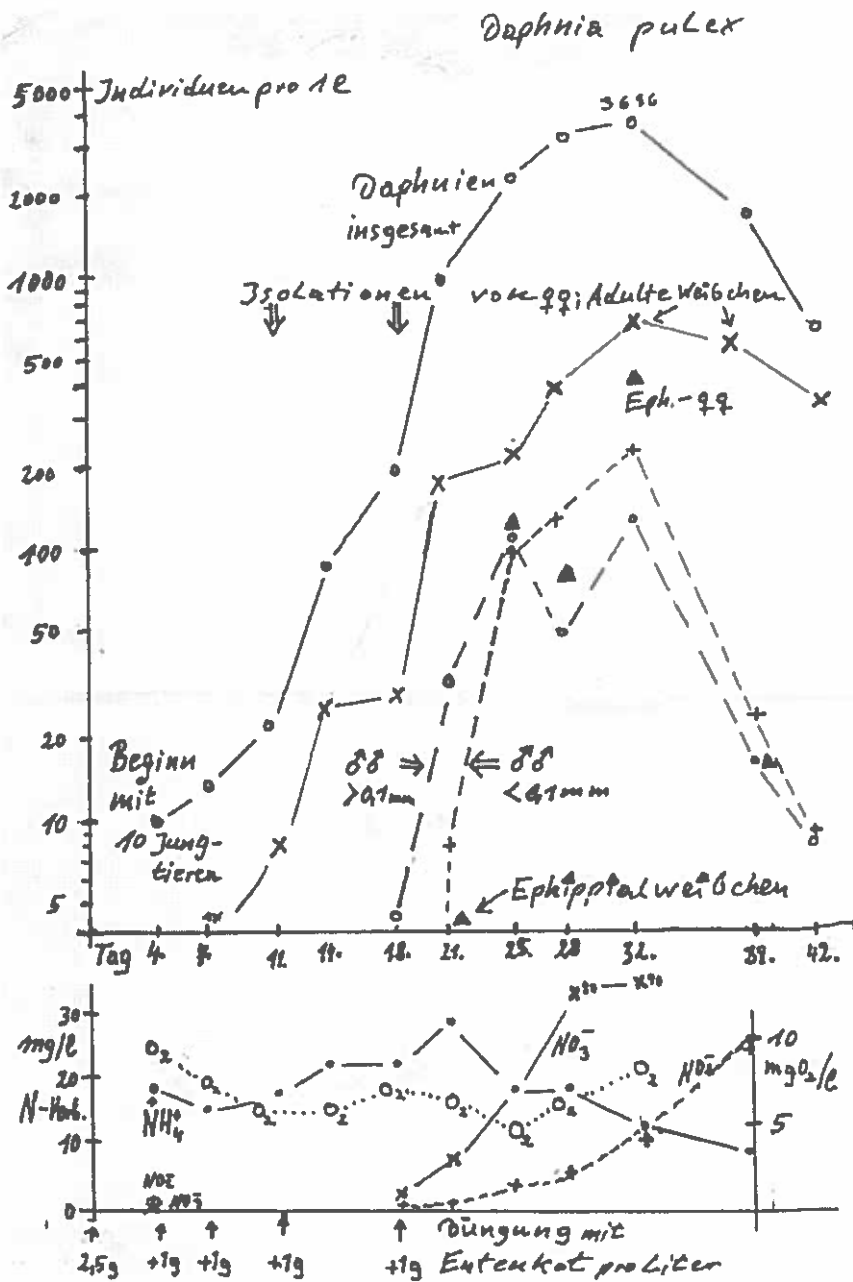


Abb.12 Die Abbildung 12 zeigt einen Aquarierversuch mit *Daphnia pulex*, in den am 4.Tag nach Versuchsbeginn 10 junge Daphnienweibchen kleiner als 1,3 mm Körperlänge pro Liter eingesetzt wurden.

Unter der Daphnien-Populationsdarstellung ist der chemische Verlauf des Selbstreinigungsprozesses dargestellt, der weitgehend denen in Abb. 8 dargestellten Abläufen nahekommt.

Der r - Wert liegt bei 2,9 gemäss dem Tangenz von 71° Kurvenanstieg (Bick 1998) , durch die halblogarithmischen Darstellung direkt ablesbar.

Der Männchenprozentsatz am 32. Tag nach Versuchsansatz beträgt ca. 10 %, also ähnlich denen in Versuch in Abb. 9 und dem Kaskadenversuch Abb. 11. Er ist aber, gemessen an dem steilen Anstieg von $r = 2,9$, niedrig gegenüber von Versuchsansätzen mit *Daphnia magna* s. Abb. 13.

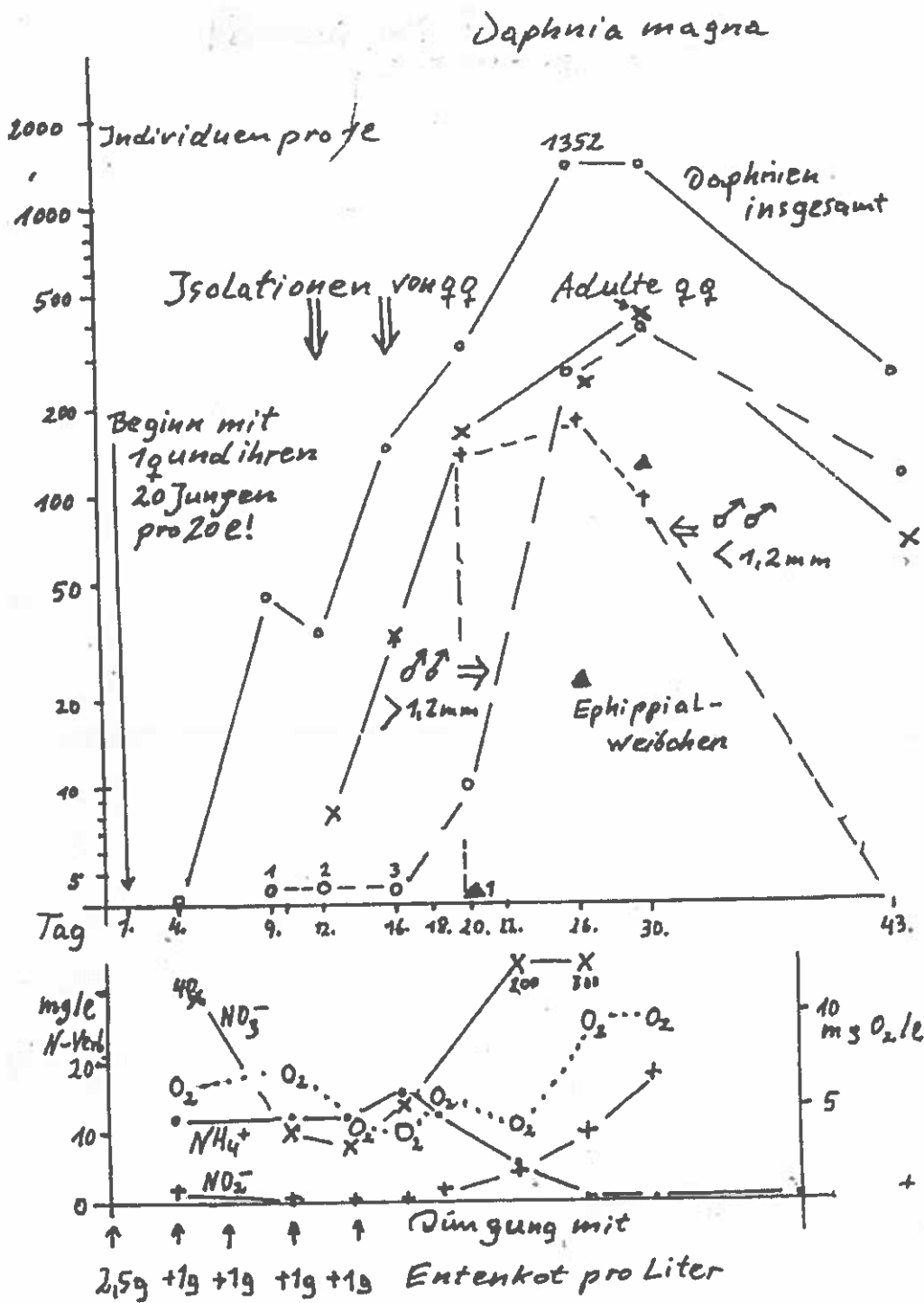


Abb.13

Die Abb.13 zeigt einen Aquarierversuch mit *Daphnia magna*, in den am 1. Tag nach Versuchsbeginn ein Daphnienweibchen mit ihren 20 Jungen als Embryonen im Brutraum eingesetzt wurde.

Der r-Wert liegt bei 2,2 gemäss dem Tangenz von 66° Kurvenanstieg.

Der Männchenprozentsatz beträgt am 30. Tag nach Versuchsbeginn 33 %.

Den höchsten Männchenprozentsatz von 55 % ermittelte ich bei einem Aquarierversuch mit *Daphnia magna*. In diesen, beim Start mit 2,5 g Entenkot pro Liter gedüngten und angeimpften Bonner Leitungswasser, wurden am 4. Tag nach Versuchsbeginn 12 junge, weibliche Daphnien mit der Körperlänge um 1,3 mm pro Liter eingesetzt, Am 4. und 6. Tag nach Versuchsbeginn wurden je 1 g Entenkot pro Liter nachgedüngt.

Der steile, geradlinige Verlauf der Populationskurve, im halblogarithmischen Masstab gezeichnet, zeigte vom 4. bis zum 29. Tag nach Versuchsbeginn einen Anstieg von 52° , der Tangens dazu, gleich r , betrug 1,279, also ein vierfach höherer Wert als $r = 0,29$, unterhalb dem in allen meinen Versuchen nie Männchen und Ephippialweibchen in den Populationen festgestellt wurden.

Eine Entscheidung der Frage, zu welchem Zeitpunkt in der Populationsentwicklung die ersten Daphnienmännchen und damit der Zeitpunkt des Wechsels von parthenogenetischer zu bisexueller

Fortpflanzung bestimmt werden konnten, brachten Isolationen von trächtigen Daphnienweibchen, das Vermessen deren Körperlänge, Feststellen der Brutraumfüllungen, Auszählen der gerade geschlüpften Gelege und Bestimmen des Geschlechtes der Jungtiere.

3.3 Isolationen von Daphnienmüttern und Auszählen der Nachkommen.

Reine Männchengelege und Mischgelege als direkte Beweise für den Sexualitätswechsel in Daphnienpopulationen mit k grösser als 0,29.

Um den Zeitpunkt des Sexualitäts-Moduswechsels in einer steil anwachsenden Daphnienpopulation zu ermitteln, wählte ich die Ansatzbedingungen wie im oben dargestellten *Daphnia magna*-Versuch mit 55 % Männchen.

Am 10. Tag nach Versuchsbeginn, 8. Tage nach Einsatz von jungen Daphnienweibchen der Körperlänge 0,9 bis 1,2 mm wurden die herangewachsenen Weibchen in je 300 ml fassendes, daphnienfrei gemachtes Kulturmilieu umgesetzt, vermessen und weiter beobachtet (Umweltfaktoren wie das 20 l Versuchsaquarium, 15°C , 12 Stunden Belichtung).

Ein Weibchen, im Versuchsprotokoll Nr.22, maß am 10. Tag nach Versuchsbeginn, also am 8. Tag nach seinem Einsatz ins Versuchsaquarium 2,4 mm Körperlänge, hatte eine rosa Körperfarbe und ein grünliches, stark gefülltes Ovar. Aus der Analyse des Anzuchtsaquariums ergab sich, dass noch keine frisch geschlüpften Jungtiere existierten.

Am 22. Tag nach Versuchsbeginn lag der 1. Wurf vor: 26 Männchen der Grösse 1,3 bis 1,7 mm und ein Weibchen der Grösse 1,8.

Rückinterpoliert auf 2,4 entspricht das 100 % der maximalen Brutraumfüllung (Abb. 6). Also beste Wachstumsbedingungen !

Am 22. Tag hatte „ Daphnia 22“ eine Körpergröße von 3,8 mm und geschätzt 45 Eier im Brutraum. Am 24. lag der 2.Wurf vor : 26 Männchen der Grösse 0,8 bis 1,1 mm und 29 Weibchen der Grösse 0,9 bis 1,1 mm, **ein Mischgelege ! Und das fast 1 : 1 ! In einem Wurf !**

Statt 45 Jungtiere geschätzt 55 real ausgezählt . Bei 100 % Höchstbrutraumfüllung .

4. Zusammenfassung

Unter welchen Bedingungen tritt Sexualität in sich parthenogenetisch vermehrenden Daphnia - Populationen auf ?

Eine Zusammenfassung der jüngeren Literatur findet sich bei Decaestecker et al 2009.

Die von Bick schon 1966 (s. Abb. 9, Versuch III 5 in meiner Doktorarbeit unveröffentlicht) publizierte Erkenntnis, das bei Ciliaten, Hydren und Daphnien sexuelle Prozesse schon vor dem Erreichen des Populationswachstums-Höhepunktes, also in Zeiten guter Lebensbedingungen , festgestellt wurden, wird bei Decaestecker et al 2009 nur am Rande und ohne Autoren- Nennung erwähnt.

Für Maynard Smith 1978 und dessen Beurteilung der Sexualität müsste hier zumindest noch eine genetische Voranpassung bei Protisten, Hydren und Daphnien postuliert werden (Bick1966) : Bei Lebewesen , bei denen bei steilem r meist ein katastrophales Populationsende mit Dauerstadien existiert , kann dieser Wechsel im Laufe der Evolution erblich fixiert sein. Daphnia hat 32000 Gene und sicherlich viele Antwortmöglichkeiten (Toyota et al 2018) .

Diese Modellversuche in 20 l Aquarien mit induzierter Selbstreinigung und Beobachtung der Populationsentwicklung von Daphnia pulex und Daphnia magna haben bewiesen, das der Sexualitätwechsel von parthenogenetischen zu bisexuellen Verhältnissen nicht bei schlechten, sondern im Gegenteil bei günstigen Umwelt- und Daphnien- Populationsverhältnissen stattfindet.

Wie die Mischgelege zeigen , mündet die zyklische oder obligatorische (Decaestecker 2009) Parthenogenese in bisexuellen , meiotischen Verhältnissen und der Bildung der Ehipprien , der Überlebensstadien.

Die Mischgelege bei den Daphniden sind ein Hinweis , dass die Parthenogenese hier evolutiv aus bisexuellen Verhältnissen stammt.

Banta (1929) hat 300 Generationen hintereinander die Daphnide *Moina* experimentell parthenogenetisch vermehrt, in einigen nordamerikanischen Seen wurde nie ein Daphnienmännchen (Colburne et al 2011) festgestellt und ich habe nie den Wechsel von Parthenogenesis zu Bisexualität in Daphnienpopulationen mit k - Werten unter 0,29 beobachtet.

Dieser asexuelle Zustand konnte durch Einsatz junger weiblicher Daphnien kleiner als 1,3 mm in ältere Versuchsmilieus erhalten werden. In diesen Aquarien hatte die für meine Beweisführung angeführte Nitrifikation schon stattgefunden und in einigen waren Grünalgen (*Scenedesmus obliquus*, Ebert 2008) zugefüttert worden.

Daphnien aus diesen Zuchtansätzen wurden auch für ethologische Fragestellungen eingesetzt (S.Raveh, K. Langen, T.C.M. Bakker, C. Josephs, J.G. Frommen 2019).

Welche messbaren biologischen und chemischen Faktoren lösen den Wechsel von Parthenogenesis zu Bisexualität in heranwachsenden Daphnienpopulationen aus?

Meine Kondoktorandin Eva Scheithauer (1963, 1966) stellte in ihren Freilanduntersuchungen Daphnien-Männchen nur bei steilen *Daphnia* - Populationsmaxima fest.

Zu erklären waren auch die seit langem bekannten Ehippiensäume zu bestimmten Zeiten an Süßwasserseen (Woltereck 1911, Wesenberg-Lund 1939).

Zusammenhänge zwischen Abbauvorgängen in Gewässern und Organismen-Populationsmaxima finden sich bei Bick (1966, 1969) und Wurmbach (1970).

In meinen Versuchen, Abb. 8 bei 15 ° C, kann dem Zeitpunkt der Daphnienmännchen-Determination bei einer Bakteriendichte um 1 Million und einer heterotrophe Nanoflagellaten-Dichte um 1000 Individuen pro ml gemessen werden. Auch die kleinen Ciliaten sind als mögliches Daphnienfutter messbar. Diese, vom Filterapparat der Daphnien her beurteilt, häufigsten Daphnien-nährorganismen, nehmen um den Zeitpunkt des k -Wertes um 0,29 stetig ab.

Vermutlich ein Beweidungsphänomen, ein Crowding (Banta 1929, Gerber et.al. 2017, Doktorarbeit Josephs 1965 unveröffentlicht).

Im Phasenkontrastmikroskop fielen Körpergröße und Beweglichkeit der Bakterien und anderer Protisten um den Daphnienmännchen-Determinationszeitpunkt auf.

Auch die Beweglichkeit der Daphnien selbst war auffällig erhöht.

In allen Versuchen mit hohen k - Werten über $k = 0,29$ und damit Daphnien-Männchenproduktion am definierten Populations-Entwicklungszeitpunkt ist der Beginn der Nitrifikation messbar .

Die chemischen Abläufe in den Versuchsaquarien , gleich , ob mit Entenkot , Gänsekot oder dem Bakteriennährboden Difko gedüngt , waren ähnlich : Nach Einbringen des Düngers Absinken des Sauerstoffwertes , Verschwinden des Nitrats durch Reammonifizierung , Absinken und dann langsamer Anstieg der Sauerstoffwerte , Auftreten von Nitrit und dann Nitrat , oft kurz vor diesem Wechsel dann das Auftreten der ersten Daphnienmännchen. Diese leicht messbaren Umweltfaktoren ermöglichen in Abb. 12 und Abb 13 Vergleiche zu früheren Versuchen Abb . 8 .

Der Wechsel von parthenogenetischer zu bisexueller Fortpflanzung bei *Daphnia pulex* und *Daphnia magna* findet in energiereichen heterotrophen und nicht in autotroph dominierten Lebensräumen statt .

Danksagung

Durch die Vermittlung von Prof.em.Dr.N. Wilbert , meinem Kondoktoranden , konnte ich nach meiner Pensionierung 1998 (Studiendirektor am Bezirksseminar für Gymnasiallehrer) am Zoologischen Institut der Universität Bonn in den leestehenden Arbeitsräumen meines verehrten akademischen Lehrers Prof.em. Dr.H.Bick weiterführende Versuche zu meiner Doktorarbeit 1965 durchführen.(Prof.em.Dr.H.Bick hat mich 1963 für den NHV angeworben) . Hierfür danke ich dem damaligen Direktor Herrn Prof.em. Dr.H. Bleckmann.

Wieder auf Vermittlung von Prof.em.Dr. N. Wilbert wechselte ich nach einem Antrittskolloquium an das Institut für Evolutionsbiologie und Zooökologie der Universität Bonn mit dem Status eines Gastwissenschaftlers.

Hier danke ich den Direktoren Prof.em.Dr. T.C.M. Bakker , Prof.em.Dr. K.P. Sauer und dem jetzt amtierenden Direktor Prof.Dr. T. Bartholomäus für die kollegiale Aufnahme .

In der Arbeitsgruppe Tierökologie unter der Leitung von Dr. T. Thünken . Prof.Dr. Jo Frommen und Dr. S. Vitt wurde ich in meinem Bemühen ermutigt , den Wechsel von Parthenogenese zu Bisexualität bei *Daphnia pulex* und *Daphnia magna* darzulegen.Herzlichen Dank !

Herzlichen Dank an Prof.Dr.Norbert Wilbert . Sein Wissen über die Ciliaten und die Methodik der mikrobiologischen Messungen haben mir geholfen , die Messergebnisse abzusichern .

Literatur

- Banta , A,N.and L.A. Brown (1929/30): Control of Sex in Cladocera
Proc.nat.Acad.Sci 15,71-81
- Bick (1966) Populationsökologische Beobachtungen über des Auftreten sexueller Prozesse bei Süßwasserpolypen und Ciliaten
Zoologischer Anzeiger Bd.176, Heft 3 , Akad.Verlagsgesellschaft Leipzig
- Bick (1998) Grundzüge der Ökologie 3.Auflage Fischer Verlag Stuttgart
- Booksmithe I., N. Gerber , D. Ebert and H.Kokko (2018): Daphnia females adjust sex allocation in response to current sex ratio and density
Ecology Letters (2018) 629-637
- Colbourne J K et al (2011) The Ecoresponsive Genome of Daphnia pulex
Science Vol.331 ,555-562
- Einheitsverfahren (1954) Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung, bearbeitet von L,W.Haase. Weinheim , Verlag Chemie
- Decaestecker E., L.de Mester und J. Mergeay (2009) Zyklische Parthenogenese in Daphnia : Sexuelle versus asexuelle Fortpflanzung , Kapitel 15 aus I.Schön et al, verlorener Sex, Springer Science
- Gerber N., H.Kokko, D.Ebert and I. Booksmythe (2018) Daphnia invest in sexual Reproduktion when its relative costs are reduced Proc.R.Soc. B 286
Ebert D. (2008) Wirt- Parasit-Koevolution: Erkenntnisse aus dem Daphnia-Parasitenmodellssystem. Curr Opin Microbiol. 11 :290-301.
- Josephs, C. (1965) Experimentelle Untersuchung der Populationsdynamik von Daphnia pulex DE GEER mit und ohne Wechsel von Parthenogenesis zu Bisexualität , Doktorarbeit unveröffentlicht , Universitätsbibliothek Bonn
- Maynard Smith J. (1978) Die Entwicklung des Geschlechts. Cambridge University Press . Cambridge Grossbritannien.
- Maynard Smith J. (1989) Evolutionsgenetik . Oxford University Press , Oxford.
- Olofson O. (1918) Studien über die Süßwasserfauna Spitzbergens . Zool. Bidrag. Upsala , Vol. 6.

Ravey ,S. K.Langen , T.C.M. Bakker, C.Josephs and J.G.Frommen (2019)
Oddity, predations Risk and Social decisions in aquatic invertebrates
Ethology 125 ,106-113

Sommer U. (1988) Phytoplankton succession in microcosm experiments
under simultaneous grazing pressure and recourse limitation . Limnol. Ozea-
nogr. 33 1037

Scheithauer E. , Bick H. (1963)Ökologische Untersuchungen an Daphnia
magna und Daphnia pulex im Freiland und Laboratorium , Scientific papers
from Institut.of chem. Technology, Prague, Faculty of Technology of Fuel and
water

Scheithauer E. (1966) Ein Beitrag zur Populationsdynamik und Produkti-
onsbiologie von Daphnia magna . Arch.Hydrobiol. 61, 405-431

Toyota K. , Tatarazako N.und Iguchi T (2018) Umweltkontrolle der Ge-
schlechtsdifferentierung in Daphnia . Kapitel 12 Springer Nature Japan K.
Kobajashi Reproduktions- und Entwicklungsstrategien, Vielfalt und Gemein-
samkeiten bei Tieren

Woltereck R. (1928) Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung
und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über ökologische
Gestaltsysteme Biol. Zentralbl. 48 , 521-551

Wesenberg-Lund G. (1939) Biologie der Süßwassertiere. Springer Verlag
Wien

Weismann A. (1876-79) Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden Zt-
schr.wiss.Zool. 27-33

Wurmbach H. (1970) Lehrbuch der Zoologie Fischer Verlag Stuttgart

Anschrift des Verfassers :

**Dr. Christian Josephs.
Weißenberger Weg 193**

D- 41462 Neuss

E- mail [christianjosephs@ gmx.de](mailto:christianjosephs@gmx.de)

Tel. 0049 2131545419 oder 01788707341

Gastwissenschaftler am

Institut für Evolutionsbiologie und Ökologie der Universität Bonn

Arbeitsgruppe Tierökologie

An der Immenburg 1 , D-53121 Bonn

Telefon 0049 228 735750 , Telefax 0049 228732321

**Dr. Katharina Ohlmann, geb. Josephs
kjosephs@web.de
01785140204**