Zur Kenntnis der Brutpflege von Asellus aquaticus nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden.

Von

Frits van Emden, Leipzig.
(Aus dem zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 28 Abbildungen.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitendes. Seite
1. Einleitung 92
2. Geschichtliches 92
3. Material und Methode 95
4. Biologische Beobachtungen 96
B. Die Brutpflege von *Asellus aquaticus* 98
I. Die bei der Brutpflege wirksamen Organe.
a) des Muttertieres 99
1. die Brutplatten, ihre 99
α) morphologische Entwicklung und Aussehen 99
β) histologische Entwicklung und Aussehen 101
2. der Wasserstrudelapparat 107
α) morphologische Entwicklung und Aussehen 107
β) histologische Entwicklung und Aussehen 108
b) des Embryos, die blattförmigen Anhänge, ihre Entwicklung und ihr Aussehen in
α) morphologischer Hinsicht 111
β) histologischer Hinsicht 112
II. Die Physiologie der Brutpflege, das Verhalten
a) des Muttertieres 115
1. bezüglich der Brutplatten 115
2. bezüglich des Strudelapparates 120
b) der lappenförmigen Anhänge des Embryos 122
C. Zusammenstellung des über die Brutpflege der Isopoden Bekannten mit Verwertung eigener Beobachtungen an Idotheiden 124
D. Schlußwort 130
E. Literaturverzeichnis 130
F. Figurenerklärung 132

A. Einleitendes.

1. Einleitung.

Im Mittelpunkte des zoologischen Interesses stehen heute wie kein anderes Gebiet die Probleme der Sexualität. Nie vorher hat man dieses Gebiet ähnlich umfassend bearbeitet, wie man es heute zu tun beginnt, und überraschend ist daher die Fülle neuer Gedanken und wichtiger Ergebnisse, die diese Forschungen zeitigen. Es ist eine wichtige und vielfach schwierige Aufgabe, dabei die verstreuten Einzelheiten der älteren Literatur den neuen Gesichtspunkten unterzuordnen. Oft sogar ist es unerläßlich, die Befunde früherer Autoren durch neuere Untersuchungen nachzuprüfen, und so erst für eine Behandlung der damit verknüpften Probleme die Grundlage zu schaffen. Als kleiner Beitrag zu dieser Sichtungsarbeit sind die vorliegenden Untersuchungen gedacht und zu betrachten.

Die Anregung zu meiner Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Dr. J. Meisenheimer, der ihren Gang auch fernerhin jederzeit mit Rat und Tat unterstützt hat, und ich möchte diese Gelegenheit nicht vorbeigehen lassen, ihm dafür meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen. Zu Dank bin ich ferner für mannigfache Anregungen den Herren Prof. Dr. Hempelmann und Privatdozent Dr. Wagler verpflichtet. Herr Dr. Hagmeier von der Biologischen Station auf Helgoland hat es mir ermöglicht, *Idothea emarginata* in ähnlicher Weise lebend zu beobachten, wie ich bereits vorher *Asellus* beobachtet hatte, und ich möchte nicht versäumen, ihm an dieser Stelle nochmals meinen Dank hierfür auszusprechen.

2. Geschichtliches.

Die Literatur über die Brutpflege der Isopoden ist außerordentlich reich und hat in fast allen ihren Teilen Wichtigkeit für unsere Betrachtungen. Ich ziehe es deshalb vor, ihr am Ende meiner Arbeit ein eigenes Kapitel zu widmen und beschränke mich hier darauf, kurz den Inhalt der Veröffentlichungen auszuführen, die auf die Brutpflege und die Brutpflegeorgane von *Asellus* selbst eingehen.

Bereits im Jahre 1778 gibt de Geer eine ausführliche Beschreibung von *Asellus aquaticus*, in der er auch das Auftreten einer Bruttasche erwähnt.

Über 50 Jahre später erschien die erste Embryologie des Tierchens, die von Rathke (1832) verfaßt wurde. Hier finden wir zum erstenmale die eigentümliche paarige Bildung erwähnt und beschrieben, die noch so manches Kopfzerbrechen verursachen sollte, die blattförmigen Anhänge des Embryos. Rathke schätzt die Tragzeit für eine Brut auf 6–8 Wochen, da er binnen drei Wochen kaum eine Veränderung an den Eiern oder Embryonen sah. Er ist auch der erste, der über eine Nährflüssigkeit in der Bruttasche berichtet, die er mit Alkohol oder Sublimatlösung als „sehr schwaches und weißliches Gerinsel" wahrgenommen haben will.

30 Jahre vergingen nach dieser Schrift, bis die Brutpflege von *Asellus aquaticus* neue Bearbeiter fand. Inzwischen war nur über die Deutung der blattförmigen Anhänge einiges veröffentlicht worden, so von Leydig, der sie mit Drüsenorganen anderer Krebstiere homologisierte, und von F. Müller, der in seiner Schrift: „Für Darwin" diese Deutung ablehnte und sie, in Unkenntnis ihres paarigen Auftretens, mit dem Dorsalorgan anderer Arthropoden für morphologisch gleichwertig hielt. Anton Dohrn veröffentlichte 1867 eine Embryologie von *Asellus aquaticus*, in der auch die blattförmigen Organe wiederum eine Beschreibung erfuhren. Gedeutet wurden sie hier lediglich als funktionslos gewordene phylogenetische Relikte. Ihr Schwinden wird in die Zeit nach dem Abwerfen der Larvenhaut verlegt und als einfaches Abfallen gekennzeichnet. — In der ausgezeichneten G. O. Sars'schen Bearbeitung der norwegischen Crustaceen-Fauna werden auch der Wasserrassel und ihrer Brutpflege längere Ausführungen gewidmet. G. O. Sars erwähnt die acht Brutlamellen, gibt eine Schilderung der Kopulation der Tiere und geht näher auf die Embryologie ein. Die blattförmigen Anhänge werden von ihm als Organe gedeutet, die der Resorption der auch von ihm angegebenen — jedoch scheinbar nicht selbst gesehenen — Nährflüssigkeit im Brutraum dienen. — Die Embryologie von *Asellus* ist der Gegenstand einer 1869 erschienenen Arbeit van Benedens. Auch er schreibt den blattförmigen Anhängen, deren Entstehung er näher schildert, eine Funktion der Nahrungsaufnahme zu, und auch er glaubt eine „liqueur albuminoide" gesehen zu haben. — Eine neue Deutung der blattförmigen Anhänge gab 1887 C. Claus. Er stellt fest, daß die Gebilde einer Integument-Duplikatur entsprechen und homologisiert sie mit der Anlage des Panzerschildes von *Apseudes*. Er glaubt, daß ihre Funktion die einer embryonalen Kieme ist. — Von großer Wichtigkeit ist eine Notiz (vgl. p. 107). die Rosenstadt 1888 im Biologischen Zentralblatt veröffentlicht, und wonach an den Maxillarfüßen von *Asellus* eine Vorrichtung zur Regulierung der Wassereinfuhr in den Brutraum existiert. Es ist das das einzige geblieben, was bis auf den heutigen Tag über das Vorhandensein eines solchen Organes veröffentlicht wurde. — Drei Jahre später behandelt Leichmann die Brutpflege von Sphaeromiden und *Asellus*. Auch er glaubt bei *Asellus* eine Nährflüssigkeit im Brutraum konstatieren zu können, die sogar nach Tötung des Weibchens in Alkohol zu „einer flockigen weißen Masse" werden soll, „deren Quantität durchaus nicht so unbedeutend ist, wie Rathke angibt." Leichmann berechnet ferner die Größenzunahme eines *Asellus*-Embryos von der Eiablage bis zum Schlüpfen und folgert auch daraus, daß eine Ernährung stattfinden müsse. Es findet sich bei ihm die erste histologische Beschreibung der Brutplatten. Die Rosenstadtsche Beobachtung übergeht er mit Stillschweigen. — Korschelt und Heider widmen 1893 den blattförmigen Anhängen von *Asellus* auch einige Zeilen und billigen vollkommen die Claussche Deutung. — Eine sehr gute neuzeitliche Embryologie von *Asellus communis* Say, die jedoch

leider nur bis zur ersten Anlage der blattförmigen Anhänge geführt wurde, veröffentlichte Mc. Murrich 1895. Ich möchte nicht unterlassen, zu zitieren, wie dieser, meiner Ansicht nach mit vollem Recht, die Rouleschen Arbeiten beurteilt: Roule „has certainly not advanced our knowledge of it." – Eine ausgezeichnete Arbeit über das Chitinskelett von *Asellus aquaticus* lieferte Tschetwerikoff 1911. Für unser Thema wichtig ist die Beschreibung der Insertion der Brutplatten und eine Vermutung über die eigentliche Begattung. — Die „Biologischen Beobachtungen", die Kaulbersz 1913 publizierte, berühren meine Arbeit nicht, mit Ausnahme der Tatsache, daß er die Begattung beschreibt, wie sie Tschetwerikoff bereits zwei Jahre vorher vermutet hatte (vergl. p. 98). — In jüngster Zeit ist in England eine Abhandlung von Unwin erschienen, die ich mir erst nach Fertigstellung meines Manuskriptes zu beschaffen vermochte, und auf die ich deshalb nur kurz eingehen kann. Die vorhandene Literatur wurde in dieser Arbeit nur in geringem Maße berücksichtigt und die beigegebenen Zeichnungen sind mangelhaft. Die Arbeit enthält außer einigem Unwahrscheinlichen auch einiges Beachtenswerte. Die kürzere Ausbildung des 4. Beinpaares des Männchens (vgl. unten p. 97) und die Bedeutung der Kieferfüße als Strudelapparat sowie die Richtung des Wasserstromes wurden richtig erkannt. Über die Begattung wird eine neue, von den bisherigen Veröffentlichungen abweichende Darstellung gegeben. Ich habe Pärchen wiederholt in der gleichen Lage beobachtet und ebenfalls zunächst an einen Begattungsakt gedacht, diesen Gedanken aber wieder fallen lassen, weil dabei nur der Penis der einen Seite des Männchens das Receptaculum der gleichen Seite des Weibchens befruchten könnte, während die Organe der anderen Seite zunächst untätig blieben. Die Begattung soll nach Unwin zwischen dem Abstoßen des Integuments der hinteren Körperhälfte und des der vorderen erfolgen. Meine Beobachtungen widersprechen dem, wie folgender Fall, den ich mit Daten zu belegen vermag, zeigt: In der Nacht vom 17. zum 18. 2. 20 trennte sich ein in einem Beobachtungsglas befindliches Pärchen; das Weibchen wurde isoliert, und erst am 20.– 21. 2. machte es die Parturialhäutung (vgl. p. 98) durch. Die Wassererneuerung im Brutraum wird von Unwin erst in zweiter Linie der Strudelbewegung der Kieferfüße, in erster Linie dem Weiten des Brutraumes (vgl. p. 119) zugeschrieben. Es ist mir unverständlich, wie Unwin zu der Angabe kommt, die Bruttasche würde 10 Minuten lang, etwa achtmal in der Minute geweitet. Ich habe das Weiten stets nur in größeren Zeitabständen wahrgenommen (vgl. Zahlenangaben auf p. 121), und muß deshalb annehmen, daß die Weibchen, welche Unwin beobachtete, sich nicht in normaler Lage (wohl im Uhrglas mit wenig Wasser, auf dem Rücken liegend) oder in anderer Beziehung nicht im normalen Zustand befanden.

3. Material und Methode.

Das Material zu meinen Untersuchungen an *Asellus aquaticus* lieferten mir die stehenden und langsam fließenden Gewässer in der Umgebung von Leipzig in reichlicher Menge. Besonders in den Teichen und Gräben im Süden der Stadt sowie in der Pleiße und ihren toten Armen fand ich die Tiere sehr häufig. Die Tiere bevorzugen Stellen, an denen abgefallenes Laub den Boden des Gewässers bedeckt und dort zu faulen beginnt. Außerdem lassen sich die Tiere bequem in Aquarien ziehen, doch war es auch dort nötig, um nicht Kümmerformen zu erhalten, für welkes Laub zu sorgen. Tiere, die in Behältern ohne Laub gezogen wurden, blieben klein und schritten nur vereinzelt zur Fortpflanzung.

Für morphologische Studien am Chitinskelett wurden die betreffenden Teile in Kalilauge mazeriert und teilweise in dem von Tschetwerikoff (l. c., p. 385) beschriebenen Eosinstoff rot gefärbt, teilweise mit Pyrogallol gebräunt. Den Tschetwerikoffschen Farbstoff stellt man her, indem man 0,5 g wasserlösliches Eosin in 100 g Wasser löst, durch ein paar Tropfen konzentrierter Essigsäure einen Niederschlag zur Fällung bringt und die Flüssigkeit abfiltriert. Die zurückbleibende orangerote Lösung verwendet man zum Färben. Man bringt die Objekte aus dem Wasser hinein und führt sie nach 12—24 Stunden in mit etwas Essigsäure angesäuertes Wasser über, und von da direkt in 95-prozent. Alkohol. In ihm darf man sie nur kurze Zeit lassen, da darin eine Art Differenzierung vonstatten geht. Mit diesem Farbstoff erhält man ausgezeichnete Präparate, doch verbleichen die Objekte nachträglich etwas. — Die Pyrogallolbräunung wurde so gehandhabt, wie sie von Lee und Mayer angegeben wird. — Zur Fixierung wurde meist das von Wege (1911, Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys., Bd. 30, p. 219) angegebene Pikrinsäuregemisch (bestehend aus 50 Teilen gesättigter Pikrinsäurelösung, 55 T. absol. Alkohol, 40 T. Formol (40 %), 2 T. Chloroform, 3 T. Essigsäure) in mäßig erwärmtem Zustande benutzt. Für dünne Integument-Duplikaturen, wie Brutplatten und Kiemen, erwies sich diese Fixierung weniger geeignet, da dabei leicht Blähungen eintraten. Für derartige Objekte verwandte ich mit Vorteil ein Sublimat—Alkohol—Salpetersäuregemisch. Die Eier für die embryologischen Untersuchungen fixierte ich mit Zenkerscher Lösung. Die Färbung in toto wurde mit Salzsäure-Karmin oder Alaun-Karmin vorgenommen, Schnitte hingegen wurden einer Doppelfärbung mit Delafieldschem oder Heidenhainschem Haematoxylin und Eosin unterworfen. Zur Färbung der Eier verwendete ich Delafieldsches Haematoxylin, das beim Differenzieren sehr leicht aus dem Dotter ausgezogen werden kann; die embryologischen Schnitte färbte ich mit P. Mayers Haemalaun. Die Einbettung geschah im allgemeinen in Paraffin, soweit jedoch eine Nachorientierung kleiner Objekte in Frage kam (Eier, Wasserstrudelapparat) erwies Nelkenöl—Collodiumeinbettung gute Dienste.

4. Biologische Beobachtungen.

Bevor ich mich meinem Thema zuwende, will ich noch einige Beobachtungen biologischer Natur anführen, die mit der Brutpflege unmittelbar zwar nichts oder nur wenig zu tun haben, die aber immerhin in gewisser Beziehung zu meiner Arbeit stehen. So ist es von Interesse, den Sexualdimorphismus der Wasserrassel etwas näher zu betrachten, der durchaus nicht so unbedeutend ist, wie es nach der bisher vorliegenden Literatur erscheinen könnte. Die geschlechtsreifen Männchen sind, abgesehen von der beträchtlicheren Größe, durch längere letzte Pereiopoditen und längere Uropoditen sowie längeren, nach vorn ziemlich geradlinig verschmälerten Körper von den kürzeren, seitlich etwas mehr gerundeten geschlechtsreifen Weibchen zu unterscheiden. Besonders auffällig aber unterscheiden sich von diesen beiden Formen die befruchteten Weibchen, die mit Bruttasche versehen sind. Bei ihnen ist der Körper in der Region des zweiten bis vierten Rumpfsegmentes verbreitert, so daß die Gestalt von hinten nach vorn breiter wird und erst mit dem zweiten und ersten Rumpfsegment sich verschmälert. Diese Gestaltsverhältnisse kann man aus der von Sars gegebenen Figur des Männchens (l. c., Taf. VIII Fig. 7) und meiner Figur 1 erkennen. In der Sarsschen Figur eines trächtigen Weibchens (l. c., Taf. VIII, Fig. 6) ist der Körperumriß verfehlt; den dort abgebildeten Habitus, mit Ausnahme der Bruttasche natürlich, besitzen unbefruchtete erwachsene Weibchen. An der beschriebenen Gestaltsabweichung kann man die trächtigen Weibchen mit Leichtigkeit auch in der Rückenansicht erkennen, und es hat mir die Beobachtung dieses Unterschiedes beim Herausfangen solcher Tiere aus den Zuchtaquarien manche kleine Ersparnis an Zeit und Mühe verschafft.

Fig. 1.

Neben diesem Sexualdimorphismus tritt bei unserm *Asellus* ein interessanter Saisondimorphismus auf, dessen Ursache näher zu untersuchen eine dankbare Aufgabe wäre. Einen ganz ähnlichen Saisondimorphismus beschreibt Gadzikiewicz für *Idothea tricuspidata*, wobei er zugleich einen analogen Unterschied der Geschlechter angibt, wie er oben beschrieben wurde. Der Saisondimorphismus bei *Asellus aquaticus* (und ebenso bei *Idothea tricuspidata*) findet seinen hauptsächlichen Ausdruck in der Größe der in den einzelnen Jahreszeiten auftretenden Tiere. Es finden sich bei beiden Arten im Frühjahr große Männchen und mäßig große Weibchen, beide in geschlechtsreifem bezw. trächtigem Zustand. Im Sommer und im Herbst weisen beide Geschlechter in ausgereiftem Zustande eine viel geringere Größe auf, die dann gegen das Frühjahr wieder zunimmt. Gadziekiwicz hat diese Schwankungen genauer zahlenmäßig festgelegt und entsprechende Variationskurven aufgestellt. Zur Größe von *Asellus aquaticus* will ich nur bemerken, daß die von Dahl angegebenen Maße von 12 mm für das Männchen und 8 mm für das Weibchen für geschlechtsreife Tiere im Frühjahr bei weitem zu niedrig sind. Die geschlechtsreifen Männchen des Frühjahrs erreichen häufig eine Größe von 20 mm und etwas mehr, während die Weibchen zu dieser Zeit etwa 13—15 mm messen. — Es ist bekannt, daß die *Asellus*-Weibchen nach dem Schlüpfen der Jungen eine neue Häutung durchmachen, durch die sie wieder das Aussehen erhalten, das sie vor der Befruchtung und der darauffolgenden Häutung hatten — eine zweimalige Geburt nacheinander unter Benutzung derselben Brutplatten, wie er von Schöbl und anderen für Oniseiden und von Rosenstadt auch für *Asellus* angegeben wird, findet nicht statt, im Gegenteil habe ich wiederholt beobachten können, daß Weibchen, die ich nach der Kopula isoliert hielt, bald nach dem Schlüpfen der Jungen die Brutplatten durch eine Häutung wieder abwarfen. Zweifellos findet zugleich damit ein Wachstum des Tieres statt, und so glaube ich diesen „Saisondimorphismus" darauf zurückführen zu müssen, daß die gegeschlechtsreifen Sommer- und Herbsttiere erst im selben Jahre geboren worden sind, einige Bruten zur Welt bringen, und im Frühjahr des nächsten Jahres ihre volle Größe erreichen, worauf sie nach einer letzten Brunstperiode absterben. Von einem eigentlichen „Saisondimorphismus", wie ihn Gadzikiewicz annimmt, indem er glaubt, daß die Frühjahrsweibchen und -männchen nicht bereits im Herbst dem Fortpflanzungsgeschäft obgelegen haben, könnte, wenn sich meine Ansicht bestätigt, natürlich nicht die Rede sein. Unter ungünstigen Nahrungsverhältnissen, wie sie z. B. in Aquarien ohne Schlamm und faulendes Laub herrschen, sind auch die Frühjahrstiere von geringer Größe.

Die Einleitung zur Kopula ist ein rasches Packen des Weibchens durch das Männchen, dem eine tagelange Vereinigung folgt. Das stets größere Männchen legt dabei die Beine seines 4. Pereiosegmentes, die etwas kürzer und schwächer sind als das vorhergehende und das folgende Paar, schräg nach hinten und innen in die Einkerbung zwischen

dem 2. und 3. Segment des Weibchens. Dabei umfassen die letzten Beinglieder des Männchens die Basis des dritten Beinpaares des weiblichen Tieres, und es wird die Spitze des letzten, klauenförmigen Gliedes fest gegen die Bauchwand des Weibchens angedrückt. Das Weibchen trägt den Kopf und die ersten Segmente ventralwärts eingekrümmt und klemmt damit wohl die Beine des Männchens zwischen seinem 2. und 3. Segment fest. Ein eigentümlicher Höcker, den ich bei geschlechtsreifen größeren und mittleren Weibchen an der Innenseite der Coxopoditen des 3. Beinpaares (vgl. Fig. 4) fand und der auf den anderen Segmenten fehlt, dürfte ebenfalls beim Festhalten während dieses Umhergehens eine Funktion besitzen. Ich vermute, daß zwischen dem Höcker und dem Gelenk zwischen Coxo- und Basipoditen das Bein des Männchens ebenfalls festgeklemmt und so die Vereinigung wesentlich fester wird. Was die eigentliche Befruchtung betrifft, so beschreibt Tschetwerikoff in seiner ausgezeichneten Arbeit die männlichen Begattungswerkzeuge genau, und knüpft daran die Folgerung, daß die Begattung — so wie sie von Schöbl bei Onisciden beobachtet wurde — erfolgen müsse, während die Bauchseiten beider Tiere einander zugewandt sind. Auch Kaulbersz beschreibt die Begattung in derselben Weise, doch geht aus seiner Darlegung, die in keiner Weise über das hinausgeht, was Tschetwerikoff auf Grund von Vermutungen geschildert hat, nicht hervor, ob er es selbst beobachtet hat oder ob er sich auf eine Wiedergabe der Tschetwerikoffschen Vermutung beschränkt. Mir selbst ist es leider, trotz langer Beobachtung kopulierender Tiere nicht gelungen, die eigentliche Begattung zu beobachten.

Wenige Tage nach der Befruchtung macht das Weibchen eine Häutung durch, bei der die Organe entfaltet werden, die bei der Brutpflege in Wirkung treten. Ich habe diese Häutung einmal beobachtet, nachdem ein Weibchen, das sich aus der Kopula gelöst hatte, seit drei Tagen isoliert gehalten worden war. Meist trennen sich die beiden Geschlechter erst kurz vor oder bei der Häutung, öfters aber hält das Männchen das Weibchen auch noch gefangen, nachdem dieses die Häutung durchgemacht und die Eier bereits zur Welt gebracht hat. Ein solcher Fall hat G. O. Sars zu dem Glauben veranlaßt, die Eier würden beim Eintritt in die Bruttasche einer äußeren Befruchtung unterzogen. — Diese Häutung unterscheidet sich zwar äußerlich nicht von jeder anderen Häutung im Wachstum des Tieres, doch da sie stets mit absoluter Notwendigkeit die Ablage der Eier einleitet, und da ich sie im folgenden oft erwähnen muß, glaube ich sie mit einem besonderen Namen belegen zu müssen, und ich wähle dafür die Bezeichnung Parturialhäutung.

B. Die Brutpflege von Asellus aquaticus.

Mit dem Eintritt der Eier in den Brutraum beginnt eine ausgesprochene Brutpflege, die das Weibchen durchführt, bis die Embryonalhaut der Jungen abgestreift ist und die jungen Larven ihre

vollständige Bewegungsfreiheit erlangt haben. Für die Ausführung dieser Brutpflege sind eine Reihe von Sonderdifferenzierungen von höchster Wichtigkeit, die sich nicht nur auf das Muttertier, sondern auch auf den Embryo erstrecken.

I. a) Die bei der Brutpflege wirksamen Organe des Muttertieres.

Betrachten wir ein trächtiges Weibchen der Wasserrassel von der Bauchseite, so fällt uns sofort ein durch die darin befindlichen Eier gelblich oder grünlich erscheinendes, längliches, stark emporgewölbtes Gebilde in die Augen, das unmittelbar am Hinterrande des Kopfes beginnt und hinten nur das Pleon und die beiden letzten Pereiosegmente unbedeckt läßt. Diese Erhöhung ist der Brutraum oder das Marsupium, die poche incubatrice der französischen Autoren. Bei äußerer Betrachtung dieses Gebildes, selbst unter dem Mikroskop, ist es kaum möglich, die einzelnen Teile zu erkennen, aus denen sich die Tasche zusammensetzt. Mit Hilfe einer einfachen Zergliederung ist es jedoch ein leichtes, festzustellen, daß dieses so einheitlich erscheinende Organ aus vier Paar vollkommen getrennten Lamellen gebildet wird, den

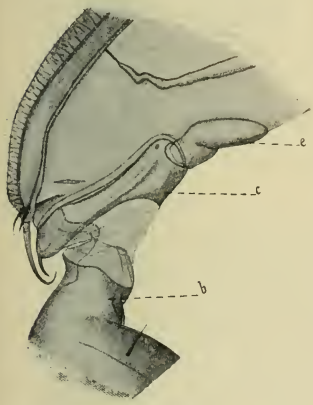

Fig. 2.

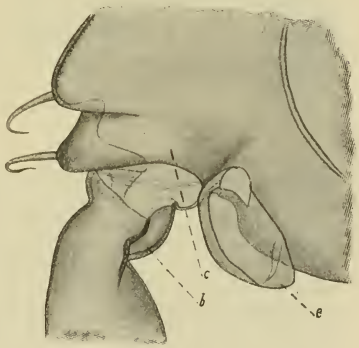

Fig. 3.

1. Brutplatten.

α) Morphologische Entwicklung und Aussehen.

Schon bei jüngeren Weibchen, längst vor Eintritt der Geschlechtsreife, bemerkt man an den ersten vier Segmenten innen an der Basis jedes Beines einen kleinen Zapfen (Fig. 2). Dieses Gebilde ist wohl, mit Lang und anderen, als Epipodit zu deuten. Äußerlich betrachtet

stellen die Epipoditen dorsoventral angeplattete, ziemlich parallelseitige Griffel dar, deren Vorderrand etwas konkav ausgebuchtet ist, während der Hinterrand dieser Konkavrundung durch eine Konvexität folgt. Etwas abweichend sehen die Epipoditen des ersten Rumpfsegmentes aus (Fig. 3). Sie haben ungefähr die Gestalt eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken, das mit einer Ecke eingelenkt ist. Sind die Weibchen völlig erwachsen, so sind die Epipoditen etwa so lang wie der Durchmesser des Coxopoditen, des ersten Beingliedes; die des ersten Segmentes zeigen distal am Außenrande eine leichte Ausbuchtung, die erste Andeutung der späteren Zweiteiligkeit. Nunmehr setzt, wohl Hand in Hand mit dem fortschreitenden Wachstum und Reifen der Eier in den Ovarien, eine lebhafte Teilung der

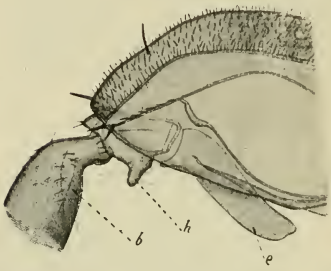

Fig. 4.

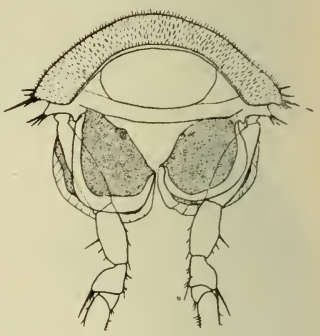

Fig. 5.

Zellen der Epipoditen ein, denn nun gilt es im Innern der Epipoditen die großen Brutplatten anzulegen. Die Epipoditen werden dabei bedeutend länger und breiter, so daß sie sich in der Mittellinie des Körpers fast berühren (Fig. 4), wobei das Chitin elastisch genug ist, sich mit dem Gewebe etwas auszudehnen. Es ist das dasselbe Stadium, in dem der oben erwähnte Höcker zur Ausbildung gelangt ist, und in dem das Weibchen begattet wird. Bald nach der Begattung reißt die Haut des Weibchens zwischen dem 5. und 6. Segment, und es wird zunächst die hintere, dann die vordere Hälfte der Haut abgeworfen. Dabei werden die Brutplatten entfaltet und bilden nun die oben beschriebene Bruttasche. Mit Ausnahme des ersten Paares stellen die fertigen Brutplatten einfache, dünne Lamellen dar, die sich mäßig gewölbt etwas schräg nach hinten bis fast an die Basis des gegenüberliegenden Beines desselben Segmentes hinziehen. Die Lamellen sind reichlich doppelt so breit wie ein Segment lang ist. Auf dem Rücken einer jeden verläuft von der Basis an und nach der Mitte zu auslaufend, eine feine Chitinverdickung. Das letzte Paar zeigt stets am Hinter-

rande einen umgeschlagenen Streifen, der am auffälligsten im Sagittalschnitt zum Ausdruck kommt (vgl. Fig. 25b). Auf die Bedeutung dieses Falzes sowie auf die Deckungsverhältnisse der Brutplatten gehe ich im biologischen Teil der Arbeit ein. Sehr merkwürdig sehen die Brutplatten des ersten Rumpfsegmentes aus (Fig. 5), in Anpassung an ihre physiologische Aufgabe. Sie erscheinen im entfalteten Zustand zweiteilig, denn sie sind wie ein Briefbogen der Länge nach zusammengebogen. Der Bruch ist nach innen gewandt, sodaß die beiden Hälften außen das Vorderbein zwischen sich einschließen. Die Brutlamellen des ersten Segmentes reichen nur wenig über die Körpermittellinie hinaus und überdecken sich infolgedessen nur in geringer Ausdehnung. Die etwas kleinere Hälfte ist nach vorn gerichtet und liegt dem Kopfe an, während die größere hintere Hälfte die folgenden Brutplatten in ihrer Funktion unterstützt. Diese Ausbildung der ersten Brutplatten könnte zunächst leicht als phylogenetisches Relikt des in den Cephalothorax einbezogenen ursprünglichen ersten Rumpfsegmentes gedeutet werden, dessen Brutplatten dann auf das folgende Segment hinübergewandert wären, wenn nicht einerseits die Ausprägung dieser Zweiteiligkeit — gerade entgegen dem biogenetischen Grundgesetz — erst auf den späteren Entwicklungsstadien in Erscheinung träte, und wenn nicht andererseits die hohe physiologische Spezialisierung von vornherein der Einrichtung den Stempel einer jüngeren Erwerbung aufdrückte. — Auf der Bruchlinie der beiden Hälften des ersten Brutplattenpaares findet sich nahe der Basis ein merkwürdiger Zipfel, dessen Bedeutung zunächst vollkommen unverständlich erscheint, und doch werden wir später sehen, daß auch er eine nicht zu unterschätzende Rolle in der Brutpflege unseres *Asellus* spielt.

Nicht unerwähnt will ich noch den Insertionsmodus der Epipoditen lassen. Auf den unentfalteten Stadien sind sie auf dem Coxopoditen nahe der oberen inneren Kante eingelenkt. Nur die Epipoditen des ersten Segmentes machen wiederum eine Ausnahme. Da hier die Coxopoditen ohne Gelenk mit dem Segment verwachsen sind, inserieren die Epipoditen scheinbar auf dem Segment selbst. Bei der Entfaltung der Brutplatten fällt die Chitinleiste weg, welche die Einlenkungsstelle auf jüngeren Stadien umfaßte, und es erweckt nunmehr den Anschein, als liefe das obere Ende des Coxopoditen in die äußere Chitinlamelle der Brutplatte und die ventrale Körperwand des Tieres in die innere aus.

β) Histologische Entwicklung und Aussehen.

Ein gefärbtes Totalpräparat einer noch nicht entfalteten Brutplatte läßt uns auf der Ober- und Unterseite nichts unterscheiden als eine gewaltige Menge dicht aneinander liegender Kerne, die den Hauptbestandteil der Hypodermis bilden, die in diesem Stadium ziemlich arm an Plasma ist. Daß die Hypodermiskerne so auffallend dicht gelagert sind — sie berühren einander fast —, ist in unserem

Falle eine Selbstverständlichkeit, und es müßte vielmehr wundernehmen, wenn es nicht der Fall wäre, stellen doch die Epipoditen bis zur völligen Reife ein Gebiet intensivsten Wachstums dar. Vor der Parturialhäutung sehen wir, auch schon am ungefärbten Epipoditen, eine Anzahl kräftiger Längsfalten im Gewebe auftreten, die auf das rasche Wachstum und die nahende Häutung hindeuten.

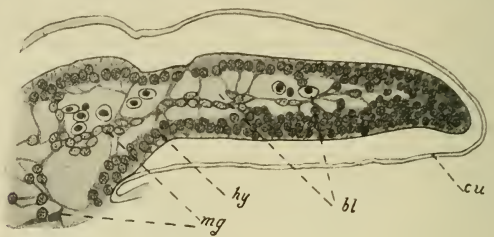

Fig. 6.

Auf einem Schnitt durch einen jungen Epipoditen (Fig. 6) sehen wir wiederum unterhalb der Cuticula die Hypodermisschicht mit dicht gelagerten Kernen. Die Mitte des Gebildes wird von einem unregelmäßigen Strang mesenchymatösen Gewebes durchzogen, der überall Anschluß an die Hypodermiszellen gewinnt und innen mit dem Fettgewebe des Körpers in Verbindung steht. In den Hohlräumen finden sich verstreute Blutkörperchen und Blutgerinnsel. Das Ganze stellt sich somit dar als eine Hautduplikatur, in die bindegewebige Elemente mit einbezogen worden sind. Auf einem etwas älteren Stadium, wenn

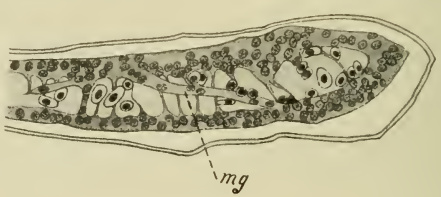

Fig. 7.

die Tiere bereits der Parturialhäutung näher kommen, beginnen sich die Epipoditen zu strecken, der Mittelstrang verschmilzt in immer größerer Ausdehnung mit der Hypodermis, und die Zellfortsätze, durch die der Mittelstrang mit der anderen Seite in Verbindung stand, werden dadurch immer länger, bis sie sich, wenn der Mittelstrang fast ganz geschwunden ist (Fig. 7), als ein dichtes System von Fasern von der einen Hypodermislage zur anderen hinüberziehen. Zwischen diesen Fasern dehnen sich mächtige Lacunenräume aus, in denen das

Blut zirkuliert. Die Vermehrung der Hypodermiskerne läßt schließlich nach, die Plasmamenge der einzelnen Zellen nimmt zu, und die Brutplatten strecken sich. Die Zahl der Pfeiler wird dabei bedeutend verringert, doch nehmen die, welche erhalten bleiben, an Dicke zu, es entsteht ein Bild, wie es die Fig. 8 zeigt. Das gleiche Bild gibt Leichmann (l.c., 1890, Taf. V, Fig. 7) merkwürdigerweise als Schnitt durch eine fertig ausgebildete Brutlamelle. Das dauernde Wachstum und die Streckung der Brutplattenanlage führen schließlich dazu, daß Falten entstehen, die immer stärker werden, bis schließlich die alte Chitinhülle des Epipoditen von einer zusammengefalteten großen Brutplatte erfüllt ist (Fig. 9). Diese wird frei und entfaltet sich, nachdem das Weibchen begattet worden ist. Wieder wird das Bild dabei etwas verändert. Im Schnitt (Fig. 10 — Bilder, wie sie Leichmann l. c. Taf. III, Fig. 11 von einer frisch entfalteten Lamelle gibt, habe ich nie erhalten) finden sich wiederum die charakteristischen, unregelmäßigen Pfeiler, in denen die Kerne einzeln, meist nahe der Basis liegen. Zwischen den Pfeilern ist das Plasma jetzt durch starke Streckung bei der Entfaltung auf einen ganz dünnen Belag der Chitinwand reduziert. Die Zwischenräume der Pfeiler, die natürlich dem Blut weiter Durchtritt gewähren, werden allmählich nach außen kleiner, so daß nahe am Rande die Pfeiler, in viel schwächerer Entwicklung, und infolgedessen auch die Kerne, dicht beieinander stehen. In einer Flächenansicht der Brutplatte (Fig. 11) tritt dieses Dünner- und Dichterwerden der Pfeiler nach außen in einer dichteren Lagerung der

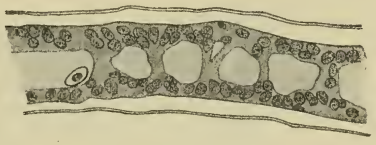

Fig. 8.

Fig. 9.

Kerne hervor, während die Pfeiler im Innern der Brutplatte als unregelmäßige Inseln erscheinen. Wie ich schon oben ausführte, bestehen die Pfeiler vorwiegend aus Plasma mit einzelnen Kernen darin.

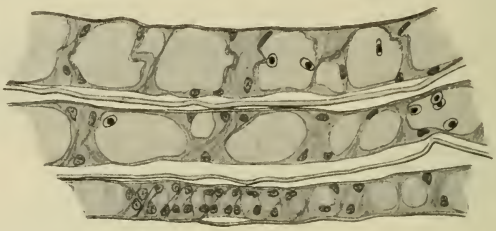

Fig. 10.

Dieses bildet Fibrillen, die im Querschnitt (Fig. 10) sich als eine Streifung, im Flächenbild durch die eigentümlich verästelte Kontur der Pfeiler bemerkbar machen. Solche Pfeiler, wie ich sie hier für die Brutplatten von *Asellus* schildere, sind schon wiederholt beschrieben worden. Zunächst hat sie Leydig mehrfach beschrieben. 1878 sagt

Fig 11.

er darüber (l. c., p. 260): „Die Cuticula zeigt sich von oben nach unten verbunden durch jene säulen- oder brückenartigen Züge, wie sie von feinster bis zu derbster Ausbildung so allgemein bei Arthropoden vorkommen." Es berichten darüber außerdem Claus 1872, Braun 1875 und besonders Nowikoff 1904. — Noch zweier Gebilde habe ich bei der Beschreibung der Brutplatten zu gedenken. Etwa in der

Mitte der Brutplatte zieht sich ein membranöses, verzweigtes Rohr hin, das auch Leichmann bespricht und als zuführendes Blutgefäß deutet. Es handelt sich um ein Rohr von unregelmäßiger Weite, an dem einzelne Matrixzellen nachweisbar sind. Es liegt frei zwischen den beiden Hypodermisschichten und ist nur hin und wieder durch plasmatische Verbindungen mit den Pfeilern verbunden. Es ist mir nicht gelungen, es durch Mazeration mit stark verdünnter Kalilauge oder destilliertem Wasser vom umgebenden Gewebe zu isolieren, sondern es erwies sich als ebenso zart und empfindlich gegen Mazerationsversuche wie das Plasma. Eine Stützfunktion kann ihm also aus diesem Grunde nicht zukommen. Das Rohr verästelt sich nach außen zu und mündet

Fig. 12.

durch sehr feine Seitenrohre in das Lacunensystem. Die Mündungen dieser Rohrchen sind stets viel enger als ein Blutkörperchen groß ist. Das Lumen ist mit Blutgerinsel gefüllt, Blutkörperchen habe ich nur selten, diese wenigen Male aber in Menge darin gefunden. Huet hat für die Kiemen von *Ligia* ähnliche Gebilde als Blutgefäße beschrieben. Mir scheinen die engen Öffnungen der Verzweigungen, die ja die Zirkulation der Blutkörperchen bedeutend verlangsamen, wenn nicht ganz unterbinden müßten, bei *Asellus* gegen eine solche Annahme zu sprechen. Unter dem Mikroskop gelang es mir, solange sich die Eier noch nicht im Brutraum befanden, beim lebenden Tier die Bewegungen der Blutkörperchen in den Brutlamellen zu beobachten, doch vermochte ich nur festzustellen, daß die basalwärts gerichtete Strömung bestimmt die Lacunenräume benutzt, so daß eine Deutung als abführendes Gefäß nicht in Frage kommt. Die Zuleitung des Blutes,

wofür Leichmann das Rohr in Anspruch nimmt, vermochte ich nicht zu erkennen. Das zweite eigentümliche Gebilde an den Brutplatten ist ein System von feinen Plasmafäden, das sich über die ganze Brutplatte hinzieht. Im allgemeinen folgen die Fäden, die in einiger Entfernung voneinander Verdickungen mit einigen Kernen aufweisen, dem Verlauf des Rohrsystems (Fig. 11 und 12). Sie ziehen in je einem Hauptstamm jederseits des Mittelrohrs entlang und senden Seitenzweige aus, die sich mehrfach gabeln und endlich den Rand erreichen. Es drängt sich mir dabei unwillkürlich der Vergleich mit einer elektrischen Leitung auf, doch vermag ich über die Funktion dieses sonderbaren Netzes keinerlei Vermutung auszusprechen. Leichmann läßt in seiner Abbildung (Taf. VIII, Fig. 1) diese Fäden aus den Rohrenden entspringen, und nur von dort bis zum Rande ziehen, und er sieht sie infolgedessen als Aufhängebänder des Rohres an. Da jedoch seine Beobachtung auf einem Irrtum beruht, läßt sich auch diese Deutung nicht halten.

Einige Zeit, nachdem die Eier in den Brutraum gelangt sind, setzt bereits die Degeneration der Brutplatten ein. Das Gewebe zieht sich immer mehr vom Rand zurück und erfüllt schließlich nur noch einen mittleren Streifen, der sich auch von der Spitze entsprechend zurückgezogen hat. Das Fadensystem bleibt erhalten, doch gehen seine Kerne verloren. Die von Leichmann auf p. 41 seiner Arbeit geschilderten und auf Taf. VII, Fig. 2 abgebildeten Chitinstrukturen kann ich an flach ausgebreiteten Brutlamellen nicht sehen, doch fand ich an umgeschlagenen Rändern mehrerer Präparate Fältchen, die in ihrer Anordnung auffällig an die von Leichmann gegebene Abbildung erinnern.

Die rasche Degeneration, lange bevor die Eier entwickelt sind, ist ein Beweis dafür, daß das Gewebe der Brutplatten lediglich den Zweck hat, die Brutplatten aufzubauen, und daß es nach Erfüllung dieser Funktion überflüssig ist. Diese Tatsache, in Zusammenhang damit, daß ich keinerlei Drüsenorgane oder direkte Kommunikationen des Brutplatteninnern mit der Außenwelt oder dem Brutraum gefunden habe, zwingt mich, an dieser Stelle zunächst eine Ernährungsfunktion der Brutplatten zu verneinen. Man könnte vielleicht noch an ein Hindurchdiffundieren von Körpersäften durch die Brutlamellen denken, wie es z. B. Leichmann annimmt. Eine solche Diosmose würde aber, wenn sie auf der ganzen Oberfläche der Brutlamellen dauernd erfolgte, allen ökonomischen Grundlagen des Naturgeschehens zuwiderlaufen und für das Muttertier eine viel zu große Schwächung bedeuten. Eine Diosmose direkt in die blattförmigen Anhänge der Embryonen ist deshalb nicht möglich, weil diese frei im Brutraum liegen und nicht in fester Berührung mit den Brutlamellen stehen.

2. Der Wasserstrudelapparat.

„Zugleich (mit der Anlage des Brutraumes) bemerkt man am basalen Teil der Maxillarfüße zwei Höcker, die immer größer werden und schließlich eine Anzahl langer, stark gefiederter Borsten bekommen und diese Anhänge der Maxillarfüße ragen dann in den Brutraum hinein. Das dürfte wahrscheinlich eine Vorrichtung sein, um die Einfuhr des Wassers in den Brutraum zu regulieren." So schreibt Rosenstadt 1888 in einem Aufsatz über die Organisation der Wasserassel, und das ist alles, was bis auf den heutigen Tag über den Wasserstrudelapparat, wie ich das Gebilde nennen möchte, von *Asellus* veröffentlicht worden ist. Und doch sind diese kleinen Gebilde von großer, ja ausschlaggebender Bedeutung für die Brutpflege unserer Wasserassel! Rosenstadt selbst gibt nur die oben zitierte Notiz darüber, ohne sie irgendwie weiter auszuführen oder durch Figuren zu erläutern. Die späteren Autoren, wie Leichmann und Tschetwerikoff übersehen den Strudelapparat völlig, nur G. O. Sars gibt 1899, wie Boas bereits 1883, eine Abbildung, die jedoch beide unseren Anforderungen nicht genügen können.

α) Morphologische Entwicklung und Aussehen.

Die Unterseite des Kopfes wird bei der Wasserassel fast völlig überdeckt von den Maxillipeden, dem Extremitätenpaar des ursprünglichen ersten, in den Cephalothorax einbezogenen Rumpf-

Fig. 13.

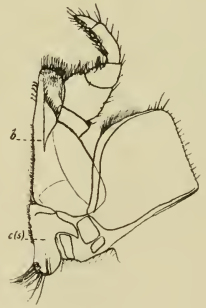

Fig. 14.

segments. Diese Gliedmaßen sind, wie der Name besagt, maxillenförmig entwickelt. Ihre innere Begrenzung verläuft fast geradlinig, und ihre Coxopoditen und Basipoditen stoßen mit der Innenkante zusammen. Kurz unterhalb der Spitze trägt der mit dem Basipodit verschmolzene Entopodit einige Häkchen, die zur Verzahnung der beiden Maxillipeden dienen. Dadurch wird eine feste Platte gebildet, die den Kopf von unten bedeckt. Der Exopodit ist tasterartig und der zwei-

gliedrige Epipodit, der seitlich am Coxopoditen ansetzt, stark plattenförmig entwickelt (vgl. Fig. 13). Beide Teile haben auf die Brutpflege kaum einen direkten Einfluß. Der Coxopodit eines Männchens und jüngeren Weibchens hat etwa die Gestalt eines liegenden Rechtecks, dessen untere innere Ecke in einem Winkel von 45 Grad abgestutzt ist, und dessen obere äußere Ecke durch eine flachere Schräglinie, die durch die obere innere Ecke läuft, abgeschnitten ist. Die Kieferfüße eines begattungsfähigen Weibchens (Fig. 13) sind ebenso gebaut, nur hat jetzt der Coxopodit eine Veränderung erfahren. Die beim jüngeren Weibchen abgestutzte innere Ecke setzt sich jetzt durch eine kleine Einbuchtung gegen den übrigen Coxopoditen ab und wird sackförmig über die basale Leiste des Kopfes hervorgetrieben, so daß die Abstutzung verschwindet und etwa die Form eines liegenden Trapezes entsteht. Die Basalleiste des Kopfes sendet außerdem einen Vorsprung unter den hinteren Rand des Coxopoditen, der eine damit korrespondierende Gelenkgrube ausbildet. Bei der folgenden Häutung, der Parturialhäutung, wird mit den Brutplatten zugleich der Wasserstrudelapparat entfaltet. Es zeigt sich der Coxopodit gänzlich umgestaltet (Fig. 14). Er ist nach hinten lang sackförmig ausgedehnt, sein Gelenk mit der Basalleiste des Kopfes sitzt in einer tiefen Ausbuchtung des Außenrandes, in die eine schmale Platte gelenkig eingreift, die ihrerseits erst die Verbindung mit der Basalleiste vermittelt, an der sie ebenfalls gelenkig befestigt ist. In besonderer Weise wird auch das Gelenk zwischen Coxo- und Basipodit modifiziert. Der Basipodit trägt hinten einen stumpfen Vorsprung, gegen den sich ein kräftiger Gelenkhöcker des Coxopoditen geradezu „stützt". Durch diese Gelenke wird eine außerordentlich große Beweglichkeit für den Coxopoditen erreicht, denn er gewinnt die Möglichkeit hinzu, sich selbständig in einem elastischen Gelenk perpendikulär zu einer Achse zu bewegen, die durch das Gelenk an der Basis des Basipoditen und durch die schmale Platte verläuft. Wie diese Gelenke durch die Muskulatur verwertet werden, wird im folgenden Abschnitt besprochen. Nach hinten ragt der Strudelapparat frei in den Brutraum hinein, die dorsale Seite ist leicht konkav, seine Spitze ist breit abgerundet, ein wenig nach außen gerichtet und mit 15—20 langen, gefiederten Borsten besetzt, die etwas schräg nach innen und oben gerichtet sind. Der ganze Strudelfortsatz ist von mäßig starkem Chitin, nach dem Innenrande zu ist die Chitinisierung schwächer, dieser selbst ist mit feinen Haaren dicht besetzt, die hinter der Mitte des Coxopoditen beginnen und sich über die Gelenkhaut hinweg bis nahe unterhalb der Häkchen hinziehen.

b) Histologische Entwicklung und Aussehen.

Die erste Anlage des Strudelapparates ist sichtbar zu machen auf Querschnitten durch den Kopf eines begattungsfähigen — also am einfachsten eines aus der Copula zu lösenden — Weibchens. Es findet sich da an der Basis jedes Kieferfußes eine kurze Aussackung, die sich durch dichtgelagerte Kerne als ein Gebiet starken Wachstums

kennzeichnet. Besonders dicht sind die Kerne an der dem Körper zugewandten inneren Ecke entwickelt. Auf einem wenig späteren Stadium, das man auch noch kopulierend findet, ist bereits die Anlage der obengeschilderten Borsten nachzuweisen. Ein Querschnitt zeigt wieder an der dorsalen inneren Ecke ein mächtiges Lager von Kernen, zwischen denen sich rundliche Lückenräume mit chitinigem Kern, der Borstenanlage, finden. Der übrige Teil des Wasserstrudelapparates ist natürlich auf allen Stadien von einer normalen Hypodermis ausgekleidet und vom Blut durchspült. Auch die unten zu besprechenden Muskeln des Wasserstrudelapparates sind auf diesem Stadium bereits angelegt. Mit der Parturialhäutung tritt eine starke Streckung des Gebildes ein, die Borsten treten vollkommen nach außen hervor, wobei jede durch einen feinen Plasmastrang mit dem Gewebe verbunden bleibt. Vom Borstenlager bleiben nur einige unregelmäßige sich nach hinten gabelnde Stränge erhalten, die sich nahe der Dorsalseite eine kurze Strecke frei durch die Spitze des Strudelapparates hinziehen und nur mit den Enden an der Hypodermis befestigt sind (Fig. 15). Zugleich zeigt uns der Schnitt, noch besser ein Totalpräparat etwas ober- und innerhalb des Gelenkes zwischen Coxopodit und Kopf eine von der Seite her inserierende Muskelmasse, die ihren Ursprung vom ersten Gliede des Epipoditen nimmt.

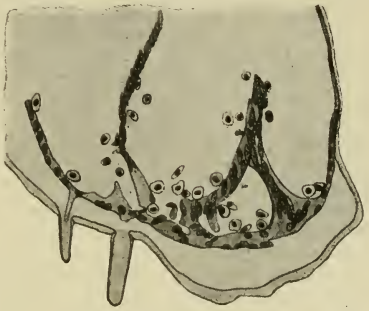

Fig. 15.

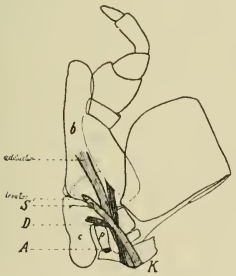

Fig. 16a.

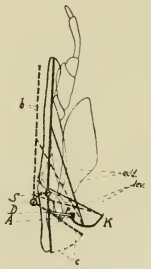

Fig. 16b.

Zum völligen Verständnis des Baues und der Wirkungsweise des Wasserstrudelapparates ist es nötig, die Muskulatur (Fig. 16a) des Kieferfußes einer genaueren Betrachtung zu unterziehen. Wie wir oben sahen, artikuliert der Coxopodit durch Vermittlung der schmalen Platte (p) an der Basalleiste des Kopfes und der Basipodit (b) am Coxopoditen mittelst des weiter nach vorn gelegenen Scharniergelenkes. Durch einen Zug, der sich direkt auf den Basipoditen geltend macht und ihn dem Hinterrand des Kopfes zu nähern trachtet, würde also eine Kraft auf den Coxopoditen wirksam werden, die ihn nach hinten zu drücken bestrebt wäre. Dadurch würde die schmale Platte, die bereits auf die kaudale Seite des Kopfes hinübergreift, nach hinten gedrückt werden, bis ihre Ausschlagsgrenze erreicht ist, und es würde nun der Coxopodit im Gelenk D einen Unterstützungspunkt finden, so daß der Zug unter Beugung des Scharniergelenkes (S) in eine Drehbewegung umgewandelt werden würde. Das heißt: es würde sich der obere Teil des Coxopoditen nach hinten und unten und infolgedessen der untere, borstentragende Teil nach oben und vorn bewegen, und zwar, entsprechend seiner doppelten Länge, mit doppelter Geschwindigkeit und halber Kraft wie der obere Teil. Der für die Heranbewegung des Basipoditen wichtige Muskel ist zweifellos der am weitesten vorn inserierende, in Figur 16a und b mit adductor bezeichnete Muskel. Der unmittelbar über und innerhalb des Scharniergelenkes inserierende Muskel (lev.) ist als Strecker zu betrachten, denn bei seiner Kontraktion muß das nach unten gedrehte Scharniergelenk wieder in seine alte Lage zurückgezogen werden. Dieser Muskel nimmt seinen Ursprung am meisten dorsal, der als adductor wirkende Muskel am meisten ventral am Hinterrand des Kopfes, so daß bei seiner Kontraktion der Zug sehr ausgesprochen von hinten erfolgt. Es finden sich außer diesem Antagonistenpaar noch zwei Paare von Muskeln am Stammteile des Kieferfußes. Das eine davon inseriert nach ganz parallelem Verlauf von der Seite her am Coxopoditen und wurde schon oben erwähnt. Seine Bedeutung kann nur die sein, durch eine Aufwärtsbiegung des Strudelapparates in dem elastischen Gelenk die Konkavität der Oberseite zu erhöhen und durch seine Eigenbewegung die Wirkung der vom adductor ausgehenden Bewegung zu verstärken. Das Zurückgleiten in die Ruhelage dürfte hier durch die Elastizität der Membran zwischen Basi- und Coxopodit sowie des Coxopoditen selbst erfolgen. Endlich findet sich noch ein Paar paralleler Muskeln die an der Verdickung inserieren, welche den eigentlichen Stamm des Basipoditen darstellt. Trotz des parallelen Verlaufs kann ich diese beiden — immerhin in etwas verschiedener Entfernung vom Ursprung inserierenden — Muskeln nur als Divaricatoren deuten.

So stellt sich der Wasserstrudelapparat als eine komplizierte Sonderdifferenzierung des Weibchens dar, die bei einer Kontraktion des Adductors des Basipoditen einen Druck auf das umgebende Wasser ausübt, der schräg von hinten nach vorn gerichtet ist. Auch Hansen nimmt nach dem Bau der Kieferfüße gewisser Sphaeromiden eine Wasserstrudeltätigkeit an — wie auch Giard & Bonnier für Bo-

pyriden — und folgert „from various reasons", die er leider nicht näher auseinandersetzt, daß der dabei erzeugte Wasserstrom von hinten nach vorn verlaufen müsse. Die gleiche Folgerung ergibt sich aus meinen obigen Darlegungen, und wir werden bei der Behandlung der physiologischen Fragen der Brutpflege erkennen, daß sie durchaus den Tatsachen entspricht.

b) Die blattförmigen Anhänge des Embryos.

Vor fast hundert Jahren wurde zum ersten Male an *Asellus aquaticus* ein höchst sonderbares und eigentümliches Gebilde beschrieben. Es war Rathke, der 1832 die „blattförmigen Anhänge" des Embryos beschrieb. Seither ist die Morphologie und Entwicklung dieser Organe noch mehrfach beschrieben worden, so von Rathke selbst noch einmal 1834, von Dohrn 1867, van Beneden 1869 und Mac Murrich 1895. Auch G. O. Sars bringt 1867 einiges Neue über die Anhänge. Die älteren Darstellungen können für eine neuzeitliche Bearbeitung nicht mehr genügen, und Mac Murrich beschreibt die Embryologie nur bis zur ersten Anlage des „lateral organ", der blattförmigen Anhänge. So machte es sich für meine Arbeit nötig, auch der Entstehung und dem Bau der blattförmigen Anhänge einige Aufmerksamkeit zu widmen.

α) Morphologische Entwicklung und Aussehen.

Die erste Spur der blattförmigen Anhänge gewahren wir bei der Profilansicht eines ungefärbten Eies als eine etwas flachgedrückte Scheibe, die etwa in der Mitte der Länge des Keimstreifens gelegen ist und sich als eine Ausbuchtung seiner Außenkontur bemerkbar macht. Viel auffälliger wird das Gebilde, wenn wir das Ei so drehen, daß wir im Bild einen optischen Schnitt durch die dem Dotter aufgelagerte Scheibe bekommen. Bald differenziert sich diese Scheibe weiter, und es entsteht aus ihr ein dreilappiges Gebilde, dessen anfangs stumpfe Seitenlappen sich bald zuspitzen, während der Mittellappen sein scheibenförmiges Aussehen behält. Wenn wir die Anlage jetzt im optischen Schnitt betrachten, so zeigt es sich, daß das Chorion durch das entstehende Organ vorgebuchtet wird, bis es schließlich platzt und dem blattförmigen Anhang Durchtritt gewährt (vgl. Sars, Taf. X, Fig. 27 u. 28 und Dohrn, Taf. XIV, Fig. 21). Merkwürdig ist die Tatsache, daß das Chorion sich darauf wieder fest dem sich bildenden Stiel des blattförmigen Organes anlegt. Erst wenn Kopf und Schwanz durch eine von der Dorsalseite her einschneidende Furche sich trennen, wird das Chorion mitsamt der Dotterhaut abgeworfen. Die einzige Hülle des Embryos ist dann eine schon vorher angelegte erste Larvenhaut, die auch die Anhänge ganz überzieht. In diesem Stadium ragen sie vollkommen frei hervor und haben, wie es Rathke ausdrückt, die Form eines Blattes von *Liriodendron tulipiferum*, dem Tulpenbaum. Sie bestehen aus einem Stiel, einem halbmondförmigen, quer daraufsitzenden Stück, das die beiden Seitenteile bildet, und einem

scheibenförmigen Mittelstück. Die Ansatzstelle des halbmondförmigen Stückes am Stiel ist gelenkartig ausgebildet. Das Gebilde (Fig. 24) ist, mit Ausnahme des Stieles flachgedrückt, und Rathke konnte keinen besseren Vergleich finden als den mit einem Blatt. Die Einstellung der Anhänge zum Embryo ist so, daß sie von ihrer Ansatzstelle, an der Grenze zwischen Kopf und erstem Rumpfsegment, etwas schräg nach oben und hinten gerichtet sind (vgl. Sars, Taf. X, Fig. 30 und 31). Ihre Form ist nicht ganz konstant, fast immer ist die eine Seite des halbmondförmigen Stückes etwas stärker entwickelt als die andere, und nicht selten ist die Verschiedenheit recht auffällig, wie das die Sarsschen Abbildungen 40—42 veranschaulichen. Daß Rathke die blattförmigen Anhänge bei älteren Embryonen als keulenförmig schildert und abbildet, hat seinen Grund darin, daß er nun ihre Schmalseite sah, da die Anhänge später ihre Fläche quer zur Länge des Embryos einstellen. Ganz falsche Vorstellungen finden sich bei den bisherigen Bearbeitern betreffs des Abwerfens der Anhänge und gerade dieser Vorgang scheint mir für die Beurteilung ihrer Funktion nicht ganz unwichtig zu sein. Kurz bevor die Embryonen ihre Häutung zur Larve durchmachen, beginnen die Pleopoden, die späteren Kiemenfüße, schwache Bewegungen zu machen, wie sie später in rascherer Folge als Atembewegungen dauernd stattfinden Darauf wird die erste Larvenhaut mit den blattförmigen Anhängen abgestreift, die Pleopoden werden dadurch frei und treten sofort in Wirkung, um die Atmung der jungen, nunmehr voll beweglichen Larven zu vermitteln. Die Gleichzeitigkeit des Auftretens der ersten Atembewegungen der Pleopoden und des Verlustes der Anhänge scheint mir darauf hinzuweisen, daß die Funktion der letzteren eben die ist, bis zu diesem Zeitpunkt den Gasaustausch des Embryos zu vermitteln.

β) Histologische Entwicklung und Aussehen.

Mit Anwendung von Kernfärbungen können wir die Entstehung der blattförmigen Anhänge naturgemäß wesentlich früher bemerken, als dies bei bloßer morphologischer Betrachtung möglich war. Bald nachdem die Kopflappen des Keimstreifens zu wuchern begonnen haben, tritt auf beiden Seiten, zwischen dem Kopflappen und der Schwanzanlage eine Kernhäufung auf (McMurrich, Taf. VII, Fig. 38), die dem übrigen Keimstreifen gegenüber eine selbständige Stellung einnimmt. Sie gliedert sich immer stärker davon ab und zeigt sich bald aus einer dicht gelagerten Menge von Zellen gebildet (Fig. 17). Die so gebildete Zellplatte wird durch weitere leb-

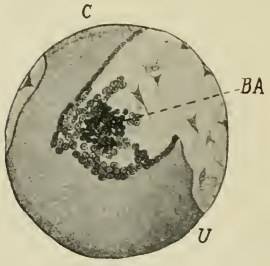

Fig. 17.

hafte Zellteilung dicker und wölbt sich etwas nach außen vor, wie es der in Fig. 18 dargestellte Schnitt zeigt. Zugleich zeigt uns diese Figur daß bei der Bildung des Anhanges lediglich das Ectoderm beteiligt

Fig. 18.

ist. Es beginnt die Zellplatte hier bereits sich etwas konkav durchzubiegen, was auf einem späteren Stadium zu einer sackförmigen Vorwölbung der Mitte führt (Fig. 19). Im Innern der Anlage bildet

Fig. 19.

sich jetzt bereits ein Lumen aus, das mit dem Dotter in Zusammenhang steht. Das ist etwa das Stadium, auf dem man die Anlage am ungefärbten Ei zuerst erkennen kann. In einer Flächenansicht ist die künftige Dreilappigkeit bereits leicht angedeutet (Fig. 20). Nunmehr setzt eine rasche Streckung des Gebildes ein, die zu einem Stadium führt, wie es die folgenden beiden Figuren 21 und 22 in Schnitt und Flächenansicht zeigen. Die Anlage besitzt von sehr jungen Stadien an ein Lumen, das mit dem Dotter des Eies kommuniziert, und es kann von einem zunächst massiven Zellkomplex, wie es van Beneden schildert, keine Rede sein. Wenn die Anhänge soweit ausgebildet sind, wird das

Fig. 20.

Chorion durchbrochen und binnen kurzer Zeit erfolgt die Streckung des Embryos, wobei die Eihäute abgeworfen werden. Die Anhänge stehen jetzt auf dem Höhepunkt ihrer Ausbildung. Der Stiel besteht

Fig. 21

(Fig. 23 u. 24) aus dicht gelagerten Zellen, während im blattförmigen Teil eine zerstreutere Lagerung eingetreten ist. Das Organ stellt sich so dar als eine einfache, flache Hypodermis-Aussackung, die im Innern mehr oder weniger vom Dotter erfüllt ist.

Fig. 22.

Wenn wir auf Grund dieser Befunde daran gehen, uns wiederum über die mutmaßliche Funktion des Gebildes Rechenschaft zu geben, so müssen wir sagen, daß nach der rein ectodermalen Anlage und der flachen Gestalt des ausgebildeten Anhanges, die augenscheinlich durch das Bestreben nach Oberflächenvergrößerung bedingt ist, die respiratorische Funktion sehr wahrscheinlich gemacht wird. Eine zweite Deutungsmöglichkeit wäre die eines funktionslos gewordenen phylogenetischen Reliktes — wie z. B. Claus die Anhänge mit dem Panzerschild von *Apseudes* homologisiert. Gegen eine solche Deutung ist wohl kaum etwas anzuführen und es würde ja auch eine sekundär erworbene Atmungsfunktion dadurch nicht in Abrede gestellt. Wenig Wahrscheinlichkeit besitzt die Leydigsche Homologisierung des Gebildes mit der Schalendrüse niederer Krebstiere. Über die Roulesche (1896) Ansicht, die Funktion der Anhänge sei die, das Chorion vom Embryo entfernt zu halten, damit dieser nicht dadurch beengt werde, brauche ich wohl kein weiteres Wort zu verlieren! Am wenigsten aber stimmt jedenfalls der Bau der blattförmigen Anhänge mit Organen überein, wie wir sie im Dienst der Nahrungsaufnahme zu sehen gewöhnt sind. Vollkommen lösen kann zwar unsere anatomische Betrachtung die Frage nach dem Grundprinzip der Brutpflege von *Asellus aquaticus* nicht, doch ist sie immerhin dazu angetan, die Ergebnisse des folgenden Kapitels zu erhärten.

II. Die Brutpflege.

Bisher haben wir uns lediglich mit den der Brutpflege dienenden Organen beschäftigt und auf ihre Funktion und ihr Zusammenwirken nur wenige Streiflichter geworfen. Von höchstem Interesse ist es nun,

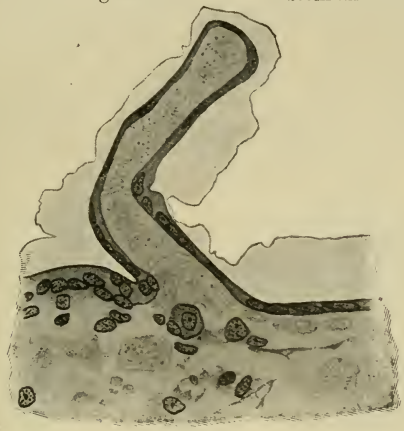

Fig. 23.

zu studieren, wie die Organe sich zu einander verhalten, welche Betätigungen ihnen zukommen, und wie als Summe ihrer Eigenschaften und Tätigkeiten eine Brutpflege resultiert, welche die werdende junge Wasserassel während ihres ganzen Embryonallebens umfängt und sie erst als frei bewegliche Larve dem Kampf ums Dasein überläßt.

a) Das Verhalten des Muttertieres während der Brutpflege.

Zwei Bildungen waren es, die wir an der weiblichen Assel als wichtig für die Brutpflege kennen gelernt haben: die Brutplatten und der Wasserstrudelapparat. Durch die Lage der Brutplatten zueinander entsteht die schon oben erwähnte Bruttasche, in die vom Kopfe her der Strudelapparat hineinragt (Fig. 25 a).

Fig. 24.

1. Die Brutplatten und die Bruttasche.

Durch die Brutlamellen wird eine feste, ziemlich gewölbte, längliche Kammer gebildet, die zunächst die

Funktion hat, die Eier an der Bauchseite des Muttertieres festzuhalten. Zugleich verleiht sie den Eiern einen ziemlich wirksamen mechanischen Schutz, denn die Elastizität der gebogenen Brutlamellen ist beträchtlich, wovon man sich beim Öffnen der Brutkammer überzeugen kann. Zwar kann man für den Augenblick leicht eine Vertiefung in ihrer Oberfläche hervorrufen, doch wird die alte Rundung sofort wieder hergestellt. Auch das Aufblättern der Bruttasche glückt nicht ohne weiteres, denn kaum ist es einem gelungen, mit einer Präpariernadel eine Lamelle, am leichtesten die des vierten Segmentes, aufzuheben, so gleitet sie schon wieder in ihre alte Lage zurück. Will man die Eier unverletzt,

Fig. 25a.

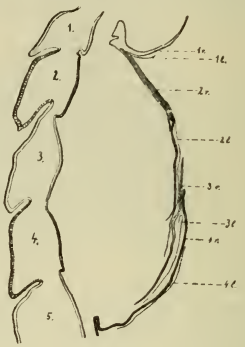

Fig. 25b.

und ohne das Weibchen zu verletzen, aus dem Brutraum entfernen, so bleibt nichts übrig, als jede Lamelle einzeln nach innen umzubiegen, so daß ihre Spitze innen an ihre Basis zu liegen kommt.

Die Lagerung der Brutlamellen zur Bruttasche erfolgt stets ganz regelmäßig, und zwar überdeckt entweder jede linke die zugehörige rechte oder jede rechte die zugehörige linke. Nur die Brutplatten des ersten Paares fand ich auch einmal im entgegengesetzten Sinne übergreifend wie die der andern Segmente. Interessant ist hierzu eine Beobachtung, die Giard u. Bonnier bezüglich der Bopyridengattungen *Cepon*, *Gyge* und *Ione* mitteilen. Bei den Individuen, die in den Kiemen der rechten Seite ihres Wirtes schmarotzen, sind die Brutplatten der rechten Seite bedeutend stärker entwickelt und greifen über die der linken hinüber, während die Individuen, welche in den Kiemen der linken Seite schmarotzen, das umgekehrte Verhältnis aufweisen. Bei dem freilebenden *Asellus* — und wohl auch bei den übrigen freilebenden Isopoden, soweit ihre Brutplatten über die Mittellinie ihres Körpers hinausgreifen — erhält sich der Zustand labil, und der Zu-

fall bei der Entfaltung der Brutplatten dürfte für das Übergreifen der einen oder anderen Seite entscheidend sein. Viel wesentlicher und interessanter ist jedoch die Deckung der Brutplatten in der rostrocaudalen Richtung. Am auffälligsten erscheint da die Tatsache, daß die Brutplatten des ersten Segmentes die Basis des Kopfes auf der Ventralseite wie ein anliegender Kragen umfassen (Fig. 1, 25a u. b). Die Bruchlinie der beiden Hälften verläuft genau an der Stelle, die dem Hals entspricht, und der bei der Beschreibung der Brutplatten bereits erwähnte Zipfel auf der Bruchlinie legt sich an den Strudelapparat an (Fig. 26), so daß die Bruttasche vorn nur durch eine Rinne zwischen den Kieferfüßen und dem Kopf mit der Außenwelt in Verbindung steht. Es leuchtet ein, daß nur so die auf p. 110 geschilderte Saugbewegung auf das im Brutraum befindliche Wasser wirksam werden kann, denn wenn der Abschluß des Brutraumes außerhalb der Kieferfüße nicht dicht wäre, so würde das Wasser einfach auf diesem Wege einströmen und das im Brutraum befindliche würde nicht erneuert werden. — Der rückwärtige Teil der Brutplatten des ersten Segmentes ist etwas größer, und es legen sich die Lamellen des zweiten Segmentes über ihn, und zwar so, daß sie nahe ihrer Basis die hintere Hälfte des ersten Paares völlig bedecken und bis in die Bruchfurche hinein reichen. Über die Lamellen des zweiten Paares legen sich dann vom Hinterrande her die des dritten und über diese die des vierten Segmentes, so daß diese allein ganz frei liegen. Hierdurch wird es verständlich, daß man sie zuerst aufheben muß, um zu den andern und zu den Eiern zu gelangen. Der Hinterrand des vierten Paares der Brutlamellen bildet, wie schon erwähnt wurde, stets einen Falz, der natürlich einerseits eine Randverstärkung für die letzte Brutplatte darstellt, andererseits zusammen mit der Leibeswand den Brutraum nach hinten abschließt. Der Falz kann an die Leibeswand angelegt werden (Fig. 25a), nimmt aber wohl für gewöhnlich etwa die Lage ein, die in Fig. 25b dargestellt ist; denn auch der Spalt, der durch den Falz und die Leibeswand begrenzt wird, hat seine wichtige Funktion in der Brutpflege: durch ihn strömt das Wasser in den Brutraum nach, wenn es auf der anderen Seite durch den Strudelapparat „hinaus"-gesaugt wird. Fig. 25a stellt einen Schnitt nahe der Mitte dar, auf dem der Wasserstrudelapparat getroffen ist und die Anschnitte der Brutplatten beider Seiten das gleiche Bild gewähren. Fig. 25b dagegen zeigt einen Schnitt weit rechts der Mitte, auf dem der Wasserstrudelapparat nicht mehr getroffen wurde, und auf dem die Brutplatten der rechten Seite (mit doppelter Kontur gezeichnet) bei weitem mehr hervortreten als

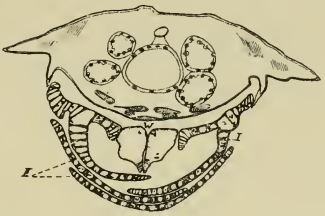

Fig. 26.

die nahe der Spitze getroffenen der linken Seite (mit einfacher Kontur gezeichnet.).

Im Brutraum liegen, in sehr schwankender Anzahl, die Eier, und zwischen ihnen befindet sich nach Angabe fast aller Autoren, die sich mit der Brutpflege von *Asellus* beschäftigt haben, eine Nährflüssigkeit. Auch für die verschiedensten anderen Isopoden wird eine solche in der Literatur angegeben. Wie ich schon oben anführte, finden sich irgendwelche Organe, die eine Nährflüssigkeit absondern könnten, in den Brutplatten nicht, und ich will hier noch hinzufügen, daß auch die ventrale Körperwand keinerlei Bildungen trägt, die man dafür in Anspruch nehmen könnte. Aus diesem Grunde hat man an eine Diosmose von Nährstoffen durch die Brutplatten geglaubt. Leichmann hat durch eine Berechnung der Volumenzunahme des *Asellus* vom Ei bis zur Larve — wie sie auch schon von Rathke als Beweis dafür betrachtet wurde — die Behauptung einer Ernährung zu stützen versucht. Abgesehen davon, daß es meines Erachtens unmöglich ist, auf Grund einer Messung von Länge, Breite und Höhe das Volumen eines so kompliziert gestalteten Körpers auch nur annähernd richtig zu schätzen, wie es eine *Asellus*-Larve ist, muß man einwenden, daß die Lumina des Körpers und besonders die Wahrscheinlichkeit einer Wasseraufnahme in das Plasma einer solchen Berechnung von vornherein jede Beweiskraft entziehen. So sind ja, um ein Beispiel anzuführen, frisch gehäutete oder aus dem Ei geschlüpfte Insekten mehrfach beobachtet worden, wie sie ihren Darmtraktus mit Luft — im Wasser lebende Tiere mit Wasser — anfüllten und so einen erhöhten Druck auf den noch weichen und sich streckenden Chitinpanzer ausübten, bis dieser ganz erhärtet war. — Was nun die von Rathkes bis zu Leichmanns Zeiten so oft erwähnte albuminoide Nährflüssigkeit betrifft, so habe ich sie trotz wiederholten Suchens auf keinem Entwicklungsstadium feststellen können. Der Nachweis der Nährflüssigkeit soll stets durch Abtrocknen des Weibchens und Fixieren in absolutem Alkohol oder Sublimatlösung erfolgt sein. Ich habe diesen Versuch oft und in allen Stadien der Embryonalentwicklung angestellt, doch stets mit negativem Erfolg. Einmal glaubte ich ein Eiweißflöckchen gefunden zu haben, doch erwies es sich bei näherer Untersuchung und Färbung als aus dem Ei, an dem es hing, herausgequetschtes Plasma. Ein andermal fand ich auf Schnitten (ich konservierte ja meine Tiere größtenteils mit einem stark alkoholischen Pikrinsäuregemisch, das das Sekret wohl ebenfalls zum Coagulieren bringen mußte) durch ein Weibchen mit Embryonen, die kurz vor dem Abwerfen der Eihäute standen, den Raum zwischen Dotterhaut und Chorion mit Gerinsel gefüllt. Jedoch wurde ich durch die ungleichmäßige Färbung dieser Embryonen gezwungen, die Beobachtung auf abnormale Zustände zurückzuführen. Trotz dieses negativen Ergebnisses würde ich nach so vielen gegenteiligen Beobachtungen anderer Autoren nicht wagen, die Existenz einer Nährflüssigkeit in der Bruttasche in Abrede zu stellen, wenn nicht die anatomischen Befunde die Absonderung eines solchen Sekretes unwahrscheinlich

machten, und wenn nicht der schon mehrfach angedeutete und unten näher beschriebene Wasserstrom dieses Sekret sofort hinwegspülen müßte! Ich kann infolgedessen nichts anderes annehmen, als daß die Beobachter der Nährflüssigkeit durch ihren Glauben an eine solche verleitet wurden, mehr zu sehen, als da war.

Mehrfach ist in der Literatur darauf hingewiesen worden, daß den Brutplatten nach ihrer histologischen Struktur, die der der Kiemen äußerst ähnlich ist, wohl auch eine respiratorische Funktion zukommt. Auch ich halte das für wahrscheinlich, doch glaube ich nicht, daß diese Funktion für das Muttertier oder die Embryonen eine Lebensnotwendigkeit darstellt. Denn die Tätigkeit der Kiemen ist beim trächtigen Weibchen nicht gehemmt, und ein Mehrbedürfnis an Sauerstoff während der Brutzeit dürfte kaum vorhanden sein. Den Embryonen aber kann eine Atemtätigkeit der Brutplatten nur geringen Nutzen bringen, wenn keine Säfte daraus in sie übertreten.

Die bisher besprochenen Funktionen der Brutplatten waren durchaus passiver Natur, und es bleiben uns nun noch einige Lebensäußerungen der Lamellen zu besprechen, die durch Bewegungen bedingt sind. Wenn die Eier oder Embryonen im Brutraum zu weit nach vorn gelangen und den Strudelapparat berühren, so weitet das Weibchen die Bruttasche ein wenig und drückt mit dem schenkelförmigen Gliede des vordersten Beinpaares gegen die Brutlamellen. Dadurch wird die Bruttasche etwas nach hinten und gleichzeitig zusammengedrückt, und die Eier oder Embryonen werden zurückgedrängt. Ich habe diese Handlung der Assel, und ebenso die auf den folgenden Seiten beschriebenen Tätigkeiten, am lebenden Tier beobachtet, indem ich trächtige Weibchen mit etwas Schlamm, ein Stückchen Wasserpflanze und Wasser aus dem Zuchtaquarium in eine schmale biplane Cuvette brachte und durch ein Zeißbinocular auf Stativ X B betrachtete. Ich konnte dabei mit Leichtigkeit alle Bewegungen der Asseln unter den natürlichen Bedingungen verfolgen. Von Zeit zu Zeit [1]) sah ich die Weibchen ihre Bruttasche mehrmals hintereinander (4—6 mal) langsam weiten und wieder in die Ruhelage zurückbringen. Ich konnte deutlich beobachten, wie dabei eine Umlagerung der Eier im Brutraum erfolgte, und ich gehe wohl in der Annahme nicht fehl, daß dieses mehrmalige Weiten eben zu dem Zwecke geschieht, die Eier umzulagern. Denn nur so können alle Eier und alle Seiten eines Eies einigermaßen gleichmäßig vom Wasserstrom Nutzen ziehen. Auch das darf man also wohl als einen nicht unwesentlichen Faktor bei der Brutpflege betrachten.

Ein besonderes Verhalten zeigen die Brutlamellen endlich, wenn die Larven schlüpffertig sind und bereits munter im Brutraum umherlaufen, was in der warmen Zeit knapp drei, im zeitigen Frühjahr jedoch etwa sechs Wochen nach der Eiablage eintritt. Die Lamellen werden dann dauernd stark geweitet getragen, auch wenn nur noch wenige Larven sich im Brutraum befinden und eine durch das Wachs-

[1]) Vgl. Zahlenangaben auf p. 121; vgl. auch p. 94

tum der Embryonen bewirkte Weitung zurückgegangen sein müßte. Sobald nun eine junge Larve die Grenze zweier Brutlamellen betritt, oder auch an den Spalt zwischen der Leibeswand und den vierten Lamellen gerät, erfolgt eine weitere Dehnung des Brutraumes, die es den jungen Larven erleichtert, ins Freie zu gelangen. Ich habe dabei beobachtet, daß junge Larven zwischen dem dritten und vierten Lamellenpaar hindurchschlüpften, und daß eine andere durch den Spalt am Hinterrande der Bruttasche die Freiheit gewann. Ein Trieb, die Bruttasche zu verlassen, scheint die Larven dabei nicht zu beseelen, denn ich beobachtete öfters, daß die Larven über den sich ihnen bietenden Spalt zwischen den Brutplatten hinwegliefen, ohne die Gelegenheit ins Freie zu gelangen, zu benutzen.

2. Der Wasserstrudelapparat.

Schon mehrfach deutete ich auf den vorhergehenden Blättern an, daß von dem winzigen, unscheinbaren Gebilde, das ich als Wasserstrudelapparat beschrieb, ein Wasserstrom ausgeht, der die Bruttasche durchläuft und als Respirationsstrom für die sich entwickelnden Jungen dient. Wie der Wasserstrom mechanisch zu erklären ist, habe ich schon oben geschildert, und es ist nun hier meine Aufgabe, zu zeigen, wie er und die Bewegung des Strudelapparates sich bei der Beobachtung des Tieres darstellen. Die Bewegung des Strudelanhanges selbst läßt sich natürlich bei der Kleinheit des Gebildes und in Anbetracht dessen, daß er von den Brutlamellen des ersten Segmentes überdeckt wird, unter natürlichen Bedingungen nicht analysieren, doch konnte ich mit Leichtigkeit eine lebhafte Bewegung der Kieferfüße, die ich kurz als Strudelbewegung bezeichnen will, konstatieren. Eine entsprechende Bewegung trat beim Weibchen ohne Bruttasche und beim Männchen nicht auf. Andererseits war ich in der Lage, an gebräunten Kalilaugepräparaten mit einer Pinzette die beobachtete Bewegung des vorderen Teils der Kieferfüße nachzuahmen und ihre Wirkung auf den Strudelapparat zu beobachten. Tatsächlich war es die gleiche, wie ich sie auf Grund von Überlegung oben beschrieben habe. Die Strudelbewegung zeigt sich an den fest zu einer Platte geschlossenen Basipoditen der Kieferfüße als rhytmische Vor- und Rückbewegung etwa parallel zur Frontalebene des Tieres. Ein geringes Entfernen vom Kopfe bei der Rück-, und entsprechend eine Annäherung bei der Vorwärtsbewegung — jedoch unter Beibehaltung der parallelen Lage zur Frontalebene — macht sich gleichzeitig bemerkbar. Die Bewegung erfolgt ziemlich rasch, in viel rascherem Tempo als die der Kiemen am Telson: innerhalb von 10 Sekunden wird sie, vorwärts und rückwärts, 30 bis 35 mal ausgeführt. Während die Bewegung der Kiemen nur von unbedeutenden Pausen unterbrochen wird, findet die Strudelbewegung im allgemeinen in längeren Abständen kurze Zeit statt. Einige Zahlen, die ich bei zwei Weibchen notierte, mögen das belegen:

	Ruhe in Sek.	Strudelbeweg. in Sek.		Ruhe in Sek.	Strudelbeweg. in Sek.
a)	150	20 m. 4-mal Weiten d. Brutraums	b)	55	15
	120	20		52	12
	100	20		55	13
	150	20 m. 5-mal. Weiten d. Brutraums			
	170	20			

Wie man aus diesen Zahlen ersieht, ist zwar die Strudeltätigkeit eines Weibchens in kürzerem Zeitraum im großen und ganzen gleichmäßig, doch die Strudeltätigkeit verschiedener Weibchen ist beträchtlich verschieden. Leider habe ich versäumt, mir zu diesen Zahlen den Zustand der Embryonen zu notieren. Zweifellos sind die Embryonen des Weibchens b älter als die von a gewesen, denn ich habe häufig beobachtet, daß Weibchen mit jungen Eiern viel weniger häufig strudeln als Tiere mit älteren Embryonen. Weibchen mit eben erst angelegter Bruttasche, welche die Eier noch nicht abgelegt haben, strudeln nicht, wogegen Weibchen mit schlüpffertigen Larven den Wasserstrom nahezu dauernd unterhalten.

Kann man den Wasserstrom selbst nachweisen, der den Brutraum durchströmt? Diese Frage ist erfreulicherweise zu bejahen. Schon bei der Betrachtung der Strudelbewegung bemerkte ich stets, daß zwischen und über den Kieferfüßen Partikeln aus dem Brutraum hervorkamen, wie sie im Aquarienwasser suspendiert zu sein pflegen. In ähnlicher Weise vermochte ich am Hinterende der Bruttasche eine gerichtete Bewegung der Partikeln zu sehen, wenn auch nicht so deutlich wie am Strudelapparat. Diese Beobachtungen beweisen jedoch noch sehr wenig, und es mußte ein glücklicher Zufall meinem Suchen zu Hilfe kommen. Ich verwandte zufällig eines Tages zur Beobachtung ein Weibchen, das in der Bruttasche schlüpffertige Larven trug, deren Darmtraktus bereits mit einer dunklen Masse gefüllt war. Von Zeit zu Zeit gab eine der jungen Larven ihren Kot in den Brutraum ab, und ich konnte daran mit Leichtigkeit den Wasserstrom beobachten. Ein solcher Kotballen schoß stets nach dem Kopfe des Weibchens zu vorwärts, bis er an einer Stelle hängen blieb, wo die Larven sehr dicht an den Brutplatten anlagen. Sobald jedoch wieder Raum wurde, schoß der Ballen weiter nach vorn, bis er schließlich über den strudelnden Kieferfüßen hervor ins Freie gelangte. Aus diesem Vorgang, den ich mehrfach beobachtete, geht hervor, daß ein ziemlich kräftiger Wasserstrom den Brutraum von hinten nach vorn durchläuft. Wie ich schon oben hervorhob, kommt Hansen auf Grund von Überlegungen bei einer Anzahl Sphaeromiden zur Annahme, daß der Wasserstrom von hinten nach vorn gerichtet sei, während Giard und Bonnier für *Cepon* (und auf anderer Grundlage auch für Entonisciden, vergl. p. 129) einen von vorn nach hinten gerichteten Strom angeben.

Es wäre nach meinen oben angeführten negativen Beobachtungen über eine Nährflüssigkeit wohl noch möglich, an ihrer Richtigkeit zu zweifeln, doch glaube ich, daß die Existenz eines intensiven Wasser-

stromes, wie ich ihn soeben beschrieben habe, dem Glauben an die Absonderung einer Nährflüssigkeit jede Wahrscheinlichkeit nehmen muß. Denn wer könnte glauben, daß im Brutraum eine Nährflüssigkeit abgeschieden wird, nur um alsbald durch den Wassserstrom wieder hinausgespült zu werden? Wir dürfen demnach die Frage nach dem Grundprinzip der Brutpflege bei *Asellus* als gelöst betrachten: die Brutpflege hat den Zweck, die sich entwickelnden Embryonen zu schützen und mit dem nötigen Sauerstoff zu versorgen.

b) Das Verhalten der blattförmigen Anhänge.

Nachdem wir in den letzten Kapiteln gesehen haben, daß eine Nährflüssigkeit im Brutraum nicht vorhanden sein kann, sondern daß ein Wasserstrom ihn durchläuft, müssen wir annehmen, daß dementsprechend die blattförmigen Anhänge nicht die Funktion der Nahrungsaufnahme, sondern die der Respiration zu erfüllen haben. Wie wir im anatomischen Teile sahen, würde die ektodermale Entstehungsweise und ihr Bau dem durchaus nicht widersprechen. Es soll uns nun im folgenden noch das physiologische Verhalten der Anhänge kurz beschäftigen.

Die Eier liegen bei *Asellus* frei im Brutraum, sie stehen weder mit der Körperwand, noch mit Brutschläuchen (Cotyledonen), wie sie für andere Isopoden mehrfach beschrieben wurden, noch auch mit den Brutplatten in fester Verbindung. Infolgedessen ragen auch ihre blattförmigen Anhänge frei in die Bruthöhle hinein und werden vom Wasserstrom bespült, während Berührungen mit der Körperwand oder den Brutplatten nur zufällig und verhältnismäßig vereinzelt vorkommen. Sollte auf diosmotischem Wege Nahrungsflüssigkeit aus den Brutplatten in sie übertreten, so wäre es doch wohl wahrscheinlich, daß sich die Anhänge zu diesem Zwecke fest an die Brutlamellen anlegten und die Verbindung so im Laufe der Generationen eine weit innigere geworden wäre. — Eine selbständige Beweglichkeit geht den Anhängen vollkommen ab, so daß sie stets in der bereits beschriebenen Lage in das Wasser der Bruttasche hineinragen.

Um die Frage nach der Funktion der Anhänge auch experimentell zu lösen, habe ich versucht festzustellen, wie sie sich gegenüber verschiedenen Farblösungen verhalten. Als Ergebnis fand ich dabei daß Farbpartikeln sich sehr rasch und in größerer Menge als an anderen Stellen des Körpers auf den Anhängen, besonders an der Grenze zwischen Stiel und Anhang sowie in der Umgebung der Basis der drei Spitzen ansammelten, daß trotzdem aber eine Färbung des Innern erst nach einer Reihe von Stunden nachzuweisen war. Die dazu verwandten Farbstoffe waren einerseits Stoffe, die zur Vitalfärbung häufig Anwendung finden, wie Methylenblau, Neutralrot und Bismarckbraun, andererseits Lakmus. Es wurde stets ein trächtiges Weibchen, manchmal auch mehrere, in die verdünnte Farbstofflösung gebracht und 8 bis 48 Stunden darin gelassen. Nach 48 Stunden wiesen unverletzte Embryonen in der Lakmuslösung noch keine wahrnehmbare

Färbung auf. In Neutralrot und Bismarckbraun dagegen war nach 7—8 Stunden schon eine leichte Färbung der Lebersäcke bezw. des Dotterrestes nachzuweisen, nach 24 Stunden war die Färbung sehr intensiv. Ich ziehe aus diesen Ergebnissen den Schluß, daß eine Aufnahme von Flüssigkeiten durch die blattförmigen Anhänge nur in ganz geringem Maße erfolgt, so daß sie zur Aufnahme diosmotisch eindringender Nahrungsstoffe sehr wenig geeignet wären. Andererseits glaube ich aus der starken Anlagerung der Farbpartikeln folgern zu dürfen, daß eine osmotische Tätigkeit doch nicht fehlt, daß sie sich aber, da eine Diosmose von Flüssigkeiten nur in minimalem Maße stattfindet, im großen und ganzen auf einen Gasaustausch beschränken wird.

Versuche, auf experimentelle Weise nachzuweisen, daß eine Entwicklung der Eier ohne Zufuhr von Nahrungsstoffen stattfindet, sind mir bisher nicht geglückt, doch möchte ich meine Versuchsanordnung trotzdem kurz beschreiben. Da ich die Versuche erst vor wenigen Monaten beginnen konnte und in jüngster Zeit noch wichtige Verbesserungen angebracht habe, wäre es denkbar, daß nach längeren Versuchen es doch einmal gelingen könnte, Eier außerhalb des Brutraumes zu ziehen. Als Fehlerquellen stellte ich bisher fest: Vergiftung durch Rostlösung und Verpilzen der Eier. Erstere Fehlerquelle beseitigte ich dadurch, daß ich an die Metallachse meines Apparates eine Glasverlängerung setzte, in der ich die Röhrchen mit den Eiern befestigte. Gegen die Verpilzung habe ich kein Mittel gefunden, zumal an ein steriles Arbeiten schon deshalb nicht zu denken ist, weil man die Eier selbst nicht steril machen kann. Immerhin wäre es denkbar, daß die Hautdrüsen des Muttertieres ein Sekret abscheiden, das eine desinfizierende Wirkung ausübt, wie es Verhoeff in neuester Zeit für Oniscoiden berichtet. Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Versuchsanordnung über. Die ersten Versuche, an deren Glücken von vornherein nicht zu denken war, betrafen eine Aufbewahrung der Eier und Embryonen in stehendem Aquarienwasser mit einigen Wasserpflanzen. Bereits nach einem Tage stellte ich den Tod der jüngeren Stadien fest, während Embryonen, die zwei Tage vor der Häutung zur Larve standen, und deren Pleopoditen bereits schwache Atembewegungen machen konnten, sich zu einem kleinen Teil zu entwickeln vermochten. In einer zweiten Versuchsreihe habe ich versucht, den Respirationsstrom dadurch hervorzurufen, daß ich das Wassser mittels eines Luftstromes in Bewegung erhielt. Diese Versuche habe ich erst vor einigen Wochen begonnen, ohne jedoch bisher einen Erfolg zu erzielen. In einer dritten Versuchsreihe beabsichtigte ich möglichst weitgehend die natürlichen Bedingungen nachzuahmen. Ich mußte zu diesem Zweck die Eier im strömenden Wasser halten — daß der Strom kontinuierlich war, während er in der Natur nur in Zwischenräumen wirksam wird, kann kaum von Nachteil sein — und mußte außerdem von Zeit zu Zeit eine Umlagerung der Eier zu erreichen suchen. Erstere Bedingung war leicht zu erfüllen, letztere aber verlangte den Bau eines ganzen Apparates, dessen Beschreibung

ich in den Grundgedanken folgen lasse. Auf eine Metallwelle, die an einem Ende (später in einem Glasansatz) drei vertikal hindurchgesteckte Röhrchen trägt, die zur Aufnahme der Eier bestimmt sind, lasse ich ein Gewicht wirken. An der Drehung wird die Welle verhindert durch eine auf ihr befestigte Scheibe mit zwei in einem Winkel von 180 Grad einander gegenüberliegenden Kerben, in die ein Hebel eingreift, der durch die Kraft eines Elektromagneten emporgehoben werden kann. Die Betätigung des Elektromagneten lasse ich alle 10 Minuten durch eine Uhr auslösen, so daß die Welle sich unter dem Zug des Gewichtes zu drehen beginnt. Dadurch, daß ich die Welle selbst in den Stromkreis eingeschaltet habe und den Strom von der Uhr aus durch zwei Drähte, durch den einen nach 10, 30 und 50, durch den anderen nach 0, 20 und 40 Minuten zu ihr leite, erreiche ich, daß die Welle durch ihre Drehung den Kontakt selbst aufhebt und nach einer Drehung um 180 Grad die andere Zuleitung einschaltet, für die der Stromschluß erst nach 10 Minuten durch den Zeiger an der Uhr hergestellt wird. Ohne diese automatische Aufhebung des Stromschlusses würde sich die Welle solange drehen, bis der Zeiger nach einer Reihe von Sekunden über seine Kontaktstelle hinweggerückt ist. Die Eier befestige ich in den Glasröhrchen mit einem jederseits angebrachten Wattebausch und lasse von oben Aquarienwasser hindurchtropfen. Dieser Apparat hat zwar stets gut funktioniert, doch konnte ich, wie schon berichtet, die Eier darin nicht zur Entwicklung bringen.

Damit bin ich am Ende meiner Erörterungen über die Brutpflege von *Asellus aquaticus* angelangt, und wenn ich nun im folgenden Teil einen Überblick gebe über das, was über die Brutpflege anderer Isopoden bekannt geworden ist, so geschieht das, um zu zeigen, wie weit in dieser Crustaceenordnung ähnliche Verhältnisse in der Brutpflege verbreitet sind, und wie wir die bei *Asellus aquaticus* existierende Brutpflege fast unverändert als typisch für die gesamten Isopoden ansehen müssen.

C. Zusammenstellung des über die Brutpflege der Isopoden Bekannten mit Verwertung eigener Beobachtungen an Idothea emarginata.

Um zu erkennen, wie wenig meine Untersuchungen über *Asellus aquaticus* aus dem Rahmen dessen herausfallen, was über andere Isopoden beobachtet oder vermutet worden ist, halte ich es für nötig, hier kurz das zu überblicken, was man über die Brutpflege anderer Isopoden bisher weiß. Arbeiten, die sich speziell zur Aufgabe machen, die Brutpflegeverhältnisse zu ergründen, liegen zwar vorläufig nur ganz vereinzelt vor, doch ist aus den verschiedensten anatomischen und systematischen Publikationen eine Fülle von Tatsachen zu entnehmen, die für unsere Betrachtungen von Wichtigkeit sind, und die im Folgenden kurz besprochen werden sollen. Ich behandle dabei die Verhältnisse, die bei den einzelnen Gruppen vorliegen, in der Reihen-

folge des Isopodensystems, wie es sich nach den Veröffentlichungen von G. O. Sars (1899) und Richardson (1905) darstellt.

1. **Superfamilie** *Flabellifera.* — In dieser Gruppe finden wir die Brutpflege teils ganz der von *Asellus* entsprechend, teils sehr stark abweichend, indem eine mehr oder weniger weitgehende Verlagerung des Brutraumes in den Körper hinein stattfindet.

1. Fam. *Gnathiidae* und 2. Fam. *Anthuridae.* Es sind nach Spence Bate und Dohrn bei *Gnathia* und *Paranthura* keine Brutlamellen entwickelt, sondern die Eiablage soll in einen Hohlraum zwischen Cuticula und Hypodermis erfolgen, so daß der eigentliche Körper des Muttertieres an die Dorsalwand der Chitinhülle zurückgedrängt wird. Die so entstehende Bruthöhle gewährt später den jungen Larven den Austritt, indem sie an der Ventralseite der Länge nach und, den Intersegmentalhäuten folgend, der Quere nach platzt und so eine Anzahl von Schuppenpaaren bildet. Aus diesen etwas unklaren Darstellungen kann man sich schwer ein Bild von der Brutpflege dieser Tiere machen, und es wird nötig sein, besonders hier die Verhältnisse nachzuprüfen. Immerhin wird es durch die angeführten Tatsachen wahrscheinlich gemacht, daß, zumal auch von einem Wasserstrudelapparat in dieser Gruppe nichts bekannt ist, eine Versorgung der Brut durch die Körpersäfte des Muttertieres stattfindet.

3.—5. Fam.: *Cirolanidae, Aegidae, Cymothoidae.* — Diese Familien besitzen, am ersten bis fünften Pereiosegment, fünf Paar wohlentwickelte Brutplatten. Die Brutplatten des ersten Segmentes greifen über die Basis des Kopfes hinüber, wie es ja auch bei *Asellus* der Fall ist. Bei den Aegiden erreicht diese Überdeckung des Kopfes ihre höchste Ausbildung, indem auch die Mundöffnung durch die ersten Brutplatten bedeckt wird, so daß dem trächtigen Weibchen eine Nahrungsaufnahme unmöglich ist. Es liegt auf der Hand, daß bei diesen hungernden Weibchen, die außerdem ihr Wirts- und Nahrungstier, solange sie die Bruttasche tragen, zu verlassen scheinen, eine Ernährung der Brut nicht stattfinden kann. Ferner hat man überall in diesen drei Familien einen Wasserstrudelapparat an den Kieferfüßen der trächtigen Weibchen nachgewiesen, und so dürfen wir annehmen, daß auch überall ein Wasserstrom die Bruttasche durchläuft. Was diesen selbst betrifft, so wurde er bei der Gruppe nicht beobachtet, doch vermutet Hansen, daß er bei einer *Cymothoa*-Art, die im Maul von Fischen lebt, und deren Kopf stets der Schnauze des Fisches zugewandt ist, entsprechend dem Respirationsstrom des Wirtes von vorn nach hinten gerichtet ist.

6. Fam.: *Serolidae.* — Über die Brutpflege dieser Familie ist mir nichts bekannt, als daß sie nach Richardson vier Paar Brutplatten besitzt. Die von der gleichen Verfasserin gegebene Figur eines Maxillipeden könnte vielleicht nach der Gestalt die Funktion eines Strudelfußes haben.

7. Fam. *Limnoriidae* und 8. Fam. *Sphaeromidae.* — Die Brutpflege schließt sich teilweise vollkommen der der Cymothoiden usw. an, doch entfernt sie sich teilweise wiederum bedeutend davon,

indem eine Verlagerung des Brutraumes in das Körperinnere stattfindet. Alle hierher gehörigen Tiere, mit Ausnahme der Tribus der Cassidinini, denen die Brutplatten fehlen dürften, besitzen je ein Paar Brutplatten am zweiten, dritten und vierten Segment. Bei den Sphaerominen-Gattungen *Dynamene* und *Cerceis* liegen die Eier frei in der Bruttasche, und ein Wasserstrudelapparat sorgt für einen Respirationsstrom. Bei den Limnoriiden, Plakarthriinen und der Sphaerominengattung *Vireia* liegen die Eier frei im Brutraum, doch fehlt ein Strudelapparat. Bei den übrigen Sphaerominengattungen treten Sonderdifferenzierungen auf, die darauf abzielen, die Embryonen im Körperinnern heranwachsen zu lassen. Man sollte annehmen, daß im Zusammenhang damit der Wasserstrudelapparat stets fehlte, doch ist das sonderbarerweise durchaus nicht immer der Fall. Zunächst werden bei zwei (verwandtschaftlich weit geschiedenen) Gattungen, *Ancinella* und *Cymodocella*, die beide keinen Wasserstrudelapparat besitzen, die Brutplatten durch eine nach vorn in die Bruttasche geöffnete, mächtige Chitin-Einsackung in ihrer Funktion unterstützt; bei den Cassidininen, denen der Strudelapparat ebenfalls fehlt, scheinen die Brutlamellen ganz verloren gegangen und ihre Funktion durch eine nach hinten gerichtete und eine nach vorn gerichtete Chitineinsackung übernommen worden zu sein, wovon die erstere der Einsackung entspricht, wie sie *Ancinella* und *Cymodocella* haben. Ein anderer Weg, der zur Verlagerung des Brutraumes ins Körperinnere führt, ist der, daß sich unter Beibehaltung der Brutlamellen in der Region der Bruttasche Schläuche anlegen, die ins Körperinnere hineinführen, und in die die Eier gebracht werden. Bei *Paracerceis* und der Tribus der *Cymodocini* bleibt dabei der Wasserstrudelapparat erhalten, obwohl er funktionslos sein dürfte; bei *Parasphaeroma*, *Cassidinopsis* und der Tribus der *Sphaeromini* geht er verloren. Die Brutpflege erfolgt dann in der Weise, daß die Eier von den Brutplatten geleitet, in die Brutschläuche gebracht werden, sich dort entwickeln und die Larven durch dieselben Öffnungen, durch die die Eier von außen hineingelangt waren, die Brutschläuche verlassen.

2. Superfamilie: *Valvifera*. — 9. Fam.: *Idotheidae*. Sehr gleichförmig scheinen die Verhältnisse bei dieser Familie zu liegen. Es sind überall fünf Paar Brutplatten entwickelt, von denen die des ersten Segmentes, wenigstens in den von mir untersuchten Gattungen *Idothea* und *Mesidothea*, zweiteilig sind. Ein Strudelapparat scheint durchgehend vorhanden zu sein. Er wird von Hansen (1890) erwähnt, und Richardson bildet Maxillipeden ab, die zum Teil sicher als Strudelapparate zu deuten sind (z. B. von *Pentidotea* und *Eusymmerus*). Ich selbst fand ihn bei *Idothea baltica* und *emarginata*, sowie bei *Mesidotea entomon* ausgebildet. Die Eier liegen, wenigstens bei den drei zuletzt erwähnten Arten, frei im Brutraum. Anläßlich eines Aufenthaltes in Helgoland hatte ich im vorigen Jahr Gelegenheit, *Idothea emarginata* lebend mit dem Binocular zu beobachten. Ich konnte auch hier eine rasche Vor- und Rückbewegung der geschlossen gehaltenen Kieferfüße bei trächtigen Weibchen beobachten,

die beim Männchen und unbefruchteten Weibchen nicht auftrat. Da die Tiere ausgezeichnet schwimmen und fast dauernd in Bewegung waren, konnte ich den Wasserstrom selbst nicht feststellen. Die Strudelbewegung ist wesentlich schneller als bei *Asellus*: Ich zählte für 10 Sekunden im Durchschnitt 48 Vor- und Rückwärtsbewegungen. Bei *Mesidoica*, und wohl auch bei den übrigen Idotheiden, dürfte der Wasserstrom wie bei *Asellus* von hinten nach vorn gerichtet sein, was aus der Art der Bewegung, dem Bau des Gebildes und besonders aus der Konkavität der Dorsalfläche des eigentlichen Strudelapparates hervorgeht.

10. Fam.: *Arcturidae*. — Hansen erwähnt (1890) auch für *Arcturus* das Vorhandensein eines Strudelapparates; bei Richardson finden sich auch von dieser Gruppe mehrere Strudelfüße abgebildet. *Arcturus* und *Pleuroprion* sollen am 2., 3. und 4., *Astacilla* nur am 4. Segment Brutplatten besitzen.

3. Superfamilie: *Asellota*. — 11. Fam.: *Asellidae*. — Betreffs der Brutpflege von *Asellus* hatten wir gesehen, daß vier Paar Brutplatten entwickelt sind, davon das erste Paar zweiteilig, daß ein Wasserstrudelapparat ausgebildet ist und einen von hinten nach vorn verlaufenden Wasserstrom erzeugt, die Eier liegen frei in der Bruttasche, alles Verhältnisse, wie wir sie in diesem Abschnitt auch bei den Cymothoiden und ihren Verwandten, einem Teil der Sphaeromiden und den Idotheiden gefunden haben, und wie wir sie bei den Bopyriden wieder antreffen werden.

Von den folgenden Familien der *Jaeridae*, *Munnidae* und *Munnopsidae* ist außer einigen Angaben über die Brutlamellenzahl nichts bekannt, was für die Beurteilung ihrer Brutpflege von Wichtigkeit wäre.

4. Superfamilie: *Epicarida*. — 15. Fam.: *Bopyridae*. Wir finden bei den Bopyriden fünf Paar meist sehr große und gewöhnlich asymmetrische Brutlamellen entwickelt, deren erstes Paar zweiteilig ist und sich in der üblichen Weise an die Basis des Kopfes anlegt. Die Deckung der Brutlamellen ist die gleiche wie bei *Asellus*, doch überspannen sie bei einer Anzahl Gattungen den Brutraum nicht völlig. Die Kieferfüße der trächtigen Bopyridenweibchen sind vollkommen zu einem Wasserstrudelapparat umgewandelt, und die Eier liegen frei in der Bruttasche. Die Bewegung des Wasserstrudelapparates wurde von Giard und Bonnier (1887) beobachtet, und es entsteht nach ihren Angaben ein Wasserstrom, der den Brutraum von vorn nach hinten durchläuft.

16. Fam.: *Dajidae*. Es sind bei diesen Parasiten die Brutplatten nur sehr klein, stark verkürzt und oft auch der Zahl nach reduziert. Die Bruttasche bleibt auf die Seiten des Körpers beschränkt und wird hauptsächlich durch seitliche Erweiterungen desselben gebildet. *Dajus* und *Holophryxus* weisen noch fünf Paar Brutlamellen auf, während bei *Branchiophryxus* nur die ersten vier Segmente und bei *Noto-* und *Aspidophryxus* nur noch ein Segment Brutplatten trägt. Die Brutplatten des ersten Segmentes sind auch hier zweiteilig, und es scheint

Tabellarische Übersicht der Brutpflegeverhältnisse d. Isopoden

Gruppe	Strudelapp. an den Kieferfüßen	Brutplatten am Periosegment 1.	2.	3.	4.	5.	6.	Lage der Eier
Gnathiidae (*Gnathia*) ...	—	—	—	—	—	—		innerhalb der Körperhülle
Anthuridae (*Paranthura*)	—	—	—	—	—	—		innerhalb der Körperhülle
Cirolanidae	+	‖	+	+	+	+	(+)	frei im Brutraum
Aegidae	+	‖	+	+	+	+	(+)	frei im Brutraum
Cymothoidae	+	‖	+	+	+	+	(+)	frei im Brutraum
Limnoriidae	—	—	+	+	+	—		frei im Brutraum
Sphaeromidae								
Plakarthriinae	—	—	+	+	+	—		frei im Brutraum
Sphaerominae								
Sph. hemibranchiatae								
Sphaeromini	—	—	+	+	+	—		in inneren Brutschläuchen mit (3?od.)4 Paar äußer. Öffnungen
Cymodocini	+	—	+	+	+	—		in inneren Brutschläuchen mit 5 Paar äußeren Öffnungen
Sph. eubranchiatae								
Dynamene	+	—	+	+	+	—		frei im Brutraum
Cymodocella	—	—	+	+	+	—		frei im Brutraum mit besonderer Chitineinsackung
Paracerceis	+	—	+	+	+	—		in inneren Brutschläuchen
Cerceis	+	—	+	+	+	—		frei im Brutraum
Cassidinopsis	—	—	+	+	+	—		in inneren Brutschläuchen
Sph. platybranchiatae								
Campecopeini (*Parasphaeroma*)	—	—	+	+	+	—		in inneren Brutschläuchen
Monolistrini (*Vireia*) ..	—	—	+	+	+	—		frei im Brutraum
Cassidinini	—	—	—	—	—	—		in einer n. vorn u. einer n. hint. gerichteten Chitin-Einsackung
Ancinini (*Ancinella*) ..	—	—	+	+	+	—		frei im Brutraum mit bes. Chitineinsackung
Idotheidae	+	‖	+	+	+	+		frei im Brutraum
Arcturidae	+	—	+	+	+	—		
Astacilla	+	—	—	—	+	—		
Asellidae (*Asellus*)	+	‖	+	+	+	—		frei im Brutraum
Bopyridae	+	‖	+	+	+	+		frei im Brutraum
Dajidae (ex pte)	+	‖	+	+	+	+		
Cryptoniscidae	—	—	—	—	—	—		
Entoniscidae	—	‖	+	+	+	+		
Ligiidae (*Ligia*)	—	‖	+	+	+	+		frei im Brutraum
Oniscidae usw.	—	+	+	+	+	+		frei im Brutraum

Zeichenerklärung: — fehlt; ‖ zweiteilig; + vorhanden; () rudimentär.

der Kieferfuß nach der Sarsschen Abbildung einen Strudelapparat darzustellen.

17. Fam.: *Cryptoniscidae.* Bei den Cryptonisciden tritt wiederum eine vollkommene Verlagerung des Brutraumes in das Körperinnere des Muttertieres in Erscheinung. Die Bruttasche stellt einen Spaltraum unterhalb der Cuticula dar, in den die Eier abgelegt werden. Bei *Hemioniscus* sind sie fest von der Außenwelt abgeschlossen, und es dürfte wohl ein Säfteaustausch zwischen Muttertier und Ei stattfinden. Anders liegen die Verhältnisse bei den übrigen Cryptonisciden. Dort findet sich in der Mitte der Ventralseite ein Spalt, der in die Bruthöhle hineinführt, und an dessen Rand man Überreste der Brutplatten zu finden geglaubt hat. Auch hier hat man, soweit der Brutraum durch einen Spalt mit der Außenwelt kommuniziert, einen Respirationsstrom nachgewiesen.

18. Fam.: *Entoniscidae.* — Die Maxillarfüße dienen bei den Entoniscidenweibchen, die ebenfalls infolge ihres Parasitismus starke Umwandlungen erfahren haben, nicht als Wasserstrudelapparat, sondern es ist diese Funktion auf die Brutplatten übertragen worden. Die sehr merkwürdig gestalteten Brutlamellen, die den ursprünglichen fünf Paaren entsprechen, umschließen eine Bruttasche, in der die distale Hälfte des ersten Brutlamellenpaares als langes, schmales Band frei gelegen ist. Dieser Teil bewirkt den Wasserstrom, der auch hier den Brutraum durchläuft.

5. Superfamilie: *Oniscoidea.* — Es bleiben zum Schluß noch die Landasseln zu besprechen. Ein Wasserstrudelapparat scheidet bei ihnen natürlich von vornherein aus. Auch bei *Ligia*, die sich ja bei Gefahr ins Wasser zu stürzen pflegt, ist kein derartiges Organ entwickelt. Die Brutplatten sind in fünf Paaren an den ersten fünf Pereiosegmenten entwickelt, bei *Ligia* ist die erste Lamelle zweiteilig. Bei den Oniscіden sind seit langem merkwürdige Organe bekannt, die Cotyledonen, denen eine Ernährungsfunktion zugeschrieben wurde. Verhoeff hat in neuester Zeit nachgewiesen, daß eine Ernährung der Brut auch bei den Landasseln nicht oder nur in untergeordnetem Maße erfolgen kann.

Von den 14 in vorstehender Tabelle aufgeführten Isopodenfamilien, die im Wasser leben, kommt in 9 Familien ein Wasserstrudelapparat an den Kieferfüßen vor, 8 Familien davon zeigen die zweiteilige Ausbildung der ersten Brutlamellen. Sieben Familien besitzen je ein Paar Brutlamellen an den ersten fünf Pereiosegmenten, nur für die Cymothoiden und ihre Verwandten werden auch für das sechste Segment Rudimente von Brutplatten angegeben; alle übrigen Schwankungen beruhen auf dem Schwinden von einem oder mehreren Paaren von Brutlamellen. Auch die Landasseln schließen sich diesen Verhältnissen aufs engste an, denn auch bei ihnen ist die gleiche Zahl von Brutlamellen vorhanden, und es hat sich bei *Ligia* sogar noch die Zweiteiligkeit der ersten Lamelle erhalten. Für die Lage, welche die Eier

dem Muttertiere gegenüber einnehmen, zeigt sich als Norm zweifellos die freie Lagerung im Brutraum. Diese gemeinsamen Züge innerhalb der Isopodenordnung zwingen uns als hypothetische Ausgangsform der Isopodenbrutpflege die anzunehmen, welche wir heute noch etwa bei den Idotheiden finden. Die Brutpflege von *Asellus* weist demnach gegenüber der eines Ur-Isopoden nur die geringfügige Modifikation auf, daß das 5. (+ 6.?) Brutplattenpaar geschwunden ist.

D. Schlußwort.

Nun ich meine Betrachtungen abschließe, hoffe ich, daß es mir gelungen ist, ein einigermaßen geschlossenes Bild von den interessanten Bildungen und Vorgängen zu geben, die bei der Brutpflege der Wasserassel mitwirken, und ich glaube, daß auch die Zusammenstellung über die Brutpflege der übrigen Isopoden, die ich gesondert geben mußte, um einerseits dem geschichtlichen Teil nicht seinen einführenden Charakter zu nehmen, und um andererseits nicht die Behandlung der Brutpflege von *Asellus* zu verwirren, die Überzeugungskraft meiner Ergebnisse erhöhen wird. Wenn ich in meiner Arbeit die Frage in den Vordergrund gestellt habe, ob das Muttertier der sich entwickelnden Nachkommenschaft eine Ernährung zuteil werden läßt oder nicht, so geschah das, weil ich glaube, daß die Lösung dieser Frage geeignet ist, nicht nur das Grundprinzip der Brutpflege bei den Isopoden klarzustellen, sondern auch darüber hinaus für die Erforschung der Brutpflegeverhältnisse bei den übrigen Crustaceen neue Anregung zu geben, und daß so in diesem Kapitel sexueller Sonderdifferenzierung wieder eine kleine Strecke Weges geebnet wird.

E. Literaturverzeichnis.

Beneden, Ed. van. 1869. Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. I. Observations sur le développement de l'Asellus aquaticus. Bull. Ac. Roy. Sc. Belg. (2. s.), t. XXVIII, p. 54—93. — **Boas.** 1883. Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morphol. Jahrb., Bd. 8, p. 445. — **Bronn.** Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Gerstäcker: Arthropoda. Isopoden. — **Caullery, M.** et **Mesnil, F.** 1901. Recherches sur l'Hemioniscus balani Buchh. Bull. scient. France Belg., T. 34, p. 316. — **Caullery, M.** 1908. Recherches sur les Liriopsidae. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XVIII. — **Claus, C.** Über die morphologische Bedeutung der lappenförmigen Anhänge am Embryo der Wasserassel. Anz. kais. Akad. Wiss. Wien, XXIV. Jahrg., Math.-naturw. Cl., 1887. — **Dahl.** 1916. Die Asseln oder Isopoden Deutschlands. — **Dohrn, A.** 1867. Die embryonale Entwicklung des Asellus aquaticus. Zschr. wiss. Zool., 17. Bd. — Derselbe. 1870. Entwicklung und Organisation von Praniza (Anceus) maxillaris. Zschr. wiss. Zool., 20. Bd. — Derselbe. 1870. Zur Kenntnis des Baues von Paranthura costana. Zschr. wiss. Zool., 20. Bd. — **Friedrich, H.** 1883. Die Geschlechtsverhältnisse der Oniscoideen.

Zschr. f. Naturw. Halle, Bd. 56, p. 447. — **Gadzikiewicz,** 1907. Die Größenvariation von Idothea tricuspidata. Biol. Centralbl., 27. Bd., p. 505. — **Geer, Chls. de.** 1778. Mémoire pour servir à l'Histoire Naturelle des Insectes. Vol. VII. Stockholm. — **Giard, A. et Bonnier, J.** 1895. Contributions à l'étude des Epicarides. Bull. scient. France Belg., T. 26. — **Hansen, H. J.** 1890. Cirolanidae et familiae nonnullae propinquae. Vid. Selsk. Skrift. Kopenhagen. — Derselbe. 1906. On the Propagation, Structure and Classification of the Family Sphaeromidae. Quart. Journ. Microsc. Sc. London. N. S., vol. 49. — **Huet, L.** 1883. Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes. Journ. Anat. et Physiol., Année 19. — **Kaulbersz, G. J. v.** 1913. Biologische Beobachtungen an Asellus aquaticus. Zool. Jahrb. Allg. Zool., Bd. 33. — **Knower, K. M.** 1896. The development of Isopods. Amer. Natur., vol. 30. p. 243—248 (Sammelreferat). — **Korschelt** und **Heider.** 1893. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil, p. 350 f. — **Koßmann.** 1882. Die Entonisciden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. III. — Derselbe. 1882. Studien über Bopyriden. III. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. III. — **Lee, A. B.** und **Meyer, P.** 1910. Grundzüge der mikroskopischen Technik. IV. Aufl. Berlin, 1910. — **Leichmann, G.** 1890. Über die Eiablage und Befruchtung bei Asellus aquaticus. Zool. Anz., Bd. 13. — Derselbe. 1891. Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden. Zoologica, Heft 10. — **Leydig, F.** Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jhrg. 1855. — Derselbe. Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. — Derselbe. Über Amphipoden und Isopoden. Zschr. wiss. Zool. Bd. 30, 1878. — **Müller, F.** 1864. Für Darwin. Leipzig 1864. — **Mc Murrich, J. Playf.** 1895. Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. Morph., vol. 11, p. 63. — **Němec, B.** 1896. Studie o Isopodech II. Sitz.-Ber. Böhm. Ges. Wiss., Math.-nat. Kl. — **Nowikoff, Mich.** 1904. Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Zschr. wiss. Zool., Bd. 78, p. 561—619. — **Nusbaum, J.** Beiträge zur Embryogenie der Isopoden. Biol. Cent. 11, 1891. — Derselbe. 1893. Materialien zur Embryogenie und Histogenie der Isopoden. (Auszug seiner poln. Arb.) Biol. Centr., 13. Bd. — **Nusbaum, J.** und **Schreiber, W.** 1898. Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Rückenorgane der Crustaceenembryonen. Biol. Cent., Bd. 18, p. 736. — **Rathke, H.** 1832. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. I. Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung der Wasser-Assel oder des Oniscus aquaticus. Leipzig 1832. — Französ. Übers. davon: Ann. Sc. Nat. (2. s.), 2. vol., 1834. — **Richardson, H.** 1905. Monograph on the Isopods of North-America. Bull. U. S. Nat. Mus., Washington. — **Rosenstadt.** 1888. Beiträge zur Kenntnis der Organisation von Asellus aquaticus und verwandter Isopoden. Biol. Centr., Bd. 8. — **Roule, L.** 1896. Etudes sur le développement des Crustacés. I, 2. La segmentation ovulaire et le façonnement du corps chez l'Asellus aquaticus. Ann. Sc. Nat. (8. s.), T. 1, p. 163—196. **Sars, G. O.** 1867. Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de

Norvège. Cristiania. — Derselbe. 1899. Crustacea of Norway. II. Isopoda. Bergen. — **Schiödte, J. C.** und **Meinert, F.** 1879/83. Symbolae ad monographiam Cymothoarum. Naturhistorisk Tidsskr., Bind XII, XIII. — **Schöbl, J.** 1880. Die Fortpflanzung isopoder Crustaceen. Arch. mikr. Anat., Bd. 17. — **Treviranus, G. R.** und **L. Chr.** 1816. Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. — **Tschetwerikoff, S.** 1911. Beiträge zur Anatomie der Wasserassel. Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc., Année 1910. — **Unwin, E. E.** 1920. Notes on the Reproduction of Asellus aquaticus. The Journ. Linn. Soc. Lond. XXXIV, No. 228, p. 335, Taf. 25—26. — **Verhoeff, K. W.** 1920. Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Bruten der Oniscoidea. Zool. Anz., Bd. LI, H. 8/10. — **Walz, R.** 1882. Über die Familie der Bopyriden. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. IV, 1882.

F. Figurenerklärung.

Fig. 1. Trächtiges Weibchen von *Asellus aquaticus*, Ventralansicht. s = Wasserstrudelapparat. — Leitz 1,1 [1]).

Fig. 2. Linke Hälfte des zweiten Rumpfsegmentes eines jüngeren Weibchens, von hinten gesehen. — c = Coxopodit, b = Basipodit, e = Brutlamellenanlage. — Leitz 3,5.

Fig. 3. Linke Hälfte des ersten Rumpfsegmentes eines jüngeren Weibchens, von hinten gesehen. — Leitz 1,7.

Fig. 4. Rechte Hälfte des dritten Rumpfsegmentes eines geschlechtsreifen Weibchens (von vorn gesehen). — h = Höcker am Coxopoditen. — Leitz 1,3.

Fig. 5. Erstes Rumpfsegment eines trächtigen Weibchens, von vorn. — Leitz 3,2.

Fig. 6. Schnitt durch eine junge Brutlamellenanlage. — cu = Cuticula, hy = Hypodermis, mg = mesenchymatöses Gewebe, bl = Blutkörper und Blutgerinsel. — Leitz 3,7.

Fig. 7 und

Fig. 8. Schnitte durch eine sich streckende und faltende Brutlamellenanlage. Leitz 3,7 bezw. 4,7.

Fig. 9. Schnitt durch eine Brutlamelle, die vor der Entfaltung steht. — Leitz 1,7.

Fig. 10. Drei Anschnitte fertig ausgebildeter Brutlamellen. — Leitz 2,7.

Fig. 11. Teil der Flächenansicht einer frisch entfalteten Brutlamelle. — mr = membranöses Rohr, pf = Plasmafäden, sr = Seitenrand. — Leitz 1,5.

Fig. 12. Kleiner Teil der Flächenansicht einer frisch entfalteten Brutlamelle, stärker vergrößert. — Leitz 1,7.

Fig. 13. Kieferfuß eines geschlechtsreifen und

Fig. 14. Kieferfuß eines trächtigen Weibchens. Bezeichnungen wie in Fig. 1 u. 2. — Leitz 1,3.

Fig. 15. Frontalschnitt durch die Spitze des Wasserstrudelapparates. — Leitz 2,7.

---

[1]) Die Figuren wurden, mit Ausnahme von Fig. 16 b, mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates von Zeiß und eines Leitz-Mikroskopes hergestellt. Die angegebenen Ziffern bezeichnen Okular und Objektiv.

Fig. 16. a) Die zur Bewegung des Wasserstrudelapparates dienenden Muskeln und Gelenke, von oben gesehen. — b) Dasselbe im Profil als Schema der Bewegung. — K=Rückwand des Kopfes, add=adductor, lev=levator, A, D und S die Gelenke, p die schmale Platte; die übrigen Bezeichnungen wie vorher.

Fig. 17. Ei mit Keimstreif, Totalansicht. — C=Kopflappen, U=aboraler Pol, BA=Anlage des blattförmigen Organs. — Leitz 2,5.

Fig. 18. Schnitt durch die Anlage des blattförmigen Organs, etwas späteres Stadium. — Leitz 1,$^1/_{12}$ (Ölimmers.).

Fig. 19. Dasselbe, noch etwas später. — Leitz 1,$^1/_{12}$.

Fig. 20. Totalansicht der Anlage des blattförmigen Organs. Das gleiche Stadium wie der Schnitt Fig. 19. — Leitz 3,5.

Fig. 21. Schnitt durch die Anlage des blattförmigen Organs, kurz vor dem Durchbrechen des Chorions. — Leitz 1,$^1/_{12}$.

Fig. 22. Totalansicht desselben Stadiums der Anlage. — Leitz 3,5.

Fig. 23. Schnitt durch einen voll entwickelten blattförmigen Anhang. — Leitz 1,$^1/_{12}$.

Fig. 24. Totalansicht eines voll entwickelten blattförmigen Anhanges. — L. 3,5.

Fig. 25. a) Längsschnitt durch ein trächtiges Weibchen. — Leitz 2,1 (leicht schematisiert). — b) Längsschnitt durch die Bruttasche, weit rechts der Mitte. — Die schraffierten Teile gehören dem 2. u. 4. Segment an, l der linken, r der rechten Seite. — Leitz 1,3 (leicht schematisiert).

Fig. 26. Querschnitt durch das erste Rumpfsegment eines trächtigen Weibchens. W=Bahn des Wasserstromes, I=Brutlamellen des 1., II des 2. Segm. — Leitz 1,3.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Naturgeschichte

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 88A_1

Autor(en)/Author(s): Emden Fritz Isidor van

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Brutpflege von Asellus aquaticus nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden. 91-133