

Carcinologische Mittheilungen.

von

Paul Mayer.

Mit Tafel V.

VI. Ueber den Hermaphroditismus bei einigen Isopoden.

Vor Kurzem hat J. F. BULLAR in einer kleinen Abhandlung¹⁾ über die »Geschlechtsorgane der parasitischen Isopoden« den Nachweis zu liefern gesucht, dass die zur Gruppe der Cymothoiden gehörigen, an Fischen schmarotzenden Gattungen *Cymothoa*, *Nerocila* und *Aniloera* sammt und sonders Hermaphroditen sind. BULLAR unterscheidet drei verschiedene Altersstufen. Auf der ersten haben die genannten Krebse äusserlich das Ansehen von Männchen und besitzen als solche an der gewöhnlichen Stelle zwei Penes. Die inneren Genitalien bestehen aber nicht nur aus den für die Isopoden charakteristischen drei Hodenpaaren, sondern auch aus einem paarigen Ovarium; die Oviducte sind geschlossen, die Samenleiter hingegen münden durch die Penes nach aussen. Bei der nächsten Häutung fallen aber die letzteren fort, sodass nun weder die Hoden noch die Eierstöcke ihre Producte entleeren können. Im dritten Stadium endlich öffnet sich der Oviduct und lässt die Eier in die mittlerweile gebildete Bruttasche gelangen, während der männliche Apparat unverändert bleibt. Eine wechselseitige Befruchtung ist durch die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung inmitten der unbeweglichen Brutblätter und durch die Unbeweglichkeit der Samenfäden ausgeschlossen, mithin liegt ein Fall von echtem Hermaphroditismus vor. BULLAR beschreibt nun noch die einzelnen Stadien genauer und spricht sich dann über die Art und Weise aus, in welcher er sich diese für die

1) J. F. BULLAR, The generative organs of the parasitic Isopoda. *Journal of Anatomy and Physiology* XI. 1876. p. 118—128 tab. IV.

höheren Crustaceen so ungewohnte Erscheinung entstanden denkt. Die Abhandlung ist von einer Tafel Abbildungen, auf welcher die wesentlichsten Theile dargestellt sind, begleitet.

Es ist erklärlich, dass die Behauptung BULLAR's, da sie gegen unsere bisherige Anschauung verstösst, Widerspruch hervorgerufen hat. Und zwar musste dieser um so eher sich geltend machen, als nicht nur der Nachweis von den Entwicklungsstadien des Spermas fehlte, sondern auch die Abbildungen, auf welche man ein grosses Gewicht zu legen hier mehr als sonst wohl berechtigt war, keineswegs für überzeugende gelten konnten. So trat denn auch MOSELEY ¹⁾ bei Gelegenheit einer Arbeit über *Peripatus*, von dem HUTTON ²⁾ gleichfalls den Hermaphroditismus erwiesen zu haben glaubte, dagegen auf. Nach seiner Angabe war es E. RAY LANKESTER, der ihn zuerst auf BULLAR's Abhandlung aufmerksam machte und »suggested to me that possibly an error in observation has here occurred similar to that fallen into by Captain HUTTON in the case of *Peripatus*, viz. that spermatophores or portions of them have been mistaken for testes« (l. c. p. 89). MOSELEY wirft sodann BULLAR vor, dass er es unterlassen habe, durch Abbildung und Beschreibung die Existenz von Samenbildungszellen, welche allein beweiskräftig sein könnten, darzuthun. Auch möchte recht wohl in einem der jüngeren Stadien bereits eine vielleicht schwierig zu findende Oeffnung des Oviducts nach aussen hin vorhanden sein. Gegen diese Ausführungen wendet sich sodann BULLAR ³⁾ mit einer genaueren Beschreibung der Hoden und ihres Ausführungsganges und giebt an, dass die ersteren zuweilen »are filled with a cellular blastema, from which, doubtless, the spermatozoa are developed« (l. c. p. 254), sowie dass er in einem Falle aus den Penes habe Samenfäden herauskommen sehen ⁴⁾. MOSELEY seinerseits will sich mit diesem Bescheide nicht zufrieden geben, sondern verlangt ⁵⁾ nach wie vor den strengen Beweis für die Hodennatur

1) H. N. MOSELEY, Remarks on observations by Captain HUTTON etc. on *Peripatus novae-zealandiae*, with notes on the structure of the species. *Annals and Magazine of Natural History* 1877. XIX. p. 85—91.

2) F. W. HUTTON, On *Peripatus novae-zealandiae*. *Ebenda* 1876. XVIII. p. 361—369. tab. XVII.

3) J. BULLAR, Hermaphroditism among the parasitic Isopoda. Reply to Mr. MOSELEY's Remarks etc. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1877. XIX. p. 254—256.

4) Nach der Bemerkung BULLAR's »The oviduct . . . is a wide tube opening externally at the side of the body, in the segment in front of that which bears the penis« (l. c. p. 255) würde die weibliche Geschlechtsöffnung im sechsten Brustsegmente liegen, was bekanntlich nicht richtig ist.

5) H. N. MOSELEY, Hermaphroditism in the parasitic Isopoda. Further remarks on Mr. BULLAR's papers etc. *Ann. Mag. Nat. Hist.* p. 310, 311.

der von BULLAR als Testikel bezeichneten Organe. Bei dieser Lage der Sache schien es mir angezeigt, eine Nachuntersuchung vorzunehmen, um diese Streitfrage ihrem Austrage näher zu bringen. Ich habe das unter nahezu den gleichen Bedingungen wie BULLAR thun können und bin zu dem Resultate gelangt, dass die Angaben meines Vorgängers im Grossen und Ganzen richtig sind, dass also bei dieser einen Gruppe von parasitischen Isopoden der Hermaphroditismus wirklich existirt. Sichergestellt ist dieses Verhalten allerdings nur für die hiesigen Vertreter der Gattungen *Cymothoa*, *Aniloera* und *Nerocila*; da aber bei allen dreien im Wesentlichen dieselben Erscheinungen an den Tag treten, so wird man wohl auch bei den übrigen bisher aufgestellten Gattungen nicht viel Anderes erwarten dürfen.

Bei den freilebenden Isopoden bestehen, wie allgemein bekannt ist, die inneren Geschlechtswerkzeuge des Männchens jederseits aus drei Hoden, welche einer hinter dem anderen gelegen sind und durch ein gemeinsames vas deferens am siebenten Brustsegmente nach aussen münden. Ferner sind entweder zwei dicht nebeneinander nahe der Mittellinie des Bauches entspringende Penes vorhanden oder es findet sich (bei den Onisciden) ein unpaarer Penis vor. Das Weibchen hingegen besitzt jederseits nur ein langgestrecktes Ovarium, dessen Entleerung vermittels eines kurzen Oviductes am Seitenrande des fünften Brustsegmentes vor sich geht. Wenn man nun mit diesem Schema vor Augen die Präparation einer ausgewachsenen *Cymothoa* vornimmt, so wird man auf den ersten Blick auch nichts finden, was irgendwie auffällig erscheinen könnte. Die Ovarien — man hat es nämlich bei den grossen Exemplaren stets nur mit anscheinenden Weibchen zu thun — verlaufen in der Längsrichtung des Körpers und sind vorn und hinten durch Fäden an der Rückenwand befestigt; der Oviduct tritt rechtwinklig zur Richtung des Ovariums etwas hinter der Mitte desselben hervor und mündet regelrecht an der Basis des fünften Beinpaars nach aussen. So ist es auch begreiflich, dass vor BULLAR Niemand auf den Hermaphroditismus stiess, obwohl sicherlich oft genug die Anatomie der Fischläuse gemacht worden ist. Denn bei *Nerocila* und *Aniloera* ist zwar ein Uebersehen der Hoden im Körper des Weibchens schon nicht so leicht, wie bei *Cymothoa*, indessen auch hier tritt mit der zunehmenden Grösse des Thieres dessen männlicher Apparat mehr und mehr in den Hintergrund (vergl. Fig. 2 und 7). Dagegen hätte bei jungen Exemplaren, welche durch ihre zwei Penes genügsam charakterisirt sind und der älteren Anschauung zufolge als die (stets kleineren) Männchen bezeichnet werden müssen,

bei einer genauen Präparation das weibliche Element leicht gefunden werden können; nur wird man hier wahrscheinlich nie aufmerksam genug vorgegangen sein. Es bedarf aber nur eines Blickes auf Fig. 8, welche die Geschlechtswerkzeuge einer erst 13 mm langen *Cymothoa oestroides* darstellt, um sofort von dem Hermaphroditismus überzeugt zu werden. Nicht als ob etwa beide Geschlechter gleichzeitig functionsfähig wären — hiervon soll weiter unten noch die Rede sein — aber es sind doch in ein und demselben Thiere sowohl Hoden wie Eierstock vorhanden. Das *vas deferens* lässt sich ohne Mühe bis in den Penis hinein verfolgen und zeigt durch seinen Inhalt ebenso deutlich seine Bestimmung an wie sich das Ovarium als solches durch die in ihm vorhandenen Eier erkennen lässt. Es wird indessen nöthig sein, näher auf Bau und Verrichtung beider Organe in ihrer gegenseitigen Abhängigkeit einzugehen, um die Wandelungen, welche das Individuum im Laufe seiner Entwicklung mit Bezug auf die geschlechtliche Sphäre durchmacht, kennen zu lernen.

Die jüngsten Thiere, bei denen ich schon die Anlagen des Genitalapparates nachzuweisen vermochte, sind Larven¹⁾, welche sich noch in der Bruttasche der Mutter befinden. BULLAR hat dieses Stadium nicht untersucht. Es ist dadurch bemerkenswerth, dass äussere Genitalien noch völlig mangeln und auch die innern erst wenig entwickelt sind. Wie Fig. 9 zeigt, ist das Gewebe noch ganz und gar embryonal und besteht aus gleichartigen Zellen, welche noch keinen Unterschied zwischen Wandung und Inhalt der Geschlechtsdrüse zu machen erlauben. Der vordere Theil zeigt sich in vier Zipfel ausgezogen, von denen die drei äusseren als die Anlagen der Hodenblasen anzusehen sind, während der vierte, innere, zum Eierstock wird. Die zwei Ausführungsgänge, Oviduct und *vas deferens*, entspringen noch dicht neben einander und sind auch noch nahezu gleich weit. Sie lassen sich nur auf eine kurze Strecke verfolgen und hören dann, wie es scheint, auf²⁾. Geschlechtsöffnungen sind, wie bemerkt, noch nicht vorhanden. Von diesem Stadium bis zu dem folgenden, welches von BULLAR ebenfalls nicht erwähnt wird, ist offenbar schon ein beträchtlicher Schritt, wenigstens in der Grösse.

1) Larven dürfen sie genannt werden, weil sie bekanntlich statt 7 erst 6 Brustfusspaare haben.

2) Offenbar sind sie eben erst gebildet worden. In einem noch früheren Stadium, das ich aber nicht näher untersucht habe, war auch der hintere Theil der Geschlechtsdrüse noch nicht deutlich abgegrenzt, sondern verlief in einem Haufen Zellen, welche nach ihrem optischen und chemischen Verhalten sich wesentlich von den bereits als solche kenntlichen Geschlechtszellen unterschieden und mir den Eindruck von Mesodermzellen machten.

Die Thiere haben nämlich mittlerweile die Bruttasche der Mutter verlassen und sich schon an junge Fische angekrallt, mit denen zusammen sie an der Oberfläche des Meeres schwimmend angetroffen werden. Das kleinste Exemplar, das ich von ihnen untersucht habe, sass am Munde von *Box boops* L. und war schon durch eine starke Verschmälerung der ersten Abdominalsegmente als junge *Cymothoa* kenntlich. Es hatte bereits alle sieben Beinpaare und auch zwei Penes. Die inneren Genitalien stellten sich ungefähr so da, wie sie eine junge *Anilocra* in Fig. 4 zeigt; es waren also die drei Hodenblasen im Verhältnisse zum Ovarium noch enorm gross, die in ihnen befindlichen Zellen hingegen kleiner als die kleinsten schon als solche hervortretenden Eier. Sperma war noch nicht gebildet. Erst auf einer weiteren Entwicklungsstufe, welche bei *Cymothoa* Individuen von 8 bis etwa 14 mm Länge begreift, ist der männliche Apparat wirklich in voller Thätigkeit, insofern nämlich grosse Mengen Samenfäden sowohl die Hoden als auch die vasa deferentia erfüllen und beim Conserviren der Thiere in starkem Alkohol aus den Penes hervorkommen. BULLAR bezeichnet dieses Stadium als das erste und beschreibt es im Allgemeinen richtig. Ich kann daher auch lediglich bestätigen, dass sich die Eier an der äusseren Seite des Ovariums entwickeln¹⁾, so wie dass die in Bündel zusammengepackten Samenfäden sich stets mit den Köpfen voran nach aussen schieben und das vas deferens in seiner hinteren Erweiterung prall anfüllen. Indessen hat BULLAR die histologischen Verhältnisse nicht genügend erörtert, sodass ich hier noch näher darauf eingehen muss. Der Inhalt des Ovariums besteht aus Eiern in den verschiedensten Grössen und bietet somit nichts Besonderes dar, wenn man nicht etwa hervorheben will, dass diese von einem sehr schön entwickelten Follikelepithel²⁾ umgeben sind, welches selbst wieder der Ovarialwandung angehört. Es verdient aber bemerkt zu werden, dass die Zone der jüngsten Eier vom Aussenraude des Ovariums durch einen hellen Streifen getrennt wird, der sich namentlich an älteren Stadien als die mittlere Abtheilung des vas deferens zu erkennen giebt und als solche meist mit Samenfäden angefüllt ist. An der medianen Seite des Eierstockes reiht sich hingegen direct unter dem Epithel ein grosses Ei

1) Dies gilt auch nach SARS (Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège p. 113) von *Asellus aquaticus* und lässt sich ebenso bei *Idothea*, *Oniscus*, *Cirolana* nachweisen, dürfte also für die Isopoden ein gemeinsamer Charakterzug sein, während für die Amphipoden ein anderer Modus vorzuherrschen scheint.

2) Ein solches findet sich auch bei den übrigen parasitischen Gattungen, sowie bei *Cirolana*, *Oniscus* und *Idothea*, scheint also bei allen Isopoden vorzukommen. Bei der Reife der Eier buchtet sich das Ovarium vielfach aus und liegt mit seiner Wandung den Eiern stets dicht an (vergl. Fig. 7).

an das andere. In den Hodenblasen sind die verschiedenen Entwicklungsstufen des Spermas deutlich zu erkennen und nichts berechtigt somit zu der Annahme, man habe es nur mit Behältern für die Spermatophoren oder, wie man auch glauben könnte, mit Keimlagern für die Eier zu thun. In dem vorderen Theile jeder Blase sind kleine, vom Epithel nicht unterscheidbare Zellen zu sehen, denen sich weiter nach hinten eine Anzahl grösserer, blasenförmiger anschliessen. Dann folgt junges, im Inneren dieser Blasen liegendes Sperma mit noch sehr kurzen Schwänzen, und endlich sind schon Bündel reiferen Samens vorhanden, wie sie auch im Endtheil des vas deferens vorkommen. — Die Wandungen der Hoden, des vas deferens und des Ovariums sind mit deutlich quergestreiften Muskeln versehen, die sich an vielen Stellen überaus dicht verzweigen und mit einander verschmelzen (Fig. 5). Auf dem hinteren Theil des vas deferens befindet sich nur eine allerdings sehr stark entwickelte Schicht von Längsmuskeln, welche an dem weiter nach vorn gelegenen ovarialen Abschnitte desselben Ganges vielfach eine schräge Richtung annehmen und auf das Ovarium ausstrahlen. Auch die Hoden besitzen nach aussen von ihrer membrana propria eine Längsmuskulatur, deren einzelne Fasern nach hinten zu auf das vas deferens übertreten, nach vorn aber zusammenlaufen und die Befestigung des ganzen Apparates nahe der Mittellinie des Rückens bewirken. Wo sich übrigens diese Fäden anheften, habe ich nicht genau ermittelt; wie mir scheint, treten sie dicht nebeneinander an die Wand des Pericardiums und verlieren sich dort. So viel ist sicher, dass sie nach jeder der ausgiebigen Contractionen des Eierstockes das ganze Organ wieder in seine Anfangslage zurückführen. Der Oviduct seinerseits enthält nur an seinem Ursprunge vom Eierstocke aus einige Muskulatur und stellt in seinem weiteren Verlaufe nichts Anderes als einen faltigen Schlauch dar. Die vasa deferentia verlaufen nahe der Mittellinie nach hinten, machen dann im siebenten Segmente eine plötzliche Biegung zur Seite (Fig. 3, 7 und 11) und gelangen so in einem grossen Bogen zur Bauchwand, um in die Penes einzutreten. Das sind genau dieselben Verhältnisse bis in alle Einzelheiten hinein, wie sie bei den freilebenden Isopoden vorkommen; selbst die Chromatophoren auf dem zu einem Samenbehälter erweiterten Theile des vas deferens fehlen nicht (wie auch BULLAR gefunden hat). Kurz, man hat unzweifelhaft das Recht, die auf diesem Stadium befindlichen Thiere als functionsfähige Männchen zu bezeichnen, deren inneren Geschlechtswerkzeugen die allerdings schon weit gediehene Anlage der weiblichen Genitalien angefügt ist.

Ueber die Form des Spermas wäre noch Folgendes beizubringen. Die Abbildung und Beschreibung, welche BULLAR von ihm giebt, sind beide mangelhaft. Der einzelne Samenfaden zeichnet sich dadurch aus, dass er an seinem Kopfe einen Anhang trägt, welcher sehr viel zarter ist als der Faden selbst, im Wasser leicht aufquillt und dann die von BULLAR »leaf-like« genannte Form annimmt, im Grunde aber nichts Anderes darstellt, als eine Verlängerung des Kopfes, die für gewöhnlich zur Seite geneigt ist (vergl. Fig. 13 *b, c*). ZENKER¹⁾ war der Ansicht, dieses Gebilde sei von Haus aus eine selbständige, zweite Form der Samenfäden und verschmelze erst bei der Reife mit dem eigentlichen Spermatozoon; indessen hat schon SARS²⁾ diesen Irrthum berichtigt. Bei *Nero-cila* habe ich den Anfang mitten auf der Oberseite des Kopfes, bei *Anilo-cra* seitlich auf der Unterseite angebracht gefunden, weiss aber nicht zu sagen, ob nicht diese Differenz nur eine zeitliche ist und auf einen verschiedenen Reifezustand hindeutet. Vielleicht verschwindet er zuletzt gänzlich. — Bewegung konnte ich gleich wie BULLAR bei dem Sperma nie entdecken.

In dem beschriebenen Stadium verharren die Thiere längere Zeit und machen verschiedene Häutungen durch, sodass der Unterschied in den angegebenen Dimensionen (5—14 mm Länge) nicht auffällig sein kann. Von da ab tritt jedoch eine neue Entwicklungsphase auf, über welche bei BULLAR Folgendes zu lesen ist. »Zwischen dem ersten und zweiten Stadium findet eine Häutung statt, und wird der Penis als Theil der Haut abgeworfen; im zweiten Stadium giebt es keinen Penis mehr. Weder das vas deferens noch der Oviduct haben eine äussere Oeffnung«. Indem ich die Frage über die Communication des Ovariums mit der Aussenwelt einstweilen unerörtert lasse, bemerke ich, dass die Penes keineswegs einfach abgeworfen werden, sondern noch lange Zeit hindurch äusserlich sichtbar sind. Bei *Cymothoa* habe ich Exemplare von 18, und bei *Anilo-cra* sogar von 25 mm Länge gefunden, bei denen immer noch die äusseren Genitalien bestanden, obwohl sie wahrscheinlich nicht mehr durchgängig waren. (Erst in dem von BULLAR als das dritte bezeichneten Stadium konnte ich nicht einmal mehr Spuren von Penes entdecken). Im Allgemeinen lässt sich aber von dieser Entwicklungsperiode so viel sagen, dass in ihr das weibliche Element das männliche überflügelt und es gegen Ende, wenn das Ovarium mit reifen Eiern erfüllt ist, gänzlich in den Hintergrund drängt. Bei einer *Nero-cila*, welche

1) Archiv f. Naturgeschichte 1854. p. 104.

2) Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. p. 114.

im Begriffe steht, sich ihrer Eier zu entledigen, ist das Ovarium dermassen umfangreich geworden, dass sich bei der Ansicht vom Bauche aus nicht einmal mehr das vas deferens entdecken lässt (vergl. Fig. 7). Im Uebrigen sind keine weiteren Veränderungen wahrzunehmen, als die, welche das bedeutende Wachsthum des Thieres überhaupt mit sich bringt. Für genaue histologische Untersuchung ist das Ovarium wegen der enormen Schwellung, welche es in diesem Zeitraume erleidet, wenig geeignet.

Mit der nächsten Häutung treten die für die Beurtheilung des weiblichen Geschlechtes entscheidendsten Charaktere hervor. Die Brutblätter, welche sich schon bei den älteren Exemplaren des vorigen Stadiums unter der Haut angelegt zeigten, sind nun frei geworden und nehmen auch bald die Eier zwischen sich auf. Je mehr die letzteren bei der Entwicklung der Embryonen wachsen, desto mehr drängen sie die Brutblätter bauchwärts vor und die Körperwand in der entgegengesetzten Richtung zurück, sodass zuletzt die Eingeweide des Thieres, also der um diese Zeit stets leere Darm und das eingefallene Ovarium auf einen kaum merklichen Raum beschränkt sind (vergl. Fig. 1 und auch BULLAR p. 121). Hierbei wird *Cymothoa*, da sie mit ihren weichen Wandungen sich der Form des Fischmaules anschmiegen kann, noch mehr deform als sonst schon. Die in den früheren Stadien ziemlich starke Bauchdecke ist nach der Häutung so zart und durchsichtig geworden, dass man nach Abschneidung der Brutblätter und Entfernung der Embryonen das Innere des Mutterthieres durch sie hindurch völlig zu überschauen vermag. Natürlich sind die Ovarien stark zusammengeschrumpft, die Oviducte in Falten gelegt; die vasa deferentia treten im Beginne ihres Laufes deutlich hervor und sind stets mit Sperma erfüllt. Verfolgt man sie nun weiter, um ihre Mündung zu erfahren, so kann man sie genau wie früher angegeben bis zur Bauchmittellinie des siebenten Segmentes präpariren, sieht sie aber dort blind enden und sich in die der Epidermis zunächst anliegenden Bindegewebsschichten verlieren (vergl. Fig. 3). Somit functionirt der männliche Apparat nicht mehr, während der weibliche in Thätigkeit ist und sich schon zu einer neuen Eiablage anschickt. Dem entsprechend finden sich im Ovarium wieder grössere und kleinere Eier vor (Fig. 10). Das Follikelepithel, dessen Dasein BULLAR für eine Täuschung ausgegeben¹⁾, ist so deutlich

1) » . . . each ovum . . . appears to be surrounded by a ring of cells, but by careful focussing it can be easily seen, that these are the lining cells of the wall of the ovary«. L. c. p. 120.

wie zuvor (vergl. den Schnitt Fig. 14). Auch die oben bereits näher beschriebene Muskulatur besteht unverändert fort und äussert ihre Thätigkeit in den lebhaftesten Contractionen der Ovarien, die auch nach dem Tode des Thieres geraume Zeit hindurch (bis $\frac{3}{4}$ Stunden lang) anhalten. Die Hoden dagegen sind noch stärker geschrumpft, als sie es schon waren, und sehen in der That, wie BULLAR angiebt, »withered and dry« aus, enthalten aber doch noch etwas Sperma. Auch der Canal, welcher an der Aussenseite der Ovarien den Samen weiter befördert, mit anderen Worten der ovariale Theil des vas deferens ist nicht immer leer, sondern zeigt mitunter eine beträchtliche Füllung mit Spermatozoiden, welche unbekümmert um den Oviduct an dessen Ursprung vorbei sich in den freiliegenden Theil des vas deferens hineinziehen, also weder in den Oviduct noch in das eigentliche Ovarium gelangen. —

Im Vorstehenden dürfte meine Ansicht nach der Beweis dafür geliefert sein, dass der Hermaphroditismus bei der untersuchten Gruppe von Isopoden im morphologischen Sinne wirklich besteht und BULLAR insofern mit seiner Behauptung also Recht hat. Es handelt sich nun noch um zweierlei, nämlich zunächst darum festzustellen, in welcher Art die Befruchtung stattfindet, und ferner darum zu untersuchen, auf was für einem Wege dieser Hermaphroditismus, welchen doch die sogenannten normalen Isopoden nicht theilen, zu Stande gekommen sein mag. Was den ersten Punkt anbetrifft, so argumentirt BULLAR folgendermassen. Der Oviduct ist erst dann von aussen zugänglich, wenn die Bruttasche auftritt, und zwar liegt die Oeffnung innerhalb des von den Brutblättern gebildeten Raumes. Da nun sowohl die letzteren als auch die Samenfäden unbeweglich sind, so ist schwer einzusehen, auf welche Art eine Kreuzung bewerkstelligt werden könne. Zudem wohnt häufig nicht mehr als ein Individuum auf einem Fische, also müssen diese Einsiedler, zum Wenigsten die betreffenden Exemplare von *Cymothoa oestroides*, welche bekanntlich nicht schwimmen können, entweder parthenogenetisch sein oder aber sich selbst befruchten. Im letzteren Falle kann der Act nur innerlich vor sich gehen, denn das vas deferens ist bereits geschlossen, wenn der Oviduct sich öffnet. — Wie man sieht, hat sich BULLAR eine bestimmte Ansicht nicht bilden können, sondern schwankt zwischen zwei Möglichkeiten und schliesst nur die dritte, nämlich die gegenseitige Befruchtung, unbedingt aus. Indessen lässt sich zeigen, dass gerade der letztgenannte Weg von den Thieren eingeschlagen wird, und zwar in der Art, dass allemal die jüngeren Individuen als Männchen, die älteren als Weibchen fungiren. Es ist allerdings richtig, dass sich der Oviduct erst dann nach aussen öffnet,

wenn die Brutblätter schon vorhanden und zur Aufnahme der Eier bereit sind. In allen früheren Stadien lässt sich in der Gegend des fünften Fusspaares nirgend eine Spalte, die nach innen führte, nachweisen. Ebenso unzweifelhaft ist es, dass die Oeffnung nicht direct nach aussen, sondern innerhalb des Brutraumes gelegen ist. Man darf sich aber die Brutklappen durchaus nicht steif denken, sondern muss berücksichtigen, dass an der Stelle, an welcher die jungen Larven in's Freie gelangen, auch das Männchen entweder selbst hineinschlüpfen oder auf andere Weise seine Spermatophore einbringen kann. Nun sind aber die jungen *Anilocera* und *Nerocila perfecta* Schwimmer, während sich für *Cymothoa* geltend machen lässt, dass sich meist zwei Exemplare, ein ausgewachsenes mit Eiern oder Embryonen und ein junges, im Munde desselben Fisches dicht nebeneinander vorfinden. Somit steht mir fest, dass eine Kreuzung vor sich gehen kann. Dass sie aber wirklich geschieht, lässt sich, auch ohne dass man sie selbst beobachtet, durch einen einzigen Umstand, welchen BULLAR übersehen hat, darthun. An alten Exemplaren aller drei Gattungen sind nämlich (vergl. Fig. 10) die reiferen Eier nicht unmittelbar an der medianen Seite des Ovariums gelegen, sondern lassen einen unregelmässigen, mehr oder weniger grossen Raum frei, welcher mit einer körnigen, detritusähnlichen Masse und mit oft beträchtlichen Mengen Sperma angefüllt ist. Auf Schnitten lässt sich ermitteln, dass es sich hier nicht etwa um ein besonderes Organ, eine Art receptaculum seminis, handelt, sondern dass geradezu ein Theil der Eierstockshöhle an Stelle der Eier Sperma enthält (Fig. 15). Da sich nun, wie ich mich durch vielfache Sectionen überzeugt zu haben glaube, in allen jüngeren Stadien ohne Brutblätter diese Menge Detritus und Sperma nicht vorfindet, so darf man wohl sicher sein, dass durch den offenen Oviduct ein oder mehrere Spermatophoren von aussen eingeführt und durch die heftigen Bewegungen des Eierstocks, von denen schon oben die Rede war, in die Nähe der reifen Eier gebracht werden. Die Befruchtung ist demnach eine innerliche¹⁾ und setzt die Gegenwart eines andern, als Männchen fungirenden

1) Bei *Oniseus* habe ich ein Weibchen mit Sperma im Ovarium, aber an der Stelle, von welcher der Oviduct entspringt, gefunden. Aehnlich verhält es sich mit *Idothea*, wo das Sperma aber mehr nach hinten zu gelegen ist, falls überhaupt hierin Constanz herrscht. Die Befruchtung ist also, ohne jeden Zweifel auch hier eine innerliche. Nun glaubt zwar SARS (l. c. p. 116), bei *Asellus* geschehe sie ausserhalb des Körpers, nach dem Austritte der Eier aus dem Oviducte, aber noch bevor sie in die Bruttasche gelangen. Indessen kann er hierfür keinerlei Beweis liefern und verweist wegen einer Analogie auf die Amphipoden.

Thieres voraus¹⁾. Es fragt sich nur, bis zu welchem Alter sind die jüngeren Exemplare noch im Stande, die Begattung auszuüben. Wenn es bloß auf das Vorhandensein der Penes ankäme, gewiss lange Zeit hindurch, denn bei *Anilocra* habe ich, wie schon oben erwähnt, Exemplare bis zu 25 mm Länge, welche also den grossen Thieren nur wenig nachgeben, noch mit Penes versehen aufgefunden. In diesen Fällen habe ich aber nicht mehr mit Sicherheit ermitteln können, ob überhaupt noch eine äussere Oeffnung vorhanden war. Indessen selbst wenn das der Fall sein sollte, so würde doch, glaube ich, die Begattung einfach wegen der Grösse des Thieres und dann auch wegen der mangelnden Hilfsorgane unmöglich sein. Mit Bezug auf die letzteren kann ich als bekannt voraussetzen, dass sich bei den Isopoden ganz gewöhnlich an der Innenseite des zweiten Abdominalfusses, welcher gleich den übrigen als Kieme dient, ein besonderes, nur den Männchen zukommendes stabförmiges Organ vorfindet²⁾. Dieses ist z. B. bei *Cirolana*, also derjenigen Gattung, welche von allen freilebenden Isopoden *Anilocra* wohl am nächsten steht, sehr stark entwickelt. Dagegen erhält es sich, wie die folgende Tabelle zeigt, bei *Cymothoa* nicht eben so lange Zeit wie es die Penes thun und bildet sich bei *Anilocra* ebenfalls sehr rasch zurück, während es allerdings bei *Nerocila* langsamer abzunehmen scheint. Wenn aber dieses Gebilde bei der Copulation eine wesentliche Rolle spielt, wie dies von allen Autoren angenommen wird, ohne dass man freilich von dem Vorgange der Begattung eine deutliche Vorstellung hätte, so wird man mit seiner Rückbildung auch die männliche Periode für beendet erklären dürfen.

1) Gegen diese Auffassung lässt sich auch nicht eine Beobachtung verwenden, die ich ein einziges Mal gemacht habe. Ich fand nämlich (vergl. Fig. 11) die erwähnte Masse Sperma nicht nur an der medianen Seite des Ovariums angehäuft, sondern konnte sie direct bis in das vas deferens verfolgen. Dagegen war der ovariale Theil des letzteren völlig leer und auch in den Hoden zeigte sich nur ganz wenig Sperma. Keineswegs konnte also die fragliche Menge Samen von demselben Thiere herrühren, in dessen Eierstock sie sich befand, sondern war von aussen eingeführt und hatte sich nun ausnahmsweise einen Weg bis in das vas deferens gebahnt.

2) An dem ersten Abdominalfusspaare ist für gewöhnlich keine solche Hilfsvorrichtung, wie sie bei den männlichen Onisciden vorkommt, angebracht. Nur in einem Ausnahmefalle, bei dem 6,5 mm langen Exemplare der Fig. 17, habe ich auch an der ersten Kieme dasselbe accessorische Organ gefunden wie an der zweiten Kieme, indessen nur auf der einen Seite.

Tabelle über das Vorkommen des männlichen Hilfsorgans.

Länge d. Thieres	Aufenthalt	Penes	Stab an der 2. Kieme	Bemerkungen.
Anilocra mediterranea.				
2,5mm	an Fischbrut	fehlen	fehlt (Fig. 16)	erst sechs Brustfusspaare. schon sieben Brustfusspaare.
5 -	- -	-	vorhanden	
6,5 -	Oberfläche des Meeres	vorhanden	- (Fig. 17)	Befiederung der Kiemen rückgebildet.
14 -	- -	-	- (Fig. 18)	Kiemen ungleich entwickelt.
27 -	an Fischen	nicht mehr vorhanden	- (Fig. 19)	noch ohne Bruttasche.
32 -	- -	-	Rudiment (Fig. 20)	mit Bruttasche.
Nerocila bivittata.				
14 mm	?	fehlen (?)	vorhanden	Schlank, ohne Bruttasche.
24 -	an Fischen	nicht mehr vorhanden	-	Breit, mit Bruttasche.
Cymothoa oestroides.				
5 mm	in der Bruttasche	fehlen	fehlen (Fig. 23)	Befiederung der Kiemen verschwunden. Spermia in der männlichen Geschlechtsöffnung.
6 -	frei im Wasser umherschwimmend	vorhanden	- (Fig. 22)	
7 -	- -	-	-	
8 -	im Munde von Maena und Box	-	vorhanden	
9 -	- -	-	- (Fig. 21)	schon windschief geworden.
13 -	- -	noch vorhanden	nicht mehr vorhanden	
16 -	- -	-	-	noch ohne Bruttasche.

In Betreff der zweiten oben aufgeworfenen Frage, wie wohl der Hermaphroditismus der uns hier beschäftigenden Isopoden entstanden sein mag, ist BULLAR der Ansicht, dass alle Isopoden »von einem gemeinsamen zweigeschlechtlichen Stamme entsprungen sind und dass die Vorfahren der gegenwärtigen parasitischen Arten zweigeschlechtlich waren, als sie parasitisch zu werden begannen«. Denn es gleichen die Geschlechtswerkzeuge von *Anilocra* u. s. w. völlig der Summe der männlichen und weiblichen Organe, wie sie bei den freilebenden Isopoden bestehen, und sind nicht etwa nach einem andern Typus gebaut. Auch hierin hat BULLAR Recht. Man darf aber hinzufügen, dass man auch bei den übrigen Isopoden noch Rudimente der hermaphroditischen Anlagen zu finden erwarten kann. Darauf hin habe ich denn auch sowohl die nächsten Verwandten der in Rede stehenden Parasiten, nämlich die Gattungen *Cirolana* und *Conilera*, als auch *Idothea* und *Oniscus* auf

diesen Punkt geprüft und bei den ersten beiden die deutlichsten Anzeichen der gesuchten Verhältnisse gesehen, während allerdings die beiden letzten mir den gewünschten Aufschluss noch nicht gegeben haben, zumal mir die jüngsten Stadien nirgend zu Gebote standen. Bei *Cirolana* und *Conilera* sind zwar völlig ausgebildete Männchen vorhanden, an deren Genitalien ich durchaus nichts Weibliches finden kann, also namentlich jede Andeutung der Oviducte vermissen, dafür aber setzen sich bei den Weibchen die Ovarien nach hinten in einen Faden fort, welcher wie ein *vas deferens* zum siebenten Segmente hinzubiegen scheint, und zeigen ausserdem vorne einen zur Befestigung dienenden Faden (Fig. 12), den man auf Grund seiner Dreitheilung und seiner Structur wohl berechtigt ist, als Rudiment der Hodenblasen anzusehen. Und zwar gilt dies von den erwachsenen Weibchen, wird also höchst wahrscheinlich bei den Embryonen noch viel bestimmter ausgesprochen sein. Wie weit sich diese Ueberreste eines Hermaphroditismus bei höheren Krebsen noch erstrecken mögen, wird Gegenstand einer besonderen Untersuchung werden. Jedenfalls darf man hier von ihrem Vorhandensein ausgehen und kann das Wiedererscheinen der vielleicht lange Zeiträume hindurch latent gebliebenen Einrichtung zu dem Parasitismus in Beziehung setzen. Im Einzelnen wird es freilich schwer, sich vorzustellen, in welcher Art diese beiden Erscheinungen, der Parasitismus und die Protandrie (wie ich mit einem den Botanikern geläufigen Namen den hier vorliegenden bloß morphologischen Hermaphroditismus bezeichnen möchte) einander bedingt haben und mit einander zu ihrem jetzigen Stande gelangt sind. Wären nämlich *Anilocra* und Verwandte echte Zwitter, so bestände diese Schwierigkeit nicht, weil die Vortheile der Selbstbefruchtung für parasitisch lebende Thiere in's Auge springen. Wenn dagegen, wie es doch hier der Fall ist, nach wie vor zwei Individuen zur Erzeugung von Nachkommenschaft zusammenwirken müssen, so ist die Erhaltung der Art genau denselben Chancen ausgesetzt, welche für die freilebenden Thiere gelten. Es lässt sich also nicht ohne Weiteres, wie dies von seinem Standpunkte aus *BULLAR* mit Recht thun kann, folgern, dass der Hermaphroditismus nicht die Ursache, sondern die Wirkung der parasitischen Lebensweise sei. Man könnte hier einwenden, da ein und dasselbe Thier in der Jugend als Männchen, im Alter als Weibchen fungire, so wären zur Erzielung derselben Anzahl Bruten weniger elterliche Individuen nothwendig, als bei strengen Gonochoristen. Indessen ist diese Annahme nicht richtig. Denn während bei Jenen die Erwachsenen als Weibchen auf Begattung durch die jüngeren Männchen zu warten haben, sind bei diesen in demselben

Lebensalter noch fortpflanzungsfähige Männchen vorhanden, die wieder andere Weibchen befruchten können. Hier wird also eine kleinere Anzahl Männchen ausreichen, als dort — und so ist der Vortheil illusorisch. Eben so wenig darf man behaupten wollen, die Weibchen der freilebenden Thiere leisten in der Jugend keinerlei geschlechtliche Arbeit, während diese Hermaphroditen, ehe sie Junge hervorbringen, schon als Männchen thätig gewesen seien. Dem steht entgegen, dass eben bei den höheren Crustaceen im Allgemeinen die sexuelle Reife ausserordentlich früh eintritt (wie denn auch bei den nächst verwandten freilebenden Gattungen unter den Isopoden schon ganz kleine Weibchen Eier in der Bruttasche tragen), mithin die Generationen rascher auf einander folgen können, als es bei *Anilocra* u. s. w. geschieht. Einen unzweifelhaften Nutzen für die Erhaltung der Art kann ich also nicht auffinden und bin darum auch ausser Stande, eine Erklärung dafür, warum sich die geschlechtlichen Verhältnisse in diesem Falle von Parasitismus so und nicht anders gestaltet haben, zu liefern. Interessant aber wird es jedenfalls sein, zu erfahren, ob wirklich von der zweiten Gruppe schmarotzender Isopoden, den Bopyriden, bei denjenigen Gattungen, welche gleichfalls Ectoparasiten sind, also *Bopyrus*, *Jone*, *Gyge* u. a. m., einfaches Zusammenleben beider Geschlechter stattfindet oder nicht auch andere Vorkehrungen zur Fortpflanzung getroffen sind.

Neapel, Zoologische Station, 15. August 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Fig. 1. Ausgewachsenes Exemplar von *Anilocra mediterranea* Leach in natürlicher Grösse. Sagittalschnitt zur Veranschaulichung der Bruthöhle. Die ventrale Körperwand ist nach dem Rücken zu gedrängt.

Fig. 2. Ein anderes Exemplar nach Entfernung der ventralen Körperwand. Man sieht die Ovarien mit den Oviducten und die geschrumpften Hoden mit ihren vasa deferentia.

Fig. 3. Innere Geschlechtswerkzeuge einer schon mit Brutblättern versehenen (etwa 20 mm langen) *Anilocra medit.* Vergr. 5. *ov*, Ovarium voll junger Eier, *od*, Oviduct, *t*, Hodenblasen, *vd*, vas deferens. Das letztere endet blind.

Fig. 4. Dieselben Organe von einer jungen (erst 10 mm langen) *Anilocra medit.*, deren Penes noch offen sind. Vergr. 30. Die Hodenblasen *t* sind voll Samenfäden. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 3.

Fig. 5. Vorderer und hinterer Theil des linken Ovariums einer (etwa 20 mm langen) *Anilocra medit.* mit Brutblättern. Vergr. 30. Auf der am weitesten nach hinten gelegenen Hodenblase ist die Muskulatur angegeben, auf den beiden anderen weggelassen, um die Entwicklungsstadien des Spermas zu zeigen. Im hinteren Theile des Eierstockes ist das Epithel der Wandung nicht gezeichnet.

Fig. 6. Innere Genitalien einer erwachsenen (24 mm langen *Nerocila bivittata* Risso. Vergr. S. *i*, Theil des Darmes; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 3.

Fig. 7. Rechte Hälfte derselben Organe eines mit Brutblättern versehenen (31 mm langen) Exemplares von *Nerocila spec.*, vom Rücken gesehen. Vergr. 6. Das Ovarium voll reifer Eier verdeckt in situ die klein gewordenen Hoden und das vas deferens, lässt aber den ovarialen Theil desselben in Gestalt einer hellen Linie hervortreten.

Fig. 8. Innere Genitalien einer jungen (erst 13 mm langen) *Cymothoa oestroides* Risso. Vergr. 13. Die vasa deferentia lassen sich bis in die offenen Penes verfolgen und sind mit Sperma gefüllt, welches auch in dem hinteren Theile der Hoden sowie längs des ganzen Eierstockes sichtbar ist.

Fig. 9. Anlage der Genitalien der rechten Seite bei einer noch in der Bruttasche befindlichen Larve von *Cymothoa oestroides*. Vergr. 250. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 3.

Fig. 10. Rechte Hälfte der inneren Genitalien einer *Cymothoa oestroides* mit Brutblättern. Vergr. 12. *sp*, das befruchtende Sperma. In den auf das äusserste geschrumpften Hodenblasen ist kein Sperma mehr enthalten.

Fig. 11. Dieselben Organe eines 30 mm langen Exemplares von *Anilocra medit.*, *sp*, wie in Fig. 10. Das bei der Begattung eingeführte Sperma ist bis in das vas deferens gedrungen, dagegen ist von eigenem Sperma nur in der einen Hodenblase noch ein wenig vorhanden.

Fig. 12. Vorderer Theil des Ovariums eines erwachsenen Exemplares von *Cirolana hirtipes* M. Edw. Vergr. 50. Die drei Blindschläuche haben dasselbe Epithel wie der Eierstock.

Fig. 13. Samenfäden aus dem vas deferens einer (12 mm langen) jungen *Nerocila bivittata*. *a*. Vergr. 80. *b—d*. Vergr. 300. In *d* befindet sich der Anhang des Kopfes noch in einer später nicht mehr vorhandenen Blase.

Fig. 14. Theil eines Längsschnittes durch ein Ovarium von *Anilocra medit.* zur Veranschaulichung des Follikel-epithels. Vergr. 120. In den jungen Eiern rings um den Kern zahlreiche Vacuolen. Ausserhalb des Epithels die Muskulatur der Wandung.

Fig. 15. Querschnitt durch Ovarium und Oviduct einer *Anilocra medit.* mit Brutblättern. Vergr. 30. *vd'*, der ovariale Theil des vas deferens mit Sperma im Innern. *sp*, fremdes Sperma mit Detritus, welcher sich mit Carmin lebhaft färbt. Die Muskulatur ist nicht angegeben.

Fig. 16—20. Zweiter Abdomialfuss von *Anilocra medit.*, und zwar:

Fig. 16	von einem	2,5 mm	langen	Exemplar.	Vergr.	50.
- 17	-	-	6,5	-	-	15.
- 18	-	-	14	-	-	10.
- 19	-	-	27	-	-	3.
- 20	-	-	32	-	-	3.

In Fig. 16 sind die Schwimmborsten noch deutlich ausgebildet. Auch sind hier die an der Innenseite des Grundgliedes befindlichen Häkchen, durch welche die Verbindung beider Füsse desselben Paares behufs gleichmässiger Bewegung erfolgt, angegeben, während sie in den übrigen Figuren weggelassen sind. Die in Fig. 18 hervortretende Ungleichheit der beiden Füsse desselben Paares ist auch an den anderen Paaren ausgeprägt.

Fig. 21—23. Dasselbe Organ bei *Cymothoa oestroides*, und zwar:

Fig. 21	von einem	9 mm	langen	Exemplare.	Vergr.	30.
- 22	-	-	6	-	-	30.
- 23	-	-	5	-	-	30.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Mayer Paul

Artikel/Article: [Carcinologische Mittheilung. 165-179](#)