

Ueber die Maxillarfüße der Copepoden

und die
morphologische Deutung der Cirripedien-Gliedmassen.

Von

C. Claus.

(Mit 1 Tafel.)

Die Anlagen der Mundtheile von *Cyclops* im Körper der Naupliuslarve erscheinen auf dem Wege directer Beobachtung schwierig zu beurtheilen. Die kleinen Süßwasser-Copepoden sind für eine solche Untersuchung höchst ungünstige Objecte, und es erklären sich auf diese Weise die wiederholten Irrungen, welche bei sorgfältigster Beobachtung unterliefen und einen um so störenderen Einfluss auf die Beurtheilung der Morphologie der Copepoden ausüben mussten, als diese ja in erster Linie durch die Untersuchungen über den Körperbau und die Entwicklung der Süßwasserformen, insbesondere der Gattungen *Cyclops*, *Canthocamptus* und *Diaptomus* begründet wurde.

Rathke irrte zuerst, als er sämtliche Mundtheile von *Cyclops* auf das dritte Gliedmassenpaar der Naupliuslarve zurückführte, und ich selbst verfiel beim Beginn meiner Studien in den gleichen Irrthum, um denselben später¹⁾ dahin zu berichtigen, dass diese Gliedmasse nach Verlust des zweiästigen Tasters lediglich die Mandibeln liefere, während die Maxillen aus den Anlagen eines vierten Gliedmassenpaares und die Maxillarfüße aus den Anlagen eines fünften Gliedmassenpaares entstunden und als innere

¹⁾ C. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Verwandtschaft der Copepoden. Würzb. naturw. Zeitschr. 1862. Freilebende Copepoden, 1863, pag. 28, Taf. I, Fig. 2, 5, 6, 7, Taf. III, Fig. 9.

und äussere Aeste desselben zu betrachten seien. Für diese Deutung der Maxillarfüsse war nicht nur die mediale und laterale Lage derselben in der gleichen Querebene, sondern der Nachweis ihrer Anlage im Larvenkörper massgebend, an welchem die höckerförmigen Vorsprünge des Integumentes, unter denen äussere und innere Maxillarfüsse gebildet werden (Claus, l. c. Taf. I, Fig. 5 e) nebeneinander liegen, ein Befund, welchen ich auch für *Canthocamptus* und die Harpactiden bestätigt fand (Claus, l. c. Taf. XIII, Fig. 4 e). Da ich nun auch bei *Diaptomus* und einzelnen Calaniden des Meeres, sowie an Larven von Schmarotzerkrebsen (*Achtheres percarum*¹⁾ beide Maxillarfussanlagen wie innere und äussere Fussäste nebeneinander gelagert fand, schien mir die Verallgemeinerung meiner Deutung wohl berechtigt, ich betrachtete demnach die beiden Maxillarfüsse der Copepoden als Aeste eines einzigen Gliedmassenpaares, so wenig auch die Lage derselben im Zustande der ausgebildeten Form diese Auffassung unterstützte. Ich bemerkte: „Was die Kieferfüsse der ausgebildeten Thiere so schwer als Theile desselben Gliedmassenpaares kenntlich macht, ist ihre gegenseitige Lage etc. In der Regel erhalten sie eine ungleich hohe Insertion, die äusseren Aeste werden zu den vorderen oder oberen, die inneren zu den unteren Kieferfüssen, während bei den *Lernaeopoden* die letzteren hinauf- und herabrücken, so dass sie dem grossen, aus den äusseren Kieferfüssen hervorgegangenen, Haftarm gegenüber eine untere (*Tracheliastes*), eine mittlere (*Achtheres*) oder eine obere Lage in verschiedenen Höhen (*Anchorella*, *Lernaeopoda*) bis unmittelbar unter dem Saugrüssel einnehmen können.“ Ich betrachtete somit das bei der Larven-Entwicklung von *Cyclops*, *Harpacticus* constatirte Lagenverhältniss beider Kieferfüsse als das primäre und diesem gegenüber die vordere Lage der äusseren und die hintere der inneren Kieferfüsse als secundäre und erst im Laufe des mit Häutungen verbundenen Wachstums später entstanden. Ich wurde in dieser Meinung durch die bei den *Lernaeopoden* bestehende Lagenverschiedenheit des inneren Kieferfusses zu dem aus dem äusseren Kieferfusspaare hervorgegangenen Haftarm bestärkt.

Langgestreckte Calanidenlarven hatte ich nur selten, und zwar erst in späteren Jahren zu beobachten Gelegenheit, ich fand eine solche Larve zuerst in Nizza und beschrieb sie als wahrscheinlich zu *Calanella* gehörig (vergl. C. Claus, Die Copepoden-Fauna von

¹⁾ Zeitschr. für wissenschaft. Zool. Bd. XI, Taf. XXIII, Fig. 2, 3, 5.

Nizza. 1866, pag. 9, Taf. V, Fig. 22). Wie man aus der jener Beschreibung beigegebenen Abbildung entnimmt, fand ich die über den Maxillarfussanlagen befindlichen cuticularen Erhebungen wenig vorspringend, und jene nicht in dem Masse ausgebildet, als dass ich dieselben hätte näher bestimmen können. Erst im Jahre 1891, nachdem ich eine früher begonnene Arbeit über Pontelliden in Triest wieder aufgenommen hatte, kamen mir unter den Schwärmen älterer und jüngerer Pontelliden die langgestreckten Larven wieder zu Gesicht, welche ich mit der vor Jahrzehnten in Nizza beobachteten Larve als nahe verwandt erkannte und auf *Pontellina mediterranea* beziehen konnte. Diese Formen gestatteten eine genauere Verfolgung der Maxillarfüsse, und ich vermochte nachzuweisen¹⁾, dass die beiden Paare derselben schräg übereinander, also nicht in der gleichen Transversalebene liegen. „Ansehnlicher als die Vorsprünge der Maxillen treten die zackigen Erhebungen hervor, welche dem Doppelpaare der Maxillarfüsse entsprechen und, wie aus dem Vergleiche mit den viel längeren wulstförmig vorstehenden Erhebungen, den Anlagen der beiden zweiästigen Ruderfusspaare ersichtlich wird, eine Verschiebung des dem vorderen Maxillarfusspaare entsprechenden Aussenastes erfahren haben.“ Ich sah also auch in der sicher vorhandenen Lagenveränderung der ersten Anlage noch keinen Grund, meine seitherige, auf zuverlässige, wiederholt constatirte Beobachtungen gestützte Deutung aufzugeben, und nahm auch für diesen Fall eine secundäre Verschiebung an.

Inzwischen wurde jedoch auf Grund offenbar entscheidender Bilder von anderer Seite die Deutung der Maxillarfüsse als Aeste eines Gliedmassenpaares angegriffen. Dr. H. J. Hansen²⁾ hatte an einer Reihe grösserer Metanauplien aus der Calaniden-Familie beobachtet, dass die Anlagen des ersten und zweiten Paares der Kieferfüsse ziemlich weit hintereinander entspringen, und dass sich nach Art einer Segmentirung ein schwacher querer Streifen zwischen den beiden Anlagen beider Paare über die ventrale Seite erstreckt, er schloss daraus, dass das erste und zweite Paar Kieferfüsse ganz unabhängig von einander angelegt wird und demnach nicht dem Aussen- und Innenaste desselben Gliedmassenpaares entsprechen kann. Mit Recht legte er seiner Beobachtung einen umso grösseren Werth für

¹⁾ C. Claus, Ueber die Entwicklung und das System der Pontelliden. Arbeiten aus dem zoologischen Institute etc. Wien, Tom. X, Heft III, 1893; pag. 16–19, Taf. I, Fig. 1, 4.

²⁾ H. J. Hansen, Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustaceen und Insecten. Zoologischer Anzeiger 1893. Nr. 420, pag. 197.

die Zuverlässigkeit der Schlussfolgerung bei, als dieselbe eine der ältesten Copepodenfamilie angehörige Calanidenart betraf. Ausser Hansen hat sich ziemlich gleichzeitig W. Giesbrecht¹⁾ in demselben Sinne verlaublichen lassen und gleichzeitig diesen Anlass zu, ich will nicht sagen, vernichtenden, aber doch, was ich zu concediren keinen Anstand nehme, recht boshaften Ausfällen gegen mich ausgenützt. Natürlich war bislang in der Copepodenliteratur ein Widerspruch gegen meine vor länger als 30 Jahren gegebene Deutung nicht ausgesprochen worden, weil diese auf sicher und wiederholt constatirten Befunden an *Cyclops* und *Canthocamptus* sich stützte, auf Beobachtungen, von deren Richtigkeit sich Jeder überzeugen konnte, andererseits aber die zur Untersuchung ungleich günstigeren Larven der langgestreckten Calanidengattungen *Rhincalanus* und *Calanella* bisher nicht bekannt geworden waren. Bei der Begründung meiner Zurückführung im Jahre 1862 handelte es sich nicht darum, die Fragen zu beantworten, wie man sich das Selbstständigwerden zweier Aeste eines einzigen Gliedmassenpaares unter Rückbildung des Stammes phylogenetisch zu erklären habe — von Phylogenie war damals überhaupt noch keine Rede — oder „welches die Anpassung sei, unter deren Einfluss dieser eigenthümliche Vorgang sich abspielte“, oder „warum musste sie sich spalten, da doch die übrigen Gliedmassen sich nicht zu spalten brauchten etc.“, vielmehr handelte es sich lediglich darum, den beobachteten Befund in Einklang zu bringen mit der Gliedmassenlehre überhaupt und mit dem in der Morphologie feststehenden Satze, dass zu einem Körpersegment nur ein Gliedmassenpaar gehöre, und das Vorhandensein eines Doppelpaares, eines medianen und eines lateralen, allen Erfahrungen widerspreche. An die Möglichkeit, dass es sich um zwei ursprünglich hintereinander entstandene Gliedmassen handle, an denen der äussere Ast geschwunden und welche durch secundäre Verschiebung näher und näher aneinanderrücken, bis sie schliesslich wie bei den Cyclopiden in derselben Querebene wie Innenast und Aussenast eines einzigen Gliedmassenpaares nebeneinander liegen, an eine solche Möglichkeit konnte ich bei der Untersuchung der *Cyclops*-Entwicklung, welche den Ausgang meiner Copepodenstudien bildete, um so weniger denken, als bei *Canthocamptus* und den von uns zum Vergleiche herangezogenen Süsswasser-calaniden, sowie bei dem später von C. Grobben untersuchten

¹⁾ W. Giesbrecht, Mittheilungen über Copepoden aus der zoologischen Station zu Neapel, II. Bd., 1 u. 2. Heft, 1893. Zur Morphologie der Maxillipeden, pag. 83—102, Taf. VII. Fig. 1—5.

Cetochilus (*Calanus*) das gleiche oder wenigstens nahezu übereinstimmende Lagenverhältniss constatarbar war.

Ich würde daher kaum auf den Gegenstand zurückgekommen sein, wenn ich nicht durch Zufall die in Frage stehenden sehr langgestreckten Calanidenlarven, welche den Beobachtungen Hansen's und Giesbrecht's zu Grunde gelegen, vor Kurzem selbst zu untersuchen Gelegenheit gehabt hätte. In dem reichhaltigen Crustaceenmaterial, welches die Polafahrt im Jahre 1894 aus den Tiefen des Adriatischen Meeres heimgebracht, fand ich in dem Inhalt eines mit *Calanella* und verschiedenen *Halocypriden* und *Euphausiden* der Tiefsee (*Nematoscelis* und *Stylocheiron*) erfüllten Tubus eine Anzahl von Naupliuslarven, die mir durch ihre langgestreckte Form und ungewöhnliche Grösse auffielen und die ich beim ersten Blicke eher für Larven von Schizopoden als von Copepoden zu halten geneigt war. Die nähere Betrachtung derselben überzeugte mich alsbald, dass mir dieselben oder doch sehr ähnliche Formen vorlagen, welche Hansen erwähnt und Giesbrecht in Fig. 1—4 seiner citirten Schrift abgebildet hatte. Freilich zeigte es sich alsbald, dass dieselben nicht zu *Rhincalanus*, sondern zu der nahe verwandten *Calanella*¹⁾ gehörten, deren jüngste Cyclopid-

¹⁾ Man wird es mir wohl zu Gute halten, wenn ich mich nicht auf das Umtaufen von *Calanella* in *Eucalanus* einlasse und damit als weitere Consequenz noch andere an diese Umtaufung sich anknüpfende Namen-Aenderungen gutheisse. Man sieht an diesem Beispiele, wohin die Errungenschaften der modernen Nomenclatur führen werden und welche erfreulichen Fortschritte die Zoologie mit diesen in einseitiger Consequenz durchgeführten Bestrebungen der Systematiker entgegengieht. Dana hatte in seiner Unterfamilie der *Calaninen*, in denen er fünf Gattungen unterschied (*Calanus*, *Rhincalanus*, *Cetochilus*, *Euchaeta*, *Undina*) nicht weniger als 33 *Calanus*-Arten beschrieben und dieselben nach dem Grössenverhältniss der apicalen und subapicalen Borsten der Vorderantenne, der Furcalborsten und der Gliederzahl des Cephalothorax in Abtheilungen und Unterabtheilungen gebracht. Ein Versuch innerhalb dieser künstlichen zur Bestimmung und Wiedererkennung der Arten (unter denen auch viele Jugendformen enthalten waren) natürliche Gruppen als Untergattungen zu bilden, wurde von Dana überhaupt nicht gemacht. Nur am Schluss der Beschreibung von *C. attenuatus*, von welcher auf Taf. 75, Fig. 2, eine Abbildung gegeben wurde, findet sich die Bemerkung „The multiarticulate character of the smallest branch of posterior antennae may authorize the institution of a new genus, or subgenus for this and allied species, for which we propose the name *Eucalanus*. The above species will be *E. attenuatus*.“ Wenn mir dieser dem Texte eingeschaltete Passus seinerzeit bekannt gewesen wäre, würde ich vielleicht die Bezeichnung *Eucalanus* anstatt *Calanella* gewählt, jedoch kaum als eine Dana'sche aufgenommen haben, nicht nur, weil dieselbe Dana factisch als solche gar nicht zur Geltung brachte und keineswegs, wie Giesbrecht sich ausdrückte, von *Calanus* „abspaltete“, sondern weil er von den Combinationen von Merkmalen in der Gestaltung der Vorderantennen, Mundesgliedmassen, in dem

stadien neben ausgebildeten Männchen und Weibchen zugleich in dem Tubus enthalten waren. In der That liegen hier die Verhältnisse in einem so überraschend einfachem und klarem Bild vor, dass der Beobachter keinen Augenblick über die Richtigkeit der Deutung beider Maxillarfüsse als Gliedmassen zweier aufeinanderfolgender Paare im Zweifel sein kann.

Die zahlreichen, in verschiedenen Grössen- und Altersphasen vorhandenen Nauplien machten es möglich, die fortschreitenden Wachstumsvorgänge in ziemlich geschlossener Reihe zu verfolgen. Die jüngsten Formen von circa 0.7 Mm.¹⁾ Länge besitzen bereits einen langgestreckten, vom Vorderleib durch eine Quercontour scharf abgesetzten hinteren Leibesabschnitt, welcher etwa von derselben Länge des ersteren ist und bereits gabelförmig gespalten endet. Jeder der beiden median ziemlich dicht anliegenden Furcaläste ist mit einem seitlichen Dorn und zwei terminalen Cuticularanhängen behaftet, von denen der eine einen Dorn, der andere einen längeren Borstenfaden darstellt. Die vordere Naupliusgliedmasse trägt an ihrem langgestreckten Endglied vier terminale, zwei dorsale und eine ventrale Schwimmborste, wie auch die Schwimmborsten der zweiten und dritten normal gestalteten Naupliusgliedmassen eine ansehnliche Länge und Stärke besitzen. Von den nachfolgenden Gliedmassen ist noch keine als äussere Erhebung nachweisbar, doch erkennt man in paarigen subcuticularen Zellenhaufen die Anlage der Maxillen (*Mx'*). In dem hinteren, vom langgestreckten Darm durchsetzten Leibesabschnitt treten bereits die Anlagen der Geschlechtsdrüsen als zwei grosse seitliche Zellen hervor.

Etwas grössere Larven von etwa 0.8 Mm. Länge (Fig. 1), besitzen noch die gleiche Borstenzahl der Gliedmassen und Furca, jedoch einen etwas längeren Hinterabschnitt des Körpers und lassen uns deutlich die Anlagen von Maxillen (*Mx'*) als einen aus Zellen-

Mangel des 5. Fusspaares (♀), aus denen der Gattungsbegriff sich aufbaut, gar keine Kenntniss hatte und daher auf dieselbe keine Rücksicht nehmen konnte. Dazu kommt, dass Dana an der als *elongatus* von ihm beschriebenen Art den Nebenast der Antennen nicht vielgliedrig, sondern zweigliedrig darstellt, somit diese langgestreckte Calanidenart gar nicht zu den „Allied species“ beziehen konnte. Wie Giesbrecht behaupten kann, dass die „trefflichen Habitusbilder“, welche Dana von den beiden Arten *C. attenuatus* (Pacific) und *C. elongatus* (Sulusee) gegeben hat, vollständig ausreichen, um die Identität mit der von mir beschriebenen *Calanella mediterranea* und *hyalina* zu erkennen, ist mir unverständlich, zumal für mich ein Habitusbild für sich allein nichts beweist.

¹⁾ Die Grössenangaben beziehen sich stets auf die Körperlänge vom Stirnrande aus zum Furcalende ohne Einbeziehung der Furcalborsten.

haufen gebildeten subcuticularen Wulst erkennen. Aber auch die Anlagen der vorderen Maxillarfüsse, die wir auch als Maxillen des zweiten Paares bezeichnen können, werden lateralwärts dicht hinter, und die ersteren als Zellenballen dicht vor der Quercontur, welche die Grenze des Vorderleibes bildet, nachgewiesen ($Max'' = Maxf'$). Offenbar liegt zwischen dieser und der jüngeren kleineren Naupliusform noch keine Häutung, und wir haben nur eine spätere, vornehmlich durch die entwickelten Anlagen des vierten und fünften Gliedmassenpaares ausgezeichnete Phase desselben Stadiums vor uns.

Im zweiten Stadium, vor dessen Eintritt offenbar eine Häutung lag, erhebt sich die Maxille bereits als äusserer zweilappiger mit Borsten besetzter Gliedmassenstummel, während der vordere Maxillarfuss nur als schwacher Wulst bemerkbar ist. Am Hinterkörper erscheint das vordere Segment durch eine Quercontur abgesetzt, während am Furcalende desselben ein zweites Paar ventraler Dornen vor dem früher bereits vorhandenen hervorgewachsen ist (Fig. 2). Sowohl an den vorderen Gliedmassen, als an den Aussenästen des zweiten und dritten Gliedmassenpaares sind Borsten gebildet worden, und an den letzteren der Mandibelfortsatz ansehnlich vergrössert. In dem Hinterkörper sieht man jetzt auch die Anlagen der folgenden Gliedmassenpaare, und zwar als hypodermale Ballen wirbelähnlich um ein Centrum angeordneter Zellenhaufen. Von diesen gehören dem vorderen segmentähnlich abgesetzten Abschnitt zwei Paare an, ein mehr mediales in der Mittellinie zusammenstossendes Paar, die Anlage der hinteren Maxillarfüsse ($Maxf''$) und an der hinteren Grenze in den nachfolgenden Abschnitt übergreifend ein zweites, mehr laterales Paar, die Anlage des ersten Fusspaares (F'), so dass derselbe nicht einem, sondern zwei Segmenten entsprechen würde. Dicht über der Anlage des ersten Fusspaares liegt die grosse Genitalzelle, von ein Paar kleinen mesodermalen Zellen umlagert. Dann folgt in einigem Abstand die ähnlich gestaltete Anlage des zweiten Fusspaares F'' .

Die diesem Stadium angehörenden Phasen waren etwa 1—1.2 Mm. lang, und in den grösseren älteren Phasen zeigten die vergrösserten zu den Anlagen der Beine sich gestaltenden Zellenhaufen bereits eine Anordnung, welche die Gliederung in Basalstück und Aeste andeuteten. Die Zellen der Basis erscheinen mehr transversal gruppiert, ihre Kerne der Quere nach gestreckt, während im distalen Theile, welcher später durch Längsspaltung zweilappig wird, die gestreckten Kerne der Länge nach geordnet liegen.

Das dritte, als Metanauplius zu bezeichnende Stadium erreicht die Länge von etwa 1.3—1.5 Mm. und ist, abgesehen von der ver-

mehrten Zahl der Gliedmassenborsten, sogleich an dem Vorhandensein von drei seitlichen und zwei ventralen Dornpaaren des beträchtlich vergrösserten Furcalabschnittes kenntlich (Fig. 3'). Der Hinterkörper übertrifft jetzt den Vorderkörper an Länge und hat hinter der Anlage des zweiten Beinpaares durch eine zweite Quercontur eine neue Abgliederung gewonnen. Auf den ersten segmentartig abgesetzten Abschnitt, welcher die Anlagen der hinteren Kieferfüsse und des ersten Fusspaares birgt, folgt ein zweiter kurzer Abschnitt, welcher thatsächlich einem Segmente, nämlich dem des zweiten Fusspaares entspricht, und auf diesen ein gestreckter Endabschnitt, welcher bereits die Zellenhaufen für die Anlage des dritten Gliedmassenpaares erkennen lässt. Ausser dem Maxillenpaar, welches aus einem Basalabschnitt und zwei in Borsten auslaufenden Aesten besteht und im ganzen Umfang an der Oberfläche vorsteht, haben auch die zweilappigen Anlagen der Fusspaare an ihrem distalen Ende zapfenförmige, in Borsten auslaufende Vorsprünge der Chitinhaut erzeugt, während die beiden Kieferfusspaare nur wenig vorspringende Aufwulstungen der Oberfläche veranlassen (Fig. 3 *Mx'*, *Mx''*). Auffallend und die Einfachheit der Deutung störend erscheint der Umstand, dass der vordere Abschnitt des Hinterkörpers zwei Paare von Gliedmassen birgt, das zweite, mehr medial gelagerte Kieferfusspaar (*Mx''*) und an seiner hinteren Grenze unmittelbar hinter der Genitalanlage folgend das erste Fusspaar (*F'*). Es ist daher keine andere Auslegung möglich, als diesen Abschnitt, dessen vordere, die Grenze des Vorderkörpers bildenden Quercontur mit der nachfolgenden Häutung verschwindet, zwei Segmenten homolog zu betrachten.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Nervensystems, welches im ersten Stadium aus dem Gehirn, einer kurzen gangliösen Schlundcommissur und einer unteren Schlundportion besteht, in welcher zunächst lediglich das Mandibलगanglion enthalten sein dürfte. Sehr umfangreich erscheint das Gehirn mit seinen in die vorderen Gliedmassen aufsteigenden Nerven und einem medianen, nach dem Stirnrand gerichteten Fortsatz, welcher sich unterhalb des grossen kugeligen Medianauges gabelig theilt, und jederseits eine keulenförmige, in die Hypodermis der Stirnfläche auslaufende Anschwellung bildet (*DO*). Diese schräg dorsalwärts aufsteigende Anschwellung enthält die gleichen Zellelemente wie das Gehirn und ist nichts anderes als die Anlage des dorsalen Augenpaares und dessen Ganglien, welche auch bereits von Grobden an der Naupliuslarve von *Cetochilus* beobachtet und als primäres Gehirn

bezeichnet wurde. Dieselbe erhält sich in der Naupliusreihe und besitzt in der Metanaupliusform den grössten Umfang. An den langgestreckten, als *Pontellina* Larven erkannten Naupliusformen, von welchen ich seinerzeit vermuthete, dass sie auf *Calanella* zu beziehen seien, habe ich diese Stirnaufläufer des Gehirns nicht beobachtet, ich würde daher auch jetzt, wenn mir beide Larvenformen ohne Kenntniss ihrer jüngsten Cyclopidstadien zur Beurtheilung übergeben würden, jene Larve in der früheren Weise als zu *Calanella* gehörig bestimmt, die vorliegende Larve dagegen auf eine *Pontellide* bezogen haben. Im Verlaufe der Naupliusentwicklung gewinnt der unterhalb des Schlundes gelegene Theil des Nervencentrums einen beträchtlichen Zuwachs, indem die Ganglien sämmtlicher auf die Mandibeln folgender Gliedmassen gebildet werden. Leider waren die mit Sublimat behandelten Objecte nicht so glücklich conservirt, dass sich die Entwicklung und Lage der Ganglien genau feststellen liess, zumal die unterliegende Zellenwand des Darmcanales die Grenze des Nervensystems zu erkennen hinderte. Sollte es gelingen, die Larven lebend zu beobachten, so würde sich der gesammte Organismus derselben zweifelsohne eben so schön in allen Einzelheiten verfolgen lassen, wie mir solches bei den ziemlich durchsichtigen Branchipuslarven möglich war.

Nach Abstreifung der Haut tritt mit dem Uebergang in das erste Cyclopidstadium (von circa 2 Mm. Länge) die Rückbildung der beiden keulenförmigen Gehirnanschwellungen ein, wie auch die Configuration der subösophagealen Ganglien eine Aenderung erfahren hat. Die ersteren liegen von der Hypodermis zurückgezogen als kleine Zellenballen dem Gehirn an, vor welchem das dreitheilige Medianauge bereits die charakteristische Form und Structur des *Calanella*-Auges erkennen lässt. Ob die beiden kugeligen Körper am vorderen Rand des *Calanella*-Gehirns, die ich eventuell als Sinnesorgane deutete, eine Beziehung zu den Resten jener Zellenballen haben, konnte ich bei dem geringen und ungenügend conservirten Material und dem Mangel der nachfolgenden Cyclopidstadien nicht bestimmen. Die subösophageale Ganglienmasse lässt die Grenzen von Mandibel-, Maxillen- und vorderem Kieferfussganglion erkennen, welchem in etwas weiterem Abstand das Ganglion des zweiten Maxillarfusses folgt. Dieses ist von dem ersten, weit nach hinten an die Grenze des ersten Fussessegmentes gerückten Beinganglion durch eine ansehnliche Längscommissur getrennt, die am Nervensystem der ausgebildeten *Calanella* um das Mehrfache zugenommen hat und eine ausserordentliche Länge erreicht.

(Vgl. C. Claus, Freilebende Copepoden, Taf. VII, Fig. 9, Taf. IX, Fig. 10.)

Die vorliegenden, für die Calanellalarven und ähnlich für die Larven von Rhincalanus zur Erscheinung tretenden Verhältnisse der Gliedmassenentwicklung sind so überzeugend, dass eine andere Deutung der beiden Kieferfusspaare als Gliedmassenpaare zweier aufeinanderfolgender Segmente ausgeschlossen erscheint und dem entsprechend die bisherige, auf die Naupliusentwicklung der von Cyclops und Canthocamptus gestützte Deutung als unzutreffend aufgegeben werden muss. Was an dem früher zur Untersuchung verwendeten Materiale von Süsswasser-Copepoden gar nicht beobachtet werden konnte, und die richtige Erkenntniss des Verhältnisses von innerem und äusserem Kieferfusse unmöglich machte, liegt hier so klar und der Beobachtung so unmittelbar zugänglich vor, dass, ich möchte sagen, jeder Anfänger über die Deutung nicht im Zweifel bleiben kann. Wären mir durch die Gunst der Umstände die vorliegenden Larven am Anfange meiner Copepodenstudien zu Gesichte gekommen, so würde ich über alle die Schwierigkeiten, die mir seinerzeit bei Verfolgung der Kieferfussentwicklung der Süsswassercopepoden entgegentraten, leichter hinausgekommen sein und die unzutreffende Deutung, welche mir jetzt als Capitalverbrechen ausgelegt wird, jedoch aus dem nunmehr als secundär verändert erkannten Verhältniss zusammengezogener Segmente resultiren musste, schwerlich entstanden sein. Im Vergleiche zu den vorausgehenden und nachfolgenden Gliedmassen erscheint es bemerkenswerth, dass jeder Maxillarfuss lediglich einem einzigen Aste allerdings zugleich im Verband mit dem Gliedmassenstamme entspricht, und durch den Verlust des Aussenastes (Exopodit) nur eine Reduction erfahren hat, ohne welche weder die vollkommene Zusammenrückung beider in die gleiche Transversalebene, noch die frühere unzutreffende Deutung möglich gewesen wäre.

Die Aenderung, welche die morphologische Beurtheilung der Maxillarfüsse zu erfahren hat, ist insoferne von grösserer Tragweite, als nun auch der Vergleich mit den Gliedmassen zunächst der verwandten Entomostraken-Ordnungen einer Correctur bedarf. Sind die beiden Kieferfüsse nicht Innen- und Aussenäste eines einzigen, und zwar des fünften Gliedmassenpaares, und entsprechen dieselben vielmehr den ihres Aussenastes verlustig gegangenen fünften und sechsten Gliedmassenpaaren, so ist lediglich der äussere oder vordere Kieferfuss der zweiten Maxille der Phyllopoden und Ostracoden gleichwerthig und der innere oder hintere Kieferfuss, nicht

aber der erste Ruderfuss der Copepoden auf das erste Fusspaar von *Daphnia* oder *Branchipus* etc. von *Cypris* oder *Conchoecia* zu beziehen u. s. w. Es würden demnach die homologen Gliedmassen um je ein Paar caudalwärts zu verlegen sein.

Ein besonderes Interesse gewinnt nun aber die veränderte Deutung der Kieferfüsse für die Beurtheilung des Baues der Cirripedien und insbesondere deren Mundtheile und Rankenfüsse. Bekanntlich werden diese in den späteren Phasen des *Metanauplius*stadiums angelegt unter Verhältnissen, welche die Ableitung der Mundwerkzeuge aus den vorhandenen Gliedmassenanlagen nicht so einfach erscheinen lassen. Im Vergleiche zu den Copepoden stellte ich¹⁾ die drei von Darwin beschriebenen Kieferpaare (Mandibeln, Aussenmaxille und Innenmaxille) dem dritten, vierten und fünften Gliedmassenpaar gleich, eine Zurückführung, welche sich als vollkommen zutreffend erwiesen hat. Da ich nun in dem fünften Gliedmassenpaar der Copepoden nicht nur die oberen, sondern auch die unteren Kieferfüsse derselben enthalten glaubte, wurde ich zu der Folgerung gedrängt, dass die sechs Rankenfüsse den fünf Ruderfüssen und dem Gliedmassenstummel am Genitalsegmente homolog seien.

Als mir dann später Gelegenheit gegeben war, die *Cypris*stadien von *Lepad*en und ihre Verwandlung in das festsitzende *Cirriped*²⁾ näher zu untersuchen, vermochte ich an dem Mundkegel jener unterhalb der vom Schlunde durchsetzten Oberlippe drei Paare von Erhebungen als Anlagen der Mandibeln, Aussenmaxillen und Innenmaxillen (Laden der Unterlippe) nachzuweisen, sodann auch die Gliederung des kurzen Abdomens soweit festzustellen, dass das vordere grössere Segment desselben mit dem Penisfortsatz als dem Genitalsegment der Copepoden gleichwerthig erkannt wurde. Strenggenommen war mit dieser Parallelisirung schon ein Widerspruch zu der Beurtheilung der sechs Paare von Rankenfüssen enthalten, da das letzte Paar, welches auf den rudimentären Fusshöcker am Genitalsegment der Copepoden bezogen wurde, nicht an diesem selbst, sondern ein Segment vor demselben gelegen war. Wäre mir damals bereits die erst jetzt nachgewiesene Entstehungsweise der beiden Kieferfusspaare bei *Calanella* und Verwandten bekannt gewesen, so hätte sich die in dem Widerspruch gelegene Schwierig-

¹⁾ C. Claus, Die morphologischen Beziehungen der Copepoden, Phyllopoden, Cirripedien etc. Würzburger naturw. Zeitschr. Tom. III, 1862, pag. 169, sowie Die freilebenden Copepoden etc. 1863, pag. 15 und 16.

²⁾ C. Claus, Die cyprisähnliche Larve (Puppe) der Cirripedien und ihre Verwandlung in das festsitzende Thier. Marburg und Leipzig 1869, pag. 9 und 10, Fig. 7.

keit von selbst behoben, da die auf das fünfte Gliedmassenpaar bezogene Innenmaxille lediglich aus dem vorderen Maxillarfusse und somit das vordere Paar der Rankenfüsse dem unteren oder zweiten Paare der Maxillarfüsse hätte gleichgesetzt werden müssen.

Für die Zurückführung der drei Paare von Erhebungen am Mundkegel der Cyprislarve auf die Gliedmassen der Metanaupliusform war inzwischen durch Metschnikoff¹⁾ ein Befund mitgeteilt worden, welcher meine bisherige Deutung in Frage stellte. Metschnikoff wollte beobachtet haben, dass auch die dritte Gliedmasse des Cirripeden-Nauplius vollständig abgeworfen wurde und sich sämtliche Kiefer des Mundkegels lediglich aus dem Inhalt der vierten, die Maxille darstellenden Gliedmasse entwickelten. Selbstverständlich konnte die Angabe eines so geschickten Beobachters und hervorragenden Forschers nicht unberücksichtigt bleiben, und obwohl ich dieselbe von vornherein für unwahrscheinlich erklärte (l. c. pag. 2), musste ich doch der Möglichkeit ihrer Richtigkeit Rechnung tragen, umso mehr, als bislang die Uebergangsstadien der Metanauplius- in die Cyprislarve auf das in Frage stehende Verhältniss nicht näher untersucht worden war.

Erst später²⁾ bot sich mir Gelegenheit, grössere Metanaupliusformen einer Balanusart mit den Anlagen der Mundwerkzeuge und der nachfolgenden sechs Paare von Rankenfüssen zu untersuchen, doch waren jene noch nicht in der Häutung begriffen, so dass sich nicht erkennen liess, wie sich die Basis der dritten Naupliusgliedmasse mit ihren Mundhaken an Stelle eines ausgesprochenen Kaufortsatzes zur Entstehung der Mandibel verhalte. Indessen schien mir das beobachtete Bild ausreichend, um mir zu erklären, wie Metschnikoff zu seiner irrigen Angabe über den Ursprung zweier Kieferpaare innerhalb der vierten Naupliusgliedmasse veranlasst wurde, der gegenüber ich den in dem borstentragenden Gliedmassenhöcker liegenden Zapfen als Anlage der Aussenmaxille, den medianen, in keine äussere Erhebung hineinragenden Wulst als Anlage der Innenmaxille oder Unterlippe deutete (Fig. 4), die Mandibeln dagegen sowohl mit Rücksicht auf ihre Lage zur Oberlippe als wie auf ihre morphologische Bedeutung bei allen Crustaceen auf einen Ueberrest der dritten Naupliusgliedmasse

¹⁾ Sitzungsberichte der Versammlung deutscher Naturforscher zu Hannover. Sitzung vom 21. September 1865, pag. 218.

²⁾ Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876, pag. 80—92, Taf. XVI, Fig. 1.

zurückführte. Indessen wurde ich im Hinblick auf die vermeintlich sichere Deutung der Maxillarfüsse der Copepoden als innere und äussere Aeste eines einzigen Gliedmassenpaares veranlasst, der Möglichkeit zu gedenken, dass die in der Querebene des vierten Gliedmassenpaares gelegenen inneren und äusseren Zapfenpaare den Anlagen von Innen- und Aussenast eines einzigen Gliedmassenpaares entsprechen könnten, in welchem Falle das vordere Rankenfusspaar dem Gliedmassenpaar der Maxillarfüsse entsprechen würde.¹⁾

Auch für die Beurtheilung der Morphologie der Cirripedien bereitete somit die von den Copepoden entlehnte Deutung der Maxillarfüsse Schwierigkeiten sowohl mit Rücksicht auf die Homologisirung der Mundtheile als der sechs Rankenfusspaare. Nunmehr erscheinen diese Schwierigkeiten behoben. Bezüglich der Mundwerkzeuge haben wir auch an den Larven der Cirripedien eine Verschiebung der fünften, dem vorderen Maxillarfusse der Copepoden entsprechenden Gliedmassenanlage zu constatiren. Dieselbe erscheint medianwärts in die gleiche Querebene mit der vierten, die Maxille liefernden Gliedmasse gerückt im Gegensatze zu den Copepoden, wo sie eine laterale Verschiebung erfährt, aber ihre Lage hinter der Maxille bewahrt. Die sechste dem zweiten oder inneren Kieferfuss entsprechende Gliedmasse gliedert sich mit den nachfolgenden fünf, Ruderfüssen entsprechenden Rankenfüssen übereinstimmend und wird jederseits zum vorderen der sechs Rankenfüsse, an welchem sich die Mündung des Oviductes findet. Dann folgt das bei den Cirripedienlarven überaus schwächliche Abdomen, dessen erstes Segment wie bei den Copepoden das Genitalsegment ist. (Vgl. C. Claus, Crustaceensystem I. c. pag. 82.)

¹⁾ In der jüngst veröffentlichten Schrift von Th. F. Groom, Mouth parts of the Cypris Stage of Balanus. Quarterly Journal of Microscopical science, March 1895, wird diese von mir erwähnte Möglichkeit irrtümlicher Weise als meine thatsächlich gegebene Deutung dargestellt. In Wahrheit aber habe ich meine frühere, Groom unbekannt gebliebene Zurückführung aufrecht erhalten und die innere Maxille oder Unterlippe als aus der Anlage der fünften Gliedmasse hervorgegangen betrachtet, so dass sich die von Groom gegebene Deutung vollkommen mit der meinigen deckt. Bezüglich der Mandibeln hatte ich für eine absolute Sicherheit in der Homologisirung mit den Mandibeln der übrigen Crustaceen verlangt, die Mandibelanlage in der Basis des dritten Gliedmassenpaares im Häutungsstadium, Metanaupliuslarven, welche im Begriffe stehen, in die Cyprislarve überzugehen, direct nachzuweisen. Auch bei Groom, welcher überhaupt die von mir betonten Schwierigkeiten gar nicht gekannt zu haben scheint, derselben wenigstens nicht gedenkt, suchen wir nach der verlangten, das Uebergangsstadium betreffenden Abbildung vergebens, und es trifft das durch directe Beobachtung Constatirte mit den Ergebnissen meiner früheren Beobachtungen zusammen.

Mit dieser Zurückführung lässt sich auch der Körperbau, sowie die Gestaltung der Mundtheile und Gliedmassen der merkwürdigen, erst in jüngster Zeit bekannt gewordenen *Ascothoraciden* in Einklang bringen, einer parasitischen Cirripediengruppe, deren am besten untersuchten Repräsentanten: „*Laura Gerardiae* Lac. Duth.“¹⁾ und „*Dendrogaster astericola* Keip.“ freilich sehr bedeutend von einander divergiren. Die von Lacaze-Duthiers beschriebene *Laura Gerardiae*, welche in dem Gewebe der *Gerardia* lebt, besitzt einen zweiklappigen Mantel, welcher den kleinen Lepaden-ähnlichen Leib des Thieres umschliesst. Auch hier finden wir ein Paar dreigliederige Antennen sowie drei Paare von rudimentären Mundesgliedmassen. Von den 6 Beinpaaren, welche sämmtlich kurz und einästig sind und die Function der Strudelung verloren haben, verhält sich das vordere Paar, das ich dem zweiten Maxillarfusse homolog betrachte, von den nachfolgenden verschieden, an ihrem Basalgliede finden sich die Oeffnungen der Oviducte. Die nachfolgenden vier Beinpaare stehen zu den männlichen Geschlechtsorganen in Beziehung. Das letzte der 6 Beinpaare erscheint beträchtlich reducirt und entspricht dem 5. Paare der Ruderfüsse der Copepoden. Dann folgt auch ein vollzählig gegliedertes Abdomen mit der Furca. Die auf Taf. VIII der Lacaze'schen Abhandlung Fig. 102 abgebildete Form entspricht wahrscheinlich dem Cypristadium, die mit *Pa* bezeichneten Gliedmassen der Haftantenne.

Die von Knipowitsch²⁾ beschriebene und als *Dendrogaster astericola* bezeichnete Form, welche als Endoparasit in der Leibeshöhle von *Echinaster sanguinolentus* und *Solaster endeca* lebt, erscheint im ausgebildeten Zustand weit mehr als *Laura Gerardiae* rückgebildet. Der zweiklappige Mantel ist hier in je fünf Lappen ausgezogen und birgt in gleicher Weise wie die symmetrischen Mantelhälften von *Laura* sowohl die Darmanhänge als die verästelten Geschlechtsdrüsen. An dem vom Mantel umschlossenen Leib fehlen die den Rankenfüssen entsprechenden Gliedmassenpaare vollständig, während die Haftantennen erhalten sind, und die reducirten Mundesgliedmassen mit der Oberlippe Siphonostomen-ähnlich einen langen Mundkegel bilden.

An den Cyprislarven, welche bei abgekürzter Entwicklung im Eie gebildet werden und in der Mantelhöhle des Geschlechtsthiere

¹⁾ Histoire de la *Laura Gerardiae*, par H. de Lacaze-Duthiers, Paris 1882.

²⁾ N. Knipowitsch, Beiträge zur Kenntniss der Gruppe *Ascothoracida*, Petersburg 1892, sowie als vorläufige Mittheilung im Biologischen Centralbl. Bd. X, 1891.

liegen, finden sich innerhalb der symmetrisch zweiklappigen Schale ausser den Haftantennen und den zu einem langen Saugrohre ausgezogenen Mundtheilen, die cyclopsähnlichen Bewegungspaare des Thorax, jedoch in verminderter Zahl, indem das vordere der 6 rudersfüssähnlichen Paare, welches ich auf das zweite Maxillarfusspaar der Copepoden bezogen habe, fehlt, und nur die fünf Paare Rudersfüsse vorhanden sind. Auf das letzte derselben folgt das erste grosse Segment des Copepoden-ähnlich gegliederten Abdomens, welches von Knipowitsch auch als 6. Thoracalsegment gedeutet wurde. Indessen beweist die an demselben entspringende Penis-erhebung, dass es sich um das auch bei den Lepaden- und Balanidenlarven in gleicher Weise vorhandene erste Segment oder Genitalsegment des Abdomens handelt und dass die an den vorausgehenden Segmenten vorhandenen Fusspaare den 5 Rudersfüsspaaren der Copepoden entsprechen, demnach das zweite Maxillarfusspaar in Wegfall gekommen ist (vgl. Knipowitsch, l. c. Taf. I, Fig. 34). Da Knipowitsch das Genitalsegment mit der Penisanlage unrichtiger Weise noch auf den Thorax bezieht und dasselbe als 6. oder letztes Thoracalsegment betrachtet, verringert er dementsprechend die Zahl der Abdominalsegmente um dieses Segment und bezeichnet das Abdomen viergliedrig anstatt fünfgliedrig.

Auf die beiden merkwürdigen Gattungen *Synagoga*¹⁾ (*mira*) und *Petrarca*²⁾ (*bathyaetidis*), deren Mantelklappen unverwachsen bleiben und von denen die erstere als Ektoparasit die zweiästigen borstentragenden Schwimmfüsse nicht rückbildet, gehe ich hier nicht näher ein, da das, was über dieselben bekannt geworden ist (Norman, Fowler), der gegebenen Zurückführung nicht widerspricht.

Wien, im Mai 1895.

¹⁾ Normann, Report of the British Association 1888.

²⁾ G. H. Fowler, A Remarkable Crustacean Parasite and its bearing on the phylogeny of the Entomostraca. Quarterly Journal of Microscopical Science. Juli 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Naupliuslarve von *Calanella* in seitlicher Lage. Camera-Zeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tubus. Vergrößerung 150:1. *DO* Anlage des dorsalen Augenpaares. *G* Gehirn, *MA'* Muskeln des ersten, zur vorderen Antenne werdenden Gliedmassenpaares. *MA''* Muskeln des zweiten Gliedmassenpaares. *MMdf* Muskeln der Mandibulargliedmasse. *Mx'* Anlage der Maxille. *Mxf' = Mx''* Anlage des äusseren Maxillarfusses (zweite Maxille). *Gz* Genitalzellen. *Af* Afteröffnung.

Fig. 2. Hinterer Abschnitt des Vorderkörpers und Hinterkörpers einer vorgeschritteneren Naupliuslarve in seitlicher Lage unter derselben Vergrößerung wie Fig. 1. *Mx'* Maxille als äussere Gliedmasse. *MMx'* Muskeln derselben. *Mx''* Anlage des zweiten oder inneren Maxillarfusses. *F'* Anlage des ersten, *F''* Anlage des zweiten Ruderfusses. *D* Darmcanal. Bedeutung der übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

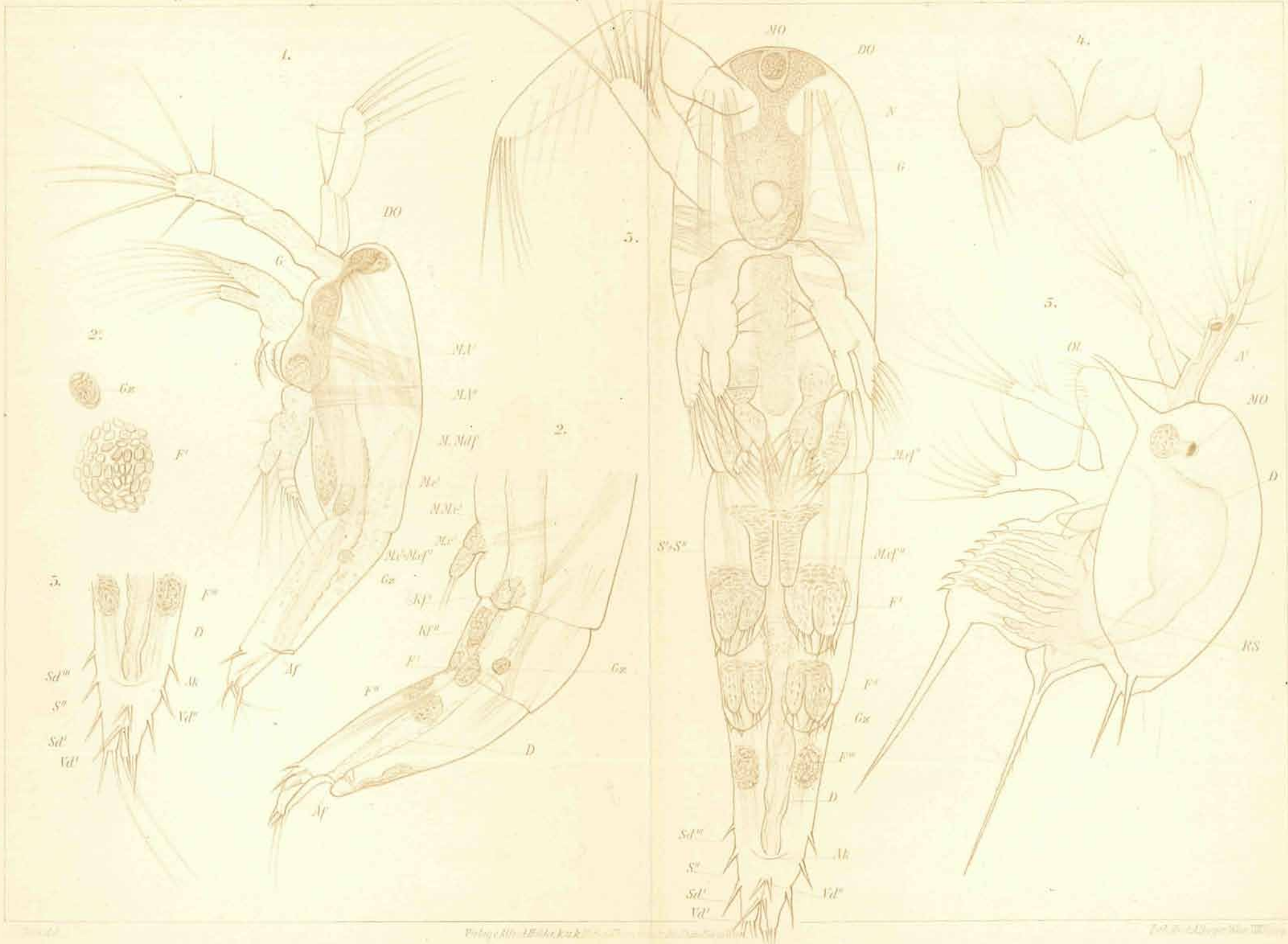
Fig. 2'. Der Zellenhaufen, welcher die Anlage des ersten Ruderfusses (*F'*) bildet nebst Genitalzelle (*Gz*) unter stärkerer Vergrößerung.

Fig. 3. Metanaupliusform in ventraler Ansicht. Camera-Zeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tubus. Vergrößerung 150:1. *MO* Medianauge. *F'''* Anlage des dritten Ruderfusspaares. *Ak* Lage der Afterklappe. *Sd' S'' S'''* Die drei Paare seitlicher Dornen am Furcalende des Leibes. *Vd' Vd''* Die beiden ventralen Dornen an der Medialseite der Furcalglieder. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 2.

Fig. 3'. Das Hinterleibsende derselben Larve mit den Furcalästen, deren Dornen und Endborsten.

Fig. 4. Viertes Gliedmassenpaar der Metanaupliuslarve von *Balanus* mit der medialen Zwischenanlage eines fünften dem vorderen Maxillarfusse der Copepoden entsprechenden Gliedmasse. Diese Gliedmassenanlagen werden zur Innenmaxille oder Unterlippe des Cirripeds. Aeltere Zeichnung.

Fig. 5. In der Häutung begriffene Metanaupliuslarve eines Cirripeds in seitlicher Darstellung mit der umschlossenen Larve des Cyprisstadiums. Aeltere Zeichnung. *RS* Rand des Rückenschildes. *A'* Vordere Antenne. *O* Oberlippe.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [11_1](#)

Autor(en)/Author(s): Claus Carl [Karl] Friedrich Wilhelm

Artikel/Article: [Ueber die Maxillarflüsse der Copepoden und die morphologische Deutung der Cirripeden-Gliedmassen. 49-64](#)