

Studien über parasitische Copepoden.

Von

Wladimir Schimkewitsch

(St. Petersburg).

Mit Tafel XIV—XVI und 1 Figur im Text.

I. Die ersten Entwicklungsstadien.

Schon seit einigen Jahren bin ich in Gemeinschaft mit meinem Kollegen Herrn D. D. PEDASCHENKO mit der Untersuchung der Embryonalentwicklung der parasitischen Copepoden beschäftigt. Von dem genannten Herrn wird zur Zeit eine Arbeit über die Entwicklung von *Lernaea branchialis* L. zum Drucke vorbereitet, auf die ich öfters in den nächstfolgenden Seiten Bezug zu nehmen die Gelegenheit haben werde. Im Jahre 1889 veröffentlichte ich in russischer Sprache (89) eine kleine Abhandlung über die Entwicklung von *Enteropsis dubius* Schimk. und *Tracheliastes* sp., auf die ich mich ebenfalls öfters beziehen werde; ich muss aber schon jetzt im Voraus gestehen, dass einige Thatsachen, welche ich in dieser Abhandlung anführte, jetzt für mich nach dem Vergleiche mit anderen Copepoden in einem ganz anderen Lichte erscheinen.

In der vorliegenden Arbeit bespreche ich — außer den eben erwähnten Arten — die Entwicklung von *Chondracanthus gibbosus* Kr., *Ch. merlucci* Holt., *Notopterophorus* (*Doropygus*) *gibber* Thor. und *N. papilio* Hesse. Es sei erwähnt, dass *Notopterophorus gibber* und *N. papilio*, welche so weit von einander entfernte Formen vorstellen, dass sie vor den Untersuchungen GIESBRECHT's (82c) sogar für Repräsentanten zweier verschiedener Genera angesehen wurden, in ihrer Entwicklung die größte Ähnlichkeit aufweisen. Einerseits spricht dieses für die nahe Verwandtschaft dieser Arten, welche schon von GIESBRECHT auf Grund

morphologischer Charaktere festgestellt wurde, andererseits aber kann es auch durch gleiche äußere Entwicklungsbedingungen erklärt werden: die Eier der einen, sowie der anderen Art entwickeln sich im Uterus. Es scheint überhaupt die Lage der Eier bei den parasitischen Copepoden einen großen Einfluss auf die Entwicklung auszuüben.

Die in einer Reihe hinter einander in dem Eiersacke liegenden Eier (wie bei *Lernaea*) weisen eine ganz andere Lage des Embryos und einige grundverschiedene Charakterzüge der Entwicklung auf, im Vergleiche mit den Eiern, welche, wie bei *Tracheliastes*, in mehreren peripherischen Längsreihen angeordnet sind (Fig. 34); auf dieselbe Weise unterscheiden sich auch bedeutend durch ihre Entwicklung von den beiden erwähnten Formen diejenigen Eier, welche ohne jegliche Ordnung in dem Eiersacke liegen (bei *Chondracanthus*). Obleich mir nur eine kleine Anzahl von Eiern von *Ch. triglae* Nord. zur Verfügung stand, so kann ich doch behaupten, dass die Embryonalentwicklung dieser Art, bei welcher die Eier regelmäßig nur in wenigen Reihen angeordnet sind, sich bedeutend von der Entwicklung aller anderen Arten unterscheidet.

Die Anordnung der Eier hängt wahrscheinlich auch von ihrer Größe ab, welche wiederum in einem sehr bedeutenden Grade von der Menge des Nahrungsdotters abhängig ist. Auf diese Weise bestimmen theilweise die Quantität des Nahrungsdotters und die Verhältnisse des gegenseitigen Druckes der Eier ihren Entwicklungscharakter. Vielleicht ist auch in diesen Verhältnissen die Erklärung jener Thatsache zu suchen, dass alle Embryonen der einen Längsreihe eines mehrreihigen Sackes, so wie auch alle Embryonen eines einreihigen Sackes in Bezug zu den Eiachsen immer eine und dieselbe Lage behalten.

Das Material wurde von mir theilweise auf den zoologischen Stationen zu Neapel (1889 und 1891) und zu Villafranca (1891), theilweise auf der zoologischen Station zu Ssolowetzk am Weißen Meere gesammelt. Einen kleineren Theil davon habe ich von den Herren Professoren J. SPENGLER und P. MITROFANOFF bekommen, denen ich hiermit meinen innigsten Dank ausspreche.

Meistentheils wurde das Material mit einer heißen Sublimatlösung, mit LANG'S Flüssigkeit und in der letzten Zeit mit Sublimat-Eisessig (1:1 Gemisch) bearbeitet. Für Schnitte entfernte ich gewöhnlich die Eisackmembran, welche überhaupt sehr leicht abgenommen werden kann. Außerdem ist aber sowohl bei

den Formen, welche die Eier in den Säcken tragen, wie auch bei denjenigen, welche sie im Uterus behalten, jedes Ei noch mit einer eigenen Eihülle bedeckt. Diese verwächst manchmal mit der Eisackmembran (wie bei *Lernaea*), ist aber größtentheils von ihr getrennt. Die Eihülle, sowie auch die unter ihr sich befindende Dotterhaut beeinträchtigen nicht im geringsten weder die Färbung noch andere Manipulationen.

Eifurchung.

Bei *Chondracanthus gibbosus* ist der männliche Kern viel kleiner als der weibliche. Beide enthalten außer Chromosomen noch eine Chromatinanhäufung (Fig. 1), welche wahrscheinlich dem von HÄCKER (92e) in den Eiern der freilebenden Copepoden beschriebenen »Kernkörper« entspricht. Sobald sich der männliche Kern dem weiblichen genähert hat, legt er sich demselben an und bekommt eine sichelförmige Gestalt (Fig. 2). Darauf beginnt der männliche Kern in die Breite zu wachsen, und indem sich sein Volumen vergrößert, ändert er auch zu gleicher Zeit seine Gestalt: aus einem sichelförmigen Gebilde wird er zu einem Kugelsegment, und die gemeinsame, an der Berührungsstelle des männlichen und weiblichen Kernes entstandene Wandung erscheint jetzt nicht konkav an der Seite des weiblichen Kernes, sondern eben (Fig. 3). Eine Vereinigung der beiden Kerne scheint nicht nur beim Auftreten der ersten, sondern auch der zweiten Querfurche nicht stattzufinden. In Fig. 4 ist ein Blastomer eines Eies abgebildet, welches zur Theilung in vier Blastomere vorbereitet ist. Beide Kerne sind ihrer Größe nach ganz gleich und es ist nicht mehr möglich zu entscheiden, welcher von ihnen der männliche und welcher der weibliche ist; eine Wandung zwischen den beiden ist jedoch ganz deutlich zu bemerken. Das an der Seite sich befindende Centrosoma hat sich, der Anordnung des Eiplasmas nach, wahrscheinlich in zwei Hälften getheilt. In gleicher Weise vereinigen sich auch bei den freilebenden Copepoden die beiden Kerne nicht, wie es von HÄCKER (92e) nachgewiesen wurde.

Die Eifurchung bei *Chondracanthus gibbosus* und *Ch. merlucci* ist, wie es schon VAN BENEDEN (70b) und BESSELS (70c) bei einigen anderen Arten dieser Gattung beobachtet haben, eine totale (Fig. 5 und 6). Doch ist, wie es scheint, die Furchung bei *Ch. merlucci* nicht vollkommen äqual, da die unteren Blastomere auf dem achtzelligen Stadium etwas größer als die oberen sind. Die von

mir beobachteten Thatsachen stimmen bezüglich der Endresultate der Eifurchung mit denjenigen der oben genannten Autoren nicht überein. VAN BENEDEN und BESSELS behaupten, dass wir nach der Furchung ein Stadium haben, in welchem die Anlage aus pyramidalen Zellen mit Zellkernen an der Peripherie und dem Eidotter im Centrum besteht. Nach meinen Präparaten aber befindet sich bei *Ch. gibbosus* und *Ch. merlucci* (Fig. 11) im Centrum eines solchen Stadiums ein deutliches Blastocoel, welches gar keinen Dotter enthält. Übrigens sind ja die Beobachtungen von VAN BENEDEN und BESSELS an *Ch. triglae* gemacht, dessen Eier viel reicher an Dotter sind und eine ganz andere Anordnung in den Eisäcken haben, so dass es leicht möglich ist, dass bei dieser Art das Blastocoel sehr früh mit dem Dotter ausgefüllt wird. Bei *Ch. merlucci* kann an dem achtzelligen Stadium noch keine Spur eines Blastocoels (Fig. 7) wahrgenommen werden.

Den zweiten Furchungstypus beobachtete ich an beiden Arten von *Notopterochorus* (*N. gibber* und *N. sp.*). Zuerst theilt sich hier das Ei total in zwei und vier Blastomere (Fig. 44 und 45), in dem achtzelligen Stadium aber kommt hier schon eine deutliche Furchungshöhle und in ihr eine sehr kleine Anhäufung von Dotter zum Vorschein. Sodann nimmt die in der Furchungshöhle vorhandene Dottermasse zu (Fig. 47) und endlich wird von dem Dotter die ganze Höhle erfüllt. Später gelangen die Kerne der pyramidalen Furchungszellen, welche noch lange im Laufe der weiteren Entwicklung erhalten bleiben, an die Peripherie und werden sammt der sie umgebenden Plasmaschicht zu selbständigen, hellen und ziemlich großen Blastodermzellen (Fig. 48). Dieser Übergang von einer totalen Furchung zu einer superficiellen kann auch sehr gut an den Eiern von *Enteropsis dubius* beobachtet werden. Fig. 36, 37 und 38 stellen drei auf einander folgende Furchungsstadien von *Enteropsis dubius* dar; sein Furchungsprocess gehört zu demselben Typus wie die Furchung von *Notopterochorus*. Wenn wir Fig. 36 und 37 mit einander vergleichen, so sehen wir, dass in dem ersten Falle die peripherischen Furchungszellen, welche noch ihre pyramidenförmige Gestalt behalten haben, bedeutend größer, die Centralanhäufung dagegen viel kleiner erscheint als in dem zweiten. In Fig. 38 sind endlich die Plasmaanhäufungen vollkommen abgesondert und im Begriff die Gestalt gewöhnlicher Blastodermzellen anzunehmen und das Eicentrum ist von einer dichten Dottermasse erfüllt; dabei verschwinden die Grenzen der einzelnen Pyra-

miden beinahe vollkommen. Es ist klar, dass hier bei jeder Theilung der peripherischen Furchungszellen ein gewisser Theil des Dotters in die Centralhöhlung abgeschieden wird, wogegen in anderen Fällen bei den Crustaceen, bei dem ähnlichen Übergange der totalen Furchung in eine superficielle, eine Verschmelzung der inneren Theile der Pyramiden wahrzunehmen ist.

Den dritten Furchungstypus beobachten wir an der Gattung *Lernaea*. Nach den Untersuchungen von PEDASCHENKO trennen sich bei dieser Form (Fig. I) von dem einen Makromer, welches den Dotter enthält, einige Mikromere ab, eines hinter dem

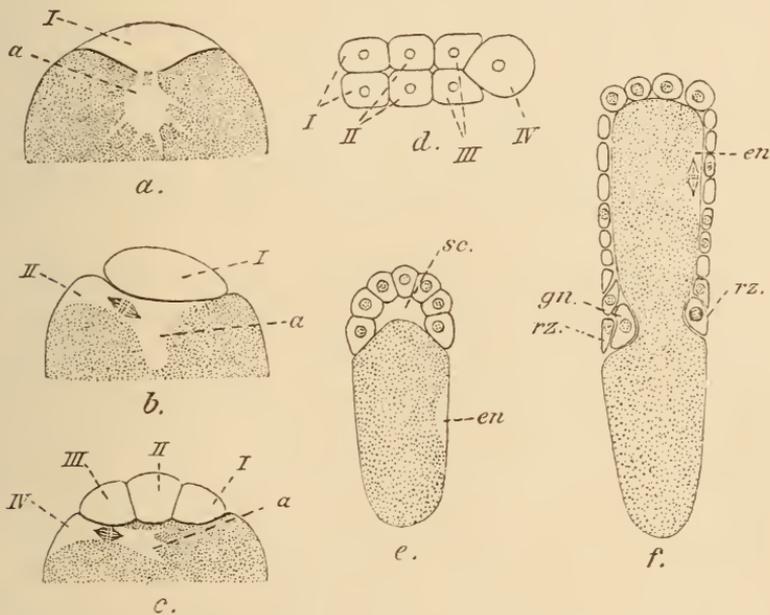


Fig. I. Schematische Darstellung der ersten Entwicklungsstadien von *Lernaea branchialis* L. nach PEDASCHENKO. *a*, Ei in Zweitheilung begriffen; *b*, Absonderung des zweiten Mikromers; *c*, Absonderung des vierten Mikromers; *d*, achtzelliges Stadium (das Makromer mitgezählt) von oben gesehen; *e*, Blastulastadium im Sagittalschnitte; *f*, Gastrulastadium im Sagittalschnitte; *sc*, Furchungshöhle; *en*, Entoderm; *gn*, Genitalzellen *rz*, Randzellen der äußeren Schicht; *a*, Makromer; I-IV, Mikromeren.

anderen, von denen sich ein jedes theilt und einem Paare bei einander liegender Mikromere den Ursprung giebt (*a*, *b*, *c*, *d*). Zwischen dem Makromer und den Mikromeren, die anfänglich an einem Pole des Makromers gelegen sind, befindet sich ein deutliches Blastocöl (*e*). Sodann umwachsen die Mikromere das Makromer, welches das zukünftige Entoderm bildet (*f*).

Den vierten Furchungstypus habe ich endlich bei *Tracheliastes* beobachtet. Hier befindet sich im Centrum des in Furchung

begriffenen Eies eine plasmatische, mit einem Kerne versehene Masse, von der sich neue Plasmaanhäufungen abtrennen, welche an die Peripherie gelangen (Fig. 34 und 35). Diese Gebilde richten sich sowohl nach jener Seite des Eies, mit welcher es der äußeren Eiersackhülle zugekehrt ist, wie auch nach den Wandungen hin, mit denen die Eier sich gegenseitig berühren¹. Einzelnen Bildern nach ist es möglich, dass diese Anhäufungen sich noch vor dem Auftreten an der Peripherie theilen. Im Grunde genommen stellt der Furchungsprocess von *Tracheliastes* eine Modifikation desjenigen von *Lernaea* vor, mit dem Unterschiede aber, dass alle sich neu bildenden Plasmaanhäufungen sich nicht als Mikromere differenzieren, sondern an der Peripherie des Eies bleiben und sein Blastoderm bilden. Sodann findet eine Zusammenziehung des Blastoderms auf der Bauchseite des Eies statt, mit welcher es im Eisansack nach außen gekehrt ist. Leider standen mir keine weiteren Stadien von *Tracheliastes*-Eiern zur Verfügung, es ist aber sehr wahrscheinlich, dass *Tracheliastes* eben so wie *Lernaea* eine epibolische Gastrulation aufweist.

Danach ist einigen Copepoda parasita eine totale und beinahe äquale Furchung eigen (*Chondracanthus gibbosus* und *merlucci*), wogegen den anderen (wie z. B. *Ch. triglae*, *Notopterophorus*, *Enteropsis dubius* und wahrscheinlich mehreren anderen) anfänglich eine totale Furchung, die später zu einer superficiellen wird; den dritten, wie *Lernaea* und auch wahrscheinlich einer ganzen Reihe von Formen, denen die früheren Forscher eine superficielle Furchung zuschrieben, eine inäquale aber auch totale Furchung, wobei einige von den Mikromeren das Entoderm bilden; den vierten endlich, wie *Tracheliastes*, eine Furchung, die theilweise der eigentlichen superficiellen Furchung nahe steht, sich aber dadurch von ihr unterscheidet, dass im Eicentrum ein einziger Plasmahof zurückbleibt, welcher dem Makromer des dritten Furchungstypus entspricht und von sich peripherische, Blastoderm bildende, Plasmahöfe absehnürt. Eine totale Furchung, welche zur Bildung einer *Coeloblastula* führt, ist nach den neueren For-

¹ Diese Erscheinung wäre ganz unerklärlich, wenn das Strömen dieser Gebilde zur Peripherie ausschließlich nur durch oxygenotaxische Eigenschaften derselben bedingt wäre, wie es HERBST (94c, p. 756) voraussetzen bereit ist. Denn in diesem Falle müssten ja alle neugebildeten Plasmahöfe zu der äußeren Wand des Eiersackes hinziehen, wo die Oxydationsbedingungen wohl die günstigsten sind.

schungen BRAUER's (92b) auch Branchipus eigen (vgl. auch LUCIFER, S2a).

Was den dritten Typus betrifft, so kann er, wie es schon von PEDASCHENKO bemerkt wurde, mit dem Furchungsprocess von Cirripedia¹ nach NASSONOW (53) analogisirt werden; und wenn man ihn mit den Angaben von GROOM (94b) vergleicht, so fällt es nicht schwer sich zu überzeugen, dass diese Ähnlichkeit auch auf den weiteren Entwicklungsstadien ersichtlich ist, nur mit dem Unterschiede, dass das Centralmakromer bei Lernaea, in Folge der Überfüllung mit Dotter, vollkommen ungefurcht bleibt, wogegen es sich bei den Cirripedien furcht. Von diesem Gesichtspunkte aus nimmt Lernaea eine vermittelnde Stellung zwischen Cirripedien und Tracheliastes ein, bei welchem sich der Eidotter gar nicht furcht.

Ein zweiter Unterschied zwischen diesen Copepoden und den Cirripedien besteht darin, dass bei den letzteren das größere Makromer nicht nur Ektodermelemente, sondern auch Mesodermelemente einschließt, wogegen bei Lernaea die Mesodermelemente in das Blastoderm und nicht in das innere Makromer eingeschlossen sind.

Zum Schlusse will ich noch auf einige Anomalien hinweisen. Da die Eier von Chondracanthus ohne irgend welche Ordnung in dem Eisack liegen, so befinden sie sich, augenscheinlich in höchst verschiedenartigen Druckbedingungen, was auch ziemlich oft Anomalien hervorruft, von denen einige auf Fig. 8, 9 und 10 abgebildet sind. Auf Fig. 8 und 9 sieht man, dass ein großer Theil des Eiplasmas ungefurcht blieb. Auf Fig. 10 ist ein Ei abgebildet, bei welchem die Furchung augenscheinlich ungleichmäßig und unregelmäßig verlief. Wahrscheinlich entwickeln sich diese Eier auf den späteren Stadien nicht weiter. Am meisten erinnern diese Missbildungen an diejenige, welche EISMOND (92a) an den in kleinen Haufen liegenden und durch gegenseitigen Druck in derselben Weise in ihrer Entwicklung gehemmten Eier von *Toxopneustes lividus* beobachtete. In den Eisäcken von *Enteropsis*, welche im Aquarium lagen, entwickelte sich nur ein unansehnlicher Theil der Eier, während die meisten in ihrer Entwicklung stehen blieben, obwohl die vom Plasma umgebenen Eikerne am Leben waren und verschiedene Fragmentationserscheinungen darstellten.

¹ Und ebenfalls mit demjenigen von *Laura Gerardiae* Lac. Duth., nach KNIPOWITSCH (92f), und *Sacculina*, nach VAN BENEDEN (70) und KOSSMANN (KORSCHULT und HEIDER, Lehrb. der vergl. Entwickl. 1890. p. 316).

Keimblätterbildung.

Auf diese Weise erscheint bei den meisten Copepoda parasita als Endresultat der Eifurchung eine Steroblastula mit einem von Eidotter erfüllten und manchmal eine deutliche Eintheilung in pyramidenartige Abschnitte enthaltenden Blastocoel und nur in seltenen Fällen — eine Coeloblastula. Von diesen letzten Fällen wollen wir nun aber ausgehen, da wir hier bei der Anwesenheit einer sehr geringen Quantität des Nahrungsdotters einen ursprünglichen Entwicklungstypus erwarten können.

Bei *Chondracanthus merlucci* beginnt die Gastrulation mit der Einsenkung zweier mehr oder minder symmetrisch liegender Zellen in das Blastocoel, was an horizontalen Schnitten zu sehen ist (Fig. 14). Mit ihren äußeren Enden ragen diese Zellen an der Peripherie des Eies hervor; diese Enden liegen aber etwas niedriger als das Niveau aller übrigen Zellen, wie das an Frontalschnitten (Fig. 13) zu sehen ist, und diese Vertiefung ist die Blastoporusanlage (*bl*). Sodann senkt sich noch ein Zellenpaar ein, welches vor dem ersten liegt (Fig. 12), und später noch ein folgendes, wobei es manchmal vorkommt, dass der Einsenkung der Zelle der einen Seite die Einsenkung der Zelle der anderen Seite vorausgeht (Fig. 15 und 16); endlich senkt sich noch ein vorn liegendes viertes Zellenpaar ein (Fig. 17). Die inneren Zellen, welche näher dem hinteren Ende liegen, sind größer als die Zellen, welche dem vorderen Ende näher sind. Dieser Unterschied wird auch einige Zeit hindurch im Laufe der folgenden Entwicklung beibehalten (Fig. 22 und 23). An Sagittalschnitten (Fig. 22) und Frontalschnitten (Fig. 21) der vollkommen entwickelten Gastrula von *Ch. gibbosus* kann man sehen, dass die eingesenkten Zellen dennoch mit ihren Enden hervorragen, und diese Enden bilden den Boden des etwas vergrößerten Grübchens des Blastoporus (*bl*). Darauf senken sich die Zellen ein, welche den Blastoporus von den Seiten und von hinten umgeben, wie es auf Fig. 21, 22 und 23 abgebildet ist. Diese Zellen umgeben in der Gestalt eines unvollständigen Ringes von hinten und von den Seiten die paarweise angeordneten größeren Zellen. Es senken sich, wie es scheint, nicht eine, sondern mehrere von den Zellenreihen ein (Fig. 21), die den Blastoporus umgeben, die Zellen aber der den Centralzellen näheren Reihen senken sich verhältnismäßig tief ein, die Zellen der entfernteren Reihen dagegen auf eine geringere Tiefe, so dass an den Horizontalschnitten (Fig. 23) der von den kleineren Zellen gebildete Ring anfänglich einschichtig erscheint.

Karyokinetische Figuren sind in diesen Zellen eben so wie in den Centralzellen nicht zu bemerken, wogegen die äußeren Gastrulazellen sich ziemlich energisch theilen (Fig. 12). Jedenfalls sind die inneren Gastrulazellen anfänglich streng symmetrisch gelagert (Fig. 22). Die centralen paarweise angeordneten Zellen stellen das Entoderm, der sie umgebende peripherische Ring das Mesoderm dar. Leider war ich nicht im Stande die Entstehung der Genitalzellen bei *Chondracanthus* aufzuklären. Bei den anderen parasitischen Copepoden entstehen sie ziemlich früh, bei ihnen unterscheiden sie sich aber leicht durch ihren eigenartigen Habitus, bei *Chondracanthus* dagegen können sie, wenn sie auch vorhanden sind, ihrem Aussehen nach wenigstens an dem konservirten Materiale von den anderen Zellen nicht unterschieden werden.

Während der weiteren Entwicklung wird der Mesodermring zweischichtig (Fig. 24), und endlich in Folge der Zellvermehrung mehrschichtig (Fig. 26); auf dieselbe Weise vermehren sich auch die Entodermzellen (Fig. 25 und 26). Bei dem vollständig entwickelten Nauplius behalten sie eine symmetrische Lagerung; bei der Betrachtung von der Bauchseite oder von der Rückenseite scheinen sie in zwei Längsreihen angeordnet, die aus einer kleinen Anzahl von Zellen gebildet sind, und an den Querschnitten sieht man, dass jede Seite des Naupliusentoderms aus drei bis vier über einander liegenden Zellenreihen besteht. Die Kerne dieser Zellen liegen an ihrem inneren Rande und oft in den Winkeln derselben; ein Unterschied in der Größe der vorderen und der hinteren Zellen ist nicht mehr zu beobachten. Nach der Analogie mit *Notopterophorus* liegt der Blastoporus hier wahrscheinlich an dem hinteren Körperende.

Den geschilderten Gastrulationsprocess halte ich für den normalen; daneben treten aber auch mehrere durch den gegenseitigen Druck der Eier hervorgerufene Abweichungen auf. Die Natur scheint hier selbst experimentiren zu wollen. Die wichtigste Abweichung, welche bei *Chondracanthus merlucci* beobachtet wurde, besteht darin, dass anstatt zwei Reihen von Entodermzellen nur eine Reihe sich einsenkte (Fig. 18 und 19). Später theilt sich wahrscheinlich jede Zelle einer solchen an ihrem Ende aus vier Zellen bestehender Reihe in zwei, eine linke und eine rechte Zelle, und es wird dadurch der Unterschied zwischen der normalen und der anormalen Entwicklungsweise ausgeglichen. Diese Abweichung scheint in dem Falle stattzufinden, wenn das Ei von den Seiten zusammengedrückt ist. Indem die Zellen des künftigen Entoderms den Seitendruck er-

leiden, sind sie nicht im Stande, laut dem von O. HERTWIG formulirten Principe, in der Seitenrichtung sich zu theilen. Wenn die Theilung auch stattfindet, so kann sie entweder in der Richtung der künftigen Längsachse des Embryos vor sich gehen, oder die Theilung muss in Stockung gerathen.

Außer dieser Anomalie habe ich noch einen eigenthümlichen Gastrulationsmodus beobachtet, welcher auf Fig. 20 im Sagittalschnitte abgebildet ist. Im Grunde genommen können auch hier große Entodermzellen und hinter ihnen liegende kleinere Mesodermzellen unterschieden werden, die letzteren scheinen hier aber so gelagert zu sein, als ob sie durch die Theilung einiger peripherischer Zellen entstanden sind, und erscheinen von Anfang an in zwei Schichten angeordnet. Im Eicentrum hat sich noch das Blastocoel erhalten (*sc*). Das Ei machte den Eindruck, vollkommen gesund zu sein, es scheint mir aber, dass es doch zu sehr von den normalen Anlagen abweicht, um sich weiter entwickeln zu können.

Somit kann aus diesen Abweichungen geschlossen werden, dass nicht nur die Eifurchung, sondern selbst die Gastrulation der Anlage direkt von den Bedingungen des Druckes abhängig ist, und dass die durch den Druck bedingten Abweichungen scheinbar auch bei vollkommen natürlichen Bedingungen vorkommen und manchmal die weitere Entwicklung in keiner Weise verhindern können.

Ich wende mich nun zur Gastrulation von *Notopterophorus* (*Doropygus*) *gibber* und *N. papilio*; es sei schon im Voraus bemerkt, dass dieser Process bei den beiden Arten, obgleich sie so weit von einander entfernt sind, vollkommen in derselben Weise verläuft.

Es beginnt auch hier, wie bei *Chondracanthus*, die Gastrulation damit, dass ein Zellenpaar sich einsenkt. Es ist aber sehr leicht möglich, dass diese Zellen durch Theilung einer einzigen entstanden sind. Sie wachsen in die Breite, indem sie sich von dem Dotter ernähren, und sondern sehr bald an ihrem Vorderende ein Paar kleinere und ebenfalls symmetrisch gelagerte Zellen ab, die sich oberhalb des Blastoderms legen. Fig. 49 stellt einen Sagittalschnitt durch das Ei in diesem Stadium dar: vorn hat sich schon eine Zelle abgetrennt, die hintere aber befindet sich noch im Stadium der Absonderung einer solchen neuen Zelle. Sodann theilt sich auch das vordere Paar (Fig. 55), so dass wir im Ganzen

anfänglich, wie bei *Chondracanthus*, acht Paar Entodermzellen haben (Fig. 51a); dabei sind die vier hinteren Zellen größer und ragen zuerst mit ihren oberen Enden an der Peripherie des Eies hervor, wogegen die inneren Zellgrenzen undeutlich sind, da die Zellen wahrscheinlich Dotterelemente einnehmen (Fig. 51a und 52a). Wenn die beiden hinteren Paare sich einzusenken beginnen, so ist zwischen ihnen eine Vertiefung (Fig. 50a und 52b) zu bemerken, von welcher aus nach verschiedenen Seiten Striche abgehen. Diese Vertiefung ist nichts Anderes als der Blastoporus (bl), und die Striche stellen wahrscheinlich Falten des zusammengeschrumpften peripherischen Zellenplasmas vor, welche in dicken Schnitten erscheinen. Auf diese Weise besteht die Entodermanlage aus vier Paar Zellen. Außer den Entodermzellen senken sich in den Dotter noch zwei Blastodermzellen ein, welche unmittelbar vor dem zweiten (von vorn nach hinten gezählt) Paare der Entodermzellen liegen. Fig. 51a und b stellen zwei Sagittalschnitte eines und desselben Eies von *Notopterophorus gibber* dar: auf der einen Seite befindet sich diese Zelle (gn) noch auf der Peripherie, auf der anderen Seite aber (Fig. 51b) hat sich die entsprechende Zelle schon in den Dotter eingesenkt; eine solche Verspätung der einen Seite habe ich mehrmals beobachtet, kann aber dennoch nicht sagen, in wie weit diese Erscheinung normal ist. Der Nucleus dieser Zelle ist leicht an seiner Größe und an seinem blasigen Aussehen erkenntlich, das Chromatin ist in ihm an seiner Peripherie gelagert, und in der Höhlung des Nucleus ist ein Nucleolus zu bemerken. Nach der Einsenkung der Zellen in den Dotter sind ihre Kontouren schon sehr undeutlich, und es scheint, dass man vor sich freie Nuclei hat, die auch ihrer bedeutenden Größe halber leicht für Zellen gehalten werden können. Im Laufe der weiteren Entwicklung lagern sich diese Zellen an der Grenze zwischen dem dritten und dem vierten Paare der Entodermzellen (Fig. 52c und 55). Sie stellen die Genitalzellen vor und wurden von PEDASCHENKO (93b) bei *Lernaea* gefunden (Fig. I gn, p. 343); er hielt sie anfänglich für Urmesodermzellen, und überzeugte sich später, dass sie in der That Genitalzellen sind. Um nicht auf diese Zellen später wiederum zurückzukehren, will ich hier schon von ihrem weiteren Geschehliche einige Worte sagen. Sie können leicht beim Embryo mit abgesondertem Kopf- und Schwanzlappen bemerkt werden, es treten hier aber ihrer schon vier hervor. Bei *N. papilio* sind sie dabei manchmal ziemlich tief in den Dotter eingesenkt (Fig. 61) und lagern sich

als ein Zellenhaufen nach innen von der Entodermischiebt. Später liegen sie an der Rückenfläche des Schwanzlappens, ein Paar links und ein Paar rechts (Fig. 33c) zwischen den Mesoderm- und Entodermzellen. PEDASCHENKO konnte an *Lernaea* verfolgen, wie diese Zellen auf Grund des beständigen Wachstums an dem hinteren Körperende aller drei Keimblätter allmählich nach vorn verschoben wurden und sich später oberhalb der Bauchganglienanlage kreuzartig lagerten, um nachher an die Seiten des Embryos zu gelangen und dort den Geschlechtsorganen den Ursprung zu geben.

Die Keimblätterbildung bei *Enteropsis* an der Hand von Schnitten aufzuklären war ich nicht im Stande, aber nach den Präparaten in toto scheint dieser Process auf eine ziemlich ähnliche Weise wie bei *Notopterophorus* zu verlaufen. Es können wenigstens immer an dem Hinterende größere Entodermzellen und eine sie umgebende Zellenmasse unterschieden werden.

Ich gehe nun zur Bildung des mittleren Keimblattes über, die wiederum bei den beiden untersuchten Formen (*N. gibber* und *papilio*) auf eine entschieden ähnliche Weise verläuft. Auf Fig. 53 sind an den Seiten des hinteren Paares der Entodermzellen sich in den Dotter einsenkende kleine Blastodermzellen zu sehen. Fig. 54, welche einen etwas schiefen und die beiden hinteren Paare der Entodermzellen berührenden Frontalschnitt vorstellt, zeigt uns, dass sich in den Dotter nicht nur eine der Entodermanlage näherliegende Zellenreihe einsenkt, sondern jederseits mehrere solche Zellenreihen. Endlich ist auf Fig. 55 zu sehen, dass ein solcher Process auf der Hinterseite der Entodermanlage stattfindet. Mit anderen Worten, das Mesoderm entsteht bei *Notopterophorus* eben so wie das Mesoderm von *Chondracanthus* durch Vertiefung der an den Seiten und hinten von der Entodermanlage liegenden Zellen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung lagern sich die inneren Keimschichten oberhalb der ektodermalen Verdickung des Schwanztheiles auf folgende Weise: näher zum Hinterende liegen große Entodermzellen, welche ihre symmetrische Anordnung noch behalten haben (Fig. 56a), etwas mehr nach vorn zwischen Entoderm und Ektoderm liegen die Mesodermzellen (Fig. 56b), und endlich noch weiter nach vorn (Fig. 56c) sehen wir nur die Mesodermzellen allein. Noch später (Fig. 57b und a) sind die Entodermzellen schon in vier oder mehr Längsreihen gelagert (Fig. 57b) und dem Vorderende näher liegen sie schon an den Seiten des Embryos (Fig. 57a). Hinten

(Fig. 56 *b*) finden wir auch ziemlich große Mesodermzellen, die ziemlich regelmäßig gelagert sind. Es gelang mir nicht in Folge der Kleinheit des Objekts und dessen Undurchsichtigkeit mit genügender Deutlichkeit die seriale Anordnung der Mesodermzellen im Hintertheile des Embryos festzustellen, jedoch halte ich eine solche Anordnung für sehr wahrscheinlich. Und es scheint mir dies desto eher möglich zu sein, da wir eine seriale Anordnung der Zellen im Entoderm, und, wie wir weiter sehen werden, auch im Ektoderm antreffen.

Es möge noch eine Eigenthümlichkeit in der Anordnung des Mesoderms hier erwähnt werden, nämlich, dass die direkt dem Dotter anliegenden Zellen eine ausgestreckte und plattgedrückte Form annehmen. Auf dieselbe Weise nehmen, wenn bereits die Extremitäten von Nauplius aufgetreten sind, auch die unter ihnen sich anhäufenden großen Mesodermzellen, welche unmittelbar dem Dotter anliegen, eine plattgedrückte, an den Schnitten spindelartige Form an. Manchmal sind diese Zellen unter dem Schwanzlappen in einer ziemlich ununterbrochenen Reihe angeordnet (Fig. 59). Ich bin geneigt in diesen Zellen den Anfang der Differenzirung der Darmmuskelschichten zu sehen. Übrigens könnten in diesem Falle als Kriterien zur Unterscheidung der Darmmuskelschicht von der Hautmuskelschicht die Lage und Form dienen; das letztgenannte Kriterium ist aber nicht besonders sicher, da eine plattgedrückte Form auch die Zellen der Hautmuskelschicht bei gewissen Bedingungen annehmen können. So haben z. B. alle unterhalb des Kopflappens liegenden Mesodermzellen eine solche Form (Fig. 58 und 60), und es ist hier unmöglich zu entscheiden, welche von ihnen zur Darmmuskelschicht, und welche zur Hautmuskelschicht gehören. Dennoch scheint es mir, dass diese plattgedrückten, dem Dotter anliegenden Zellen, welche im Gebiete des Schwanzlappens oberhalb der Extremitätenanlagen und auch auf anderen Stellen liegen, in der That das Material bilden, aus welchem die Darmmuskelschicht sich entwickeln wird. Es beginnt auf diese Weise die Differenzirung des letztgenannten an verschiedenen Punkten und ziemlich früh (vgl. auch Fig. 57 *b*). Wenn eine solche frühzeitige Differenzirung der Darmmuskelschicht sich auch an den anderen niederen Crustaceen bestätigen würde, so wäre es verständlich, warum bei Branchipus z. B. die Segmentirung des Mesoderms, wie von CLAUS (86) gezeigt wurde, sich nur auf den Hautmuskelschlauch erstreckt.

In einem späteren Stadium nimmt das Mesoderm des Schwanz-

lappens die Form zweier kleiner Haufen an, welche näher zur Rückenseite dieses Lappens liegen (Fig. 33 c).

Was das weitere Schicksal der Entodermzellen betrifft, so ist es bei dem *Notopterophorus* und *Enteropsis* mit demjenigen von *Chondracanthus* übereinstimmend: sie verzehren nämlich die ganze Dottermasse und lagern sich zur rechten und linken Seite in ziemlich symmetrischen über einander liegenden Reihen, wobei bei *Notopterophorus* die Zahl der Zellen jeder Reihe vier nicht übersteigt und der Inhalt derselben von einer gelblichgrünen Farbe ist, wie das schon von CANU (92 c) in seiner großen Arbeit gezeigt wurde.

Was die *Lernaea* betrifft, so hat bei ihr PEDASCHENKO eine wirkliche epibolische Gastrulation gefunden, bei welcher sich der Blastoporus an dem hinteren Körperende verschließt, wo von dem Blastoderm auch die Mesodermzellen abgeschieden werden; das Geschick des zuerst einzigen entodermalen Mikromers ist aber ein ganz anderes: sein Kern theilt sich, der Dotter bleibt aber unsegmentirt. Auf dieselbe Weise geschieht auch bei *Tracheliastes* keine Dotterzerklüftung, wie das von mir in meiner russischen Arbeit beschrieben wurde (89, Taf. IV, Fig. 39—47 N). Wir unterscheiden hier folglich zwei typische Fälle: in einem Falle verzehren die Entodermzellen den Eidotter, in dem anderen vermehren sich die Entoderm-elemente selbst in dem Eidotter.

Auf Grund der in meiner russischen Arbeit dargelegten Beobachtungen bin ich im Stande zu behaupten, dass bei *Enteropsis* die großen Dotterzellen nicht unmittelbar in das Mitteldarmepithelium übergehen, sondern dass sich von ihnen zuerst kleine dotterlose, einen Kern enthaltende Plasmaabschnitte abschnüren, welche vor Allem an dem blinden Ende der ektodermalen, dem Ösophagus den Ursprung gebenden Einstülpung erscheinen. Diese Zellen stellen das Mitteldarmepithelium vor. PEDASCHENKO sah eine solche Anlage bei *Lernaea*, wie am Ösophagus, so auch am Rectum, und wahrscheinlich kann das auch an den anderen Copepoden beobachtet werden. Sodann verbreitet sich die Bildung des Mitteldarmepitheliums auf die ganze Bauchseite und geschieht nur bedeutend später an der Rückenseite, wie das ebenfalls von mir für *Tracheliastes* und *Enteropsis* beschrieben wurde (89, Taf. IV, Fig. 23—26, 32—33).

Wenn wir den Gastrulationsprocess von *Notopterophorus* mit demjenigen von *Chondracanthus* vergleichen, so erblicken wir einen bedeutenden Unterschied. Es senken sich bei *Chondra-*

canthus zur Entodermbildung nur zwei Reihen der Blastulazellen ein, obgleich es wohl sehr möglich ist, dass alle diese Zellen von einer oder von zwei Zellen entstanden sind, jedenfalls geschah die Theilung dieser Zellen, wenn sie in der That stattgefunden hat, an der Peripherie der Blastula. Bei *Notopterophorus* senkt sich nur ein Zellenpaar in den Dotter ein, und erst dort beginnt es sich zu theilen. Im ersten Falle haben wir hier eine Invagination oder einen Fall der Faltenbildung; die zweite Art kann als teloblastische Entwicklungsweise bezeichnet werden. Es ist wohl einleuchtend, dass der erste Fall die primären Verhältnisse aufweist, der zweite aber einen sekundären Charakter trägt, und theilweise durch die Dotteranhäufung, theilweise durch andere unbekannte Ursachen bestimmt wird.

Überhaupt zeigt uns dieses Beispiel auf die überzeugendste Weise, dass, wenn wir neben einander die Entwicklung eines Organs durch Faltenbildung und die Entwicklung desselben Organs durch Theilung einer schon vorher abgesonderten Zelle vor uns haben, so ist der zweite Fall eine spätere Modifikation.

Vergleichen wir die Gastrulation der parasitischen Copepoden mit derjenigen von *Cetochilus* nach GROBBEN (81), so bemerken wir auch einen anderen Unterschied: bei *Cetochilus* entwickelt sich das Mesoderm teloblastisch, wogegen es bei den parasitischen Copepoden, z. B. bei *Chondracanthus*, durch an den Seiten und hinter der gemeinsamen Gastraleinstülpung liegende Zellen vertreten wird. Den oben angeführten Satz wiederum anwendend, kann man auch hieraus schließen, dass die Entwicklungsweise des Mesoderms bei den parasitischen Copepoden von einem mehr primären Charakter ist als bei den freilebenden.

Bei *Cetochilus* existirt scheinbar keine frühzeitige Absonderung der Genitalzellen, bei *Cyclops* aber beschreibt HÄCKER (92a), dass eine sich früher als alle anderen in das Blastocoel einsenkende Zelle den Urmesoderm- und den Genitalzellen den Anfang giebt. Jedenfalls kann die Entwicklungsweise der Genitalzellen, welche wir bei den Copepoda parasita beobachten, nicht für die primäre gehalten werden: sie stellt eine vollkommen ähnliche teloblastische Modifikation irgend einer anderen Entwicklungsweise vor, wie die Entwicklung des Entoderms bei *Notopterophorus* oder des Mesoderms bei den freilebenden Copepoden.

Cetochilus hat eine ursprünglichere Entwicklungsweise der Genitalorgane behalten, da sie bei ihm aus der gemeinsamen Mesoderm-anlage entstehen. Ein weiteres Stadium in der Übertragung der Absonderung der Genitalanlagen stellen die Tardigraden vor, bei denen, wie es ERLANGER (91a) gezeigt hat, die Genitalanlage als ein Vorsprung des Urdarmes erscheint, d. h. dass bei ihnen noch die Entwicklungsweise durch Faltenbildung geblieben ist, die Anlage aber von dem Mesoderm auf das Entoderm übertragen wird; dann folgt Sagitta, bei welcher der Urdarm ebenfalls den Geschlechtsorganen den Ursprung giebt, aber der Faltenbildungsmodus schon durch die Absonderung zweier Zellen, d. h. durch die teloblastische Entwicklungsweise, ersetzt ist; endlich zeigt uns eine ganze Reihe von verschiedenen Formen, unter welche auch die Copepoda parasita gestellt werden müssen, eine Übertragung der Absonderung der Genitalanlage auf ein noch früheres Stadium, nämlich auf das Blastoderm, wobei wiederum die teloblastische Entwicklungsform angewandt wird, d. h. ein Organ wird als zwei, oder überhaupt als wenige Zellen differenziert.

Wenn wir die Gastrulation der parasitischen Copepoden mit der Gastrulation von Sagitta vergleichen, so können wir die paarweise angeordneten Entodermzellen von Chondracanthus als Zellen, welche den Boden der Gastralhöhle bilden, ansehen. Die an dem Blastoporus liegenden und dem Mesoderm den Ursprung gebenden Zellen werden dann der Seiten- und der Hinterwand der Gastralhöhle, und die vor dem Blastoporus liegenden Genitalzellen der Vorderwand dieser Höhle entsprechen.

Der Unterschied besteht darin, dass die Gastralhöhle selbst bei den Copepoden nicht ausgesprochen ist, da die Zellen der linken und der rechten Entodermreihe zu dicht sich an einander anschließen; dann, da die Entodermzellen mit ihren Enden an die Peripherie des Eies hervorragen, bilden eigentlich die Mesodermzellen keine Wände der Gastralhöhle, sondern legen sich beim Einsenken in den Dotter von Anfang an nach außen von dem Entoderm; endlich differenzieren sich die Genitalzellen früher, bevor sie sich in den Dotter einsenken, so dass es scheint, dass sie sich von dem Blastoderm abtrennen. Mit einem Worte, die Gastrula der parasitischen Copepoden kann vollkommen der Gastrula von Sagitta gleichgestellt werden, bei welcher aber die Gastralwandung an der Oberfläche des Eies ausgestreckt liegt, oder, genauer gesagt, noch nicht vollkommen in den Dotter eingesenkt ist.

Die Extremitätenbildung.

An dem Embryo von *Notopterophorus gibber* kann auf einem gewissen Stadium an dem hinteren Körperende eine Verdickung des Ektoderms (der sogenannte Schwanzlappen [s?]), unter welcher sich die Elemente des Mesoderms und des Entoderms (Fig. 39) befinden, beobachtet werden. Später erscheinen an dem Vorderende der Kopflappen zwei seitliche ektodermale Verdickungen (a_2), welche die Anlagen der zweiten Antennen vorstellen (Fig. 40); unter den letztgenannten und unter dem Kopflappen befinden sich nur Elemente des Mesoderms (Fig. 32). Betrachten wir die späteren Stadien an den Schnitten, so bemerken wir, dass die Anlage der zweiten Antennen (a_2 in den Fig. 58, 59, 60 und 33a) eine Gruppe hoher cylindrischer Zellen vorstellt, unter welcher sich die Mesodermelemente befinden. Die Anlage der ersten Antennen erscheint zuerst als eine mit dem Kopflappen gemeinsame ektodermale Verdickung und sondert sich von ihr erst später ab (Fig. 58 a_1). Gleich den zweiten Antennen erscheinen auch die Mandibeln als eine selbständige Ektodermverdickung, welche aus einer Gruppe hoher cylindrischer Zellen mit einer unter ihnen sich befindenden Anhäufung von Mesodermzellen besteht (Fig. 33b). PEDASCHENKO (an *Lernaea*) und ich (an *Notopterophorus*) haben beobachtet, dass die den beiden letzten Naupliusextremitätenpaaren entsprechenden Ganglien als selbständige Ektodermverdickungen entstehen. Einen grundverschiedenen Ursprung haben die Ganglien und die Extremitäten des Metanauplius.

Bei *Notopterophorus papilio* und *gibber* können an den Schnittserien durch den Schwanzlappen besonders große Ektodermzellen beobachtet werden. Obgleich es mir an den Präparaten in toto nicht gelungen ist die seriale Anordnung dieser Zellen nachzuweisen, so konnte ich mich doch durch Vergleichung der Schnitte überzeugen, dass eine solche Anordnung in der That vorhanden ist.

In dem hintersten Theile des Embryos finden wir zwei Reihen solcher Zellen (Fig. 56a und 57b) und weiter nach vorn deren vier (Fig. 56b und 58). An den späteren Stadien sind diese Zellen der rechten und der linken Seite durch zwei Reihen kleiner ektodermaler Zellen getrennt (Fig. 58, 59 und 60).

Eine seriale Anordnung kommt wahrscheinlich auch den anderen Ektodermzellen des Schwanzlappens zu, jedoch bei der gemeinsamen Ähnlichkeit aller übrigen Zellen kann sie an den Schnitten nicht festgestellt werden, und die kleinen Dimensionen des Objekts

und dessen Undurchsichtigkeit erlauben es nicht, sie an den Embryonen in toto zu beobachten.

Ein recht bedeutender Unterschied zwischen den beschriebenen Zellen und den typischen Teloblasten (vgl. Mysis und Gammarus nach BERGH [93]) besteht darin, dass sie nicht vor einer am Ende der betreffenden Reihe sich befindenden Zelle liegen, sondern selbst kurze Längsreihen bilden; es ist aber möglich, dass jede Reihe durch Teilung einer einzigen Zelle entsteht. Jedenfalls ist klar, dass diese und vielleicht auch die ihnen anliegenden Ektodermzellen später das Material zur Bildung der Elemente der Bauchganglienkeite liefern. Nach einer sehr kurzen Zeit aber können schon diese Zellen nicht mehr unterschieden werden.

Wenden wir uns nun zum Nauplius von *Notopterophorus gibber*, so finden wir an seinem Hinterende (Fig. 41) eine aus zwei mittleren (n) und zwei seitlichen (px) Abschnitten bestehende Ektodermverdickung (pxn). Bei einem älteren Nauplius (Fig. 42 *a* und *b*) sieht man, dass diese Verdickung ein Ausgangspunkt zur Bildung des Materials, aus welchem die Extremitäten und die Ganglien aufgebaut werden, vorstellt. Zwei mittleren Abschnitten (n) liegt das hintere, d. h. das allerjüngste Ganglienpaar der Nervenkeite, und den seitlichen Abschnitten (p) — das hintere, d. h. das allerjüngste Extremitätenpaar von Metanauplius, an. Außerdem bleibt aber noch ein peripherischer Abschnitt (x) der Seitenlappen von unbekannter Bedeutung übrig. Dabei muss noch bemerkt werden, dass von den beiden Maxillipedespaaren, wie es PEDASCHENKO bei *Lernaea* gefunden hat, bei *Notopterophorus* jedes ein entsprechendes Ganglienpaar besitzt. Diese Beziehungen werden auch an den Nauplii von *Chondracanthus* und *Notopterophorus* bestätigt. Auf Horizontalschnitten (Fig. 29) sieht man, dass die Zellen der in Bildung begriffenen Ganglien in streng regelrechten Quer- und Längsreihen angeordnet sind. Die Zahl der Querreihen ist, wie auch bei *Mysis*, scheinbar unbeständig; es sind deren jedenfalls nicht weniger als fünf vorhanden. Eine solche Reihenanordnung deutet darauf hin, dass die Zellen, von welchen diese Ganglien entstehen, auch in Querreihen angeordnet sind. Deshalb scheint es mir auch, dass die Ganglienbildungszellen die Nachkommen jener Ektodermzellen sind, deren reihenweise Anordnung wir an den früheren Stadien vorausgesetzt haben. Wenden wir uns nun zu den Quer- (resp. Horizontal-) Schnitten durch den Schwanzlappen des Nauplius von *Chondracanthus* (Fig. 27), so sehen wir Folgendes: mehr nach vorn (Fig. 27 *a* und *b*)

sind die Ganglien schon ganz ausgebildet, liegen aber dicht der Schicht der Nervenbildungszellen an; die Ganglienzellen bilden säulenartige Anhäufungen, welche etwas zur Außenseite geneigt liegen. Über einer jeden Nervenbildungszelle befindet sich das ihr entsprechende Säulchen der Ganglienzellen. Die Nervenbildungszellen und deren Kerne, so wie auch die jungen Ganglienzellen mit ihren Kernen färben sich schwächer, als das Plasma und die Kerne der älteren Ganglienzellen. Nach der Abtrennung des Ganglions bilden sich die Nervenbildungszellen zu einfachen Epithelialzellen um, wie das BERGH bei *Mysis* beschrieben hat.

Von der Ganglienanlage aus näher zur Peripherie findet sich eine andere Ektodermverdickung, welche aus vollkommen gleichen, hohen cylindrischen Zellen besteht (*p*); diese Verdickung ist nichts Anderes als die zukünftige Extremität. Etwas weiter nach hinten (Fig. 27 *c*) sehen wir dasselbe Bild, nur mit dem Unterschiede, dass von der Extremitätenanlage (*p*) aus näher zur Peripherie noch eine Ektodermverdickung (*x*) aus hohen, cylindrischen Zellen liegt, deren weiteres Schicksal mir zur Zeit noch räthselhaft ist. Noch weiter nach hinten (Fig. 27 *d*) ist die Extremität noch vollkommen unabgesondert von der erwähnten Seitenverdickung, und wir finden hier eine gemeinsame Verdickung (*px*); die Ganglien selbst (*N*) sind kaum von der Seitenverdickung abgetrennt. Die Längsschnitte (Fig. 28) zeigen uns auch eine allmähliche Absonderung der Ganglien von den Nervenbildungszellen und säulenartige Anordnung der Ganglienzellen.

Es wäre noch eine Thatsache zu erwähnen; nämlich im Bereiche der Extremitätenanlage sondern sich auch an dem inneren Ende der hohen cylindrischen Zellen, aus welchen die Anlage besteht, Zellen mit energisch sich färbenden Kernen ab; was sie aber für eine Bedeutung haben, d. h. ob sie z. B. an der Bildung des peripherischen Nervensystems Theil nehmen oder nicht, vermag ich zur Zeit noch nicht zu sagen.

Auf diese Weise sind die Extremitäten des Metanauplius an dem Körper des Embryo nicht nur ganz anders gelagert, im Vergleiche zu dem Nauplius, da die letzteren, wie das schon längst bekannt ist, sich an den Seiten des Embryo befinden, wogegen die ersteren an der Bauchseite liegen, sondern sie unterscheiden sich auch durch ihren Entwicklungsmodus: die Extremitäten des Nauplius, die ersten Antennen ausgenommen, entstehen als selbständige Verdickungen, die Extremitäten des Metanauplius dagegen sondern sich von der mit

der Nervensystemanlage gemeinsamen Ektodermverdickung ab, welche wahrscheinlich dem auf Kosten der Teloblasten bei den anderen Crustaceen sich entwickelnden Körperabschnitte entspricht.

Die Abhängigkeit der Extremitätenanlage des Metanauplius von dem Nervensystem, welche dadurch zum Vorschein kommt, dass beide auf einem gewissen Stadium als eine gemeinsame Ektodermverdickung erscheinen, ferner die Zusammensetzung der Anlage aus hohen cylindrischen Zellen, nähern die anfängliche Entwicklung der hinteren Extremitäten der Entstehung der Sinnesorgane. Die Verschiedenheit in dem Entwicklungsmodus der Extremitäten von Nauplius und von Metanauplius ist augenscheinlich eine sekundär erworbene Eigenthümlichkeit, welche wohl kaum als ein Hinweis auf ihre morphologische Verschiedenheit gedeutet werden kann. Die zweiten Antennen und die Mandibeln entstehen, obwohl sie vollkommen unabhängig von den entsprechenden Ganglien erscheinen, dennoch als Gruppen von hohen cylindrischen Zellen. Die ersten Antennen entstehen zuerst als eine gemeinsame Verdickung zugleich mit dem Kopfganglion, da der Kopfappen einerseits den ersten Antennen, andererseits dem Kopfganglion den Ursprung giebt. Es scheint mir die Annahme sehr wahrscheinlich zu sein, dass die Extremitäten der Arthropoden-Vorfahren überhaupt modificirte Sinnesorgane vorstellten, die anfänglich metamer nach außen von der Nervenketten gelagert waren. Zur Entscheidung dieser Frage ist selbstverständlich eine genaue Untersuchung der Extremitätenentwicklung bei den anderen Arthropoden erforderlich. Es ist möglich, dass die Isopoden einen ähnlichen Modus der Extremitätenbildung besitzen (vgl. McMURRICH [95], Taf. IX, Fig. 65).

St. Petersburg, im December 1895.

Litteraturverzeichnis.

- 70 a. ED. VAN BENEDEN, Rech. sur l'embryogénie des Crustacées. III, IV. Bull. de l'Acad. de Belgique 1870.
 70 b. ED. VAN BENEDEN, Rech. sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. des savants étrangers publ. par l'Acad. de Belgique 1870.
 70 c. ED. VAN BENEDEN et EM. BESSELS, Mém. sur la formation du Blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copepodes. Mém. des savants étrangers publiés par l'Acad. de Belgique. XXXIV. 1870.

79. C. GROBBEN, Die Entwicklung der *Moina rectirostris*. CLAUS' Arbeiten. 1879.
81. C. GROBBEN, Die Entwicklung von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir. CLAUS' Arbeiten. 1881.
- 82a. W. K. BROOKS, Lucifer, a study in Morphology. Philos. Trans. Roy. Soc. London. Vol. CLXXIII. 1882.
- 82b. J. FRIC, Note préliminaire sur l'ontogenie de nos Copépodes d'eau douce. Zool. Anz. Nr. 121. p. 495—503. 1882.
- 82c. GIESBRECHT, Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. III. 1882.
83. N. NASSONOFF, Über Entwicklung der Crustaceen *Balanus* und *Arthemias*. Nachrichten der Ges. der Freunde der Naturwiss. Moskau. XLIII. 1883. (Russisch.)
86. C. CLAUS, Untersuchungen über Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*. CLAUS' Arbeiten. VI. 1886.
89. W. SCHIMKEWITSCH, Observation sur la faune de la mer Blanche. Trav. de la Soc. Nat. de St. Pétersbourg. XX. 1889. (Russisch.)
- 92a. J. EISMOND, Compte-rendu sur le voyage scientifique à l'étranger en 1891. 1892. (Russisch.)
- 92b. AUG. BRAUER, Über das Ei von *Branchipus Grubei* Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Berlin. Anhang 1892.
- 92c. E. CANU, Les Copépodes du Boulonnais. Trav. du Laborat. de zool. maritime de Wimereux-Ambleteuse. T. VI. 1892.
- 92d. V. HÄCKER, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892.
- 92e. V. HÄCKER, Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocampus*. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. V. 1892.
- 92f. N. KNIPOWITSCH, Beiträge zur Kenntnis der Gruppe *Ascothoracidae*. Trav. du laborat. Zootomique de l'Univ. de St. Pétersbourg. 1892.
- 93a. R. S. BERGH, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. und II. Zool. Jahrb. Morphol. Abth. Bd. VI u. VII. 1893.
- 93b. D. PEDASCHENKO, Sur la segmentation de l'oeuf et la formation des feuillets embryonnaires chez la *Lernaea branchialis* L. Rev. des Sc. Nat. St. Pétersbourg. IV. 1893.
- 94a. R. v. ERLANGER, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (*Macrobotus macronyx*). Biol. Centralbl. XIV. 1894.
- 94b. TH. GROOM, On the Early Development of Cirripedia. Philos. Trans. 1894.
- 94c. C. HERBST, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für kausale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. XIV. 1894.
95. J. P. McMURRICH, Embryology of Isopod Crustacea. Journ. of Morph. Vol. XI. May 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Die meisten Zeichnungen sind mittels des LEITZ'schen Zeichenoculares und mit dem Obj. 5 und 8 LEITZ angefertigt worden; Fig. 1 und 4 mit der 1/12 hom. Immers. LEITZ. Fig. 1—4, 8—10, 21—29 beziehen sich auf *Chondracanthus gibbosus*, Fig. 5—7, 11—20 auf *Ch. merlucci*, Fig. 30—32, 56 und 61 auf *Notopterophorus papilio*, Fig. 33, 39—42, 47—55, 57—60 auf *Notopt. gibber*, Fig. 43 auf *Notopt. sp.* (aus *Ciona intestinalis*) und Fig. 44 bis 46 auf *Notopt. sp.* (*Ascidia sanguinolenta*, aus Roscoff), Fig. 34—35 auf *Tracheliastes sp.*, Fig. 36—38 auf *Enteropsis dubius*.

Buchstabenerklärung.

- | | |
|--|---|
| <i>a</i> ₁ , erstes Antennenpaar; | <i>p</i> , Anlage der Extremitäten und laterale Abschnitte derselben Ektodermverdickung den Extremitätenanlagen entsprechend; |
| <i>a</i> ₂ , zweites Antennenpaar; | <i>p</i> ₁ — <i>p</i> ₃ , thorakale Extremitäten; |
| <i>bl</i> , Blastoporus; | <i>px</i> , laterale Abschnitte der caudalen Ektodermverdickung; |
| <i>ect</i> , große Ektodermzellen; | <i>pxn</i> , caudale Ektodermverdickung im Ganzen; |
| <i>end</i> , Entoderm; | <i>sc</i> , Furchungshöhle; |
| <i>gn</i> , Genitalzellen; | <i>sl</i> , Schwanzlappen; |
| <i>kl</i> , Kopflappen; | <i>x</i> , Randabschnitte der caudalen Ektodermverdickung von unbestimmter Bedeutung. |
| <i>md</i> , Mandibeln; | |
| <i>msd</i> , Mesoderm; | |
| <i>mx</i> , Maxillen; | |
| <i>mxp</i> ₁ , erstes Kieferfußpaar; | |
| <i>mxp</i> ₂ , zweites Kieferfußpaar; | |
| <i>N</i> , Bauchganglienanlage; | |
| <i>n</i> , medianer Abschnitt der caudalen Ektodermverdickung der Bauchganglienlinie entsprechend; | |

Tafel XIV.

Fig. 1. Theil eines Schnittes durch das Ei von *Chondracanthus gibbosus*. Man sieht den kleineren männlichen Pronucleus und den größeren weiblichen; links das Centrosoma.

Fig. 2. Theil eines Schnittes durch das Ei von *Chondracanthus gibbosus*. Der sichelförmige männliche Pronucleus umfasst den weiblichen; links das Centrosoma.

Fig. 3. Theil eines Schnittes durch das Ei von *Chondracanthus gibbosus*. Der männliche Pronucleus hat sich ein wenig vergrößert.

Fig. 4. Theil eines der zwei Blastomeren von *Chondracanthus gibbosus* vor der nachfolgenden Theilung; der männliche und weibliche Pronucleus sind von gleicher Größe, aber noch nicht mit einander verschmolzen; das Centrosoma ist in Theilung begriffen.

Fig. 5. Ei von *Chondracanthus merlucci* nach der Zweitheilung.

Fig. 6. Ei von *Chondracanthus merlucci* im achtzelligen Stadium.

Fig. 7. Vertikaler Schnitt durch das Ei von *Chondracanthus merlucci* im achtzelligen Stadium.

Fig. 8, 9, 10. Schnitte durch abnorm segmentirte Eier von *Chondracanthus gibbosus*.

Fig. 11. Blastulastadium von *Chondracanthus merlucci*.

Fig. 12. Gastrulastadium von *Chondracanthus merlucci* im Sagittalschnitte.

Fig. 13. Gastrulastadium von *Chondracanthus merlucci* im Frontalschnitte.

Fig. 14, 15, 16, 17. Vier verschiedene Gastrulastadien von *Chondracanthus merlucci* im Horizontalschnitte.

Fig. 18, 19. Zwei verschiedene abnorme Gastrulastadien von *Chondracanthus merlucci* im Horizontalschnitte.

Fig. 20. Abnormes Gastrulastadium von *Chondracanthus merlucci* im schrägen Sagittalschnitte.

Fig. 21. Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus*; Beginn der Mesodermbildung; Frontalschnitt.

Fig. 22. Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus*; Beginn der Mesodermbildung; Sagittalschnitt.

Fig. 23. Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus*; Beginn der Mesodermbildung; Horizontalschnitt.

Fig. 24. Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus* mit weiter entwickeltem Mesoderm; Horizontalschnitt.

Fig. 25, 26. Embryonen von *Chondracanthus gibbosus* nach der Keimblätterbildung; Querschnitt.

Fig. 27 *a, b, c, d*. Vier auf einander folgende Querschnitte (aus verschiedenen Serien) durch den hinteren Abschnitt der Bauchwand des Metanauplius von *Chondracanthus gibbosus*.

Fig. 28. Längsschnitt durch den hinteren Abschnitt der Bauchwand von Metanauplius von *Chondracanthus gibbosus*. *V*, vorn; *H*, hinten.

Fig. 29. Horizontalschnitt durch den ventralen Theil des Metanauplius von *Chondracanthus gibbosus*.

Fig. 30, 31. Zwei Horizontalschnitte durch Embryonen von *Notoptero-phorus papilio* vor der Extremitätenbildung.

Fig. 32. Horizontalschnitt durch einen Embryo von *Notoptero-phorus papilio* mit den Antennenanlagen.

Tafel XV.

Fig. 33 *a, b, c*. Drei Querschnitte durch einen Embryo von *Notoptero-phorus gibber* mit den Anlagen der Naupliusextremitäten. *a*, auf dem Niveau des zweiten Antennenpaares; *b*, auf dem Niveau der Mandibeln; *c*, im Bereiche des Schwanzlappens.

Fig. 34. Eiersack von *Tracheliastes* sp. im Querschnitte (kombinierte Darstellung). Eier während der Furchung.

Fig. 35. Ei von *Tracheliastes* sp. während der Furchung. Der Schnitt ist der Eiersackwand tangential geführt.

Fig. 36, 37, 38. Drei Furchungsstadien von *Enteropsis dubius* im Durchschnitte.

Fig. 39—42. Embryonen von *Notoptero-phorus gibber* in toto. Fig. 39 *a*. Vor der Extremitätenbildung von der Rückenseite gesehen. Fig. 39 *b*. Dasselbe Stadium von der Bauchseite.

Fig. 40. Embryo von *Notopterophorus gibber* mit den Anlagen der Antennen.

Fig. 41. Naupliusstadium von *Notopterophorus gibber* von der Bauchseite.

Fig. 42 *a* u. *b*. Metanauplius von *Notopterophorus gibber* von der Bauchseite.

Fig. 43. Nauplius von *Notopterophorus* sp. (aus *Ciona intestinalis*, von der Rückenseite, nach einem lebenden Exemplare gezeichnet; die dunkler gefärbten Flecken bezeichnen Anhäufungen von orangegelbem Pigmente.

Fig. 44—46. Eier von *Notopterophorus* sp. (aus *Ascidia sanguinolenta*). Fig. 44, Horizontalschnitt des vierzelligen Stadiums; Fig. 45, Vertikalschnitt desselben Stadiums; Fig. 46, Horizontalschnitt des achtzelligen Stadiums mit einer kleinen Dotteranhäufung in der Furchungshöhle.

Fig. 47 u. 48. Weitere Furchungsstadien von *Notopterophorus gibber* im Durchschnitte.

Fig. 49 u. 50. Zwei Sagittalschnitte zweier Gastrulastadien von *Notopterophorus gibber* zu Anfang der Differenzirung von Genitalzellen.

Fig. 51 *a* u. *b*. Zwei Sagittalschnitte ein und desselben Gastrulastadiums von *Notopterophorus gibber* zu Anfang der Differenzirung von Genitalzellen.

Fig. 52 *a*, *b*, *c*. Drei Frontalschnitte ein und desselben Gastrulastadiums von *Notopterophorus gibber*. *a*, auf dem Niveau des hinteren Entodermzellenpaares; *b*, auf dem Niveau des Blastoporus; *c*, auf dem Niveau der Genitalzellen.

Tafel XVI.

Fig. 53 u. 54. Zwei Frontalschnitte durch das Ei von *Notopterophorus gibber* beim Beginn der Mesodermbildung. Der Schnitt Fig. 54 ist schräg geführt.

Fig. 55. Sagittalschnitt durch das Ei von *Notopterophorus gibber* beim Beginn der Mesodermbildung.

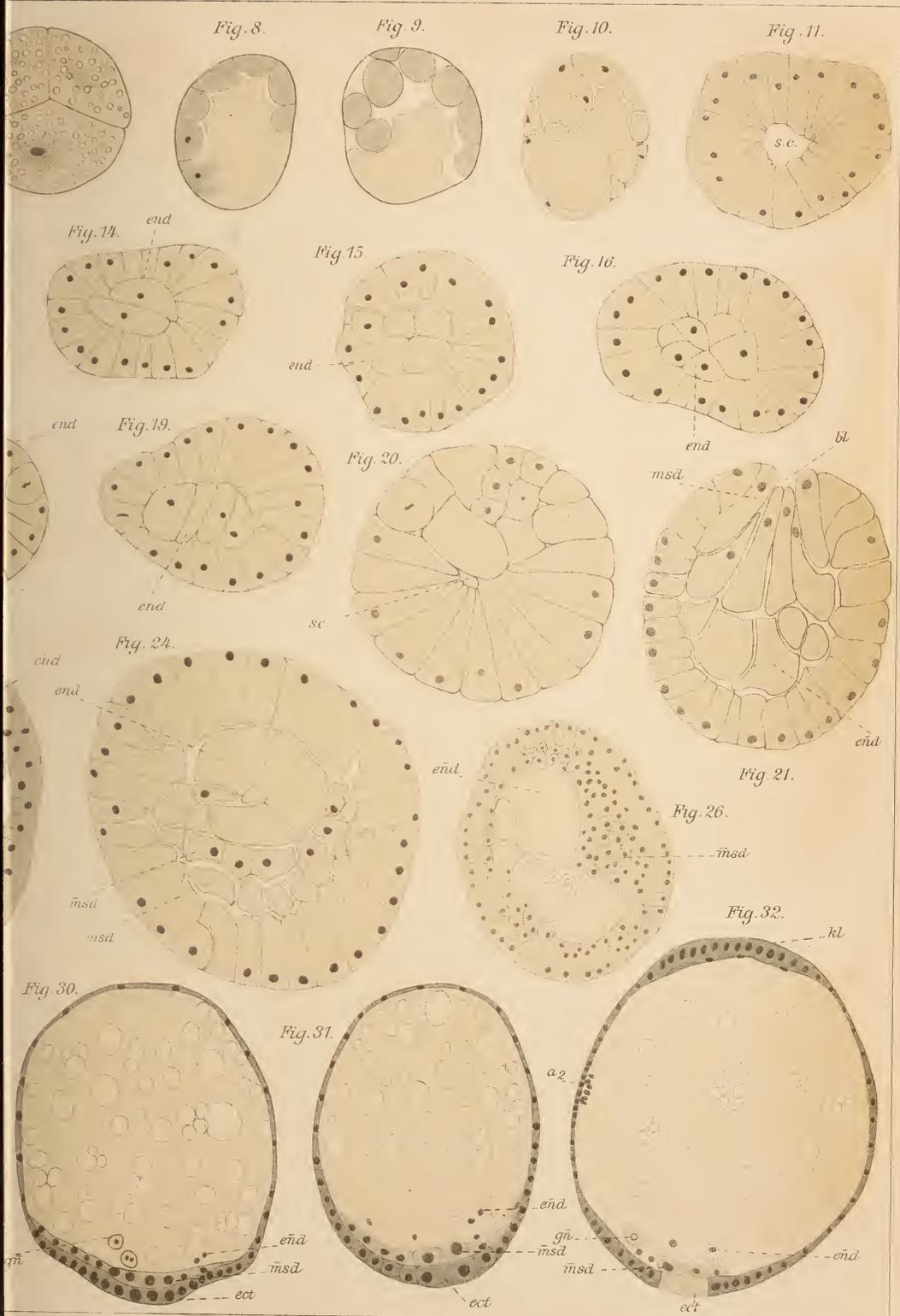
Fig. 56 *a*, *b*, *c*. Drei Querschnitte ein und desselben Embryos von *Notopterophorus papilio* nach der Keimblätterbildung. *a*, weiter nach hinten; *c*, weiter nach vorn.

Fig. 57 *a* u. *b*. Zwei Querschnitte durch den Embryo von *Notopterophorus gibber* nach der Keimblätterbildung. *b*, weiter nach hinten.

Fig. 58. Horizontalschnitt durch den Embryo von *Notopterophorus gibber* mit Antennenanlagen.

Fig. 59 u. 60. Zwei Horizontalschnitte durch zwei Embryonen von *Notopterophorus gibber* mit den Anlagen der Antennen beim Beginn der Absonderung der Darmfaserschicht des Mesoderms. Fig. 59 mehr dorsal als Fig. 60.

Fig. 61. Schräger Längsschnitt durch den Embryo von *Notopterophorus papilio* vor der Extremitätenbildung.



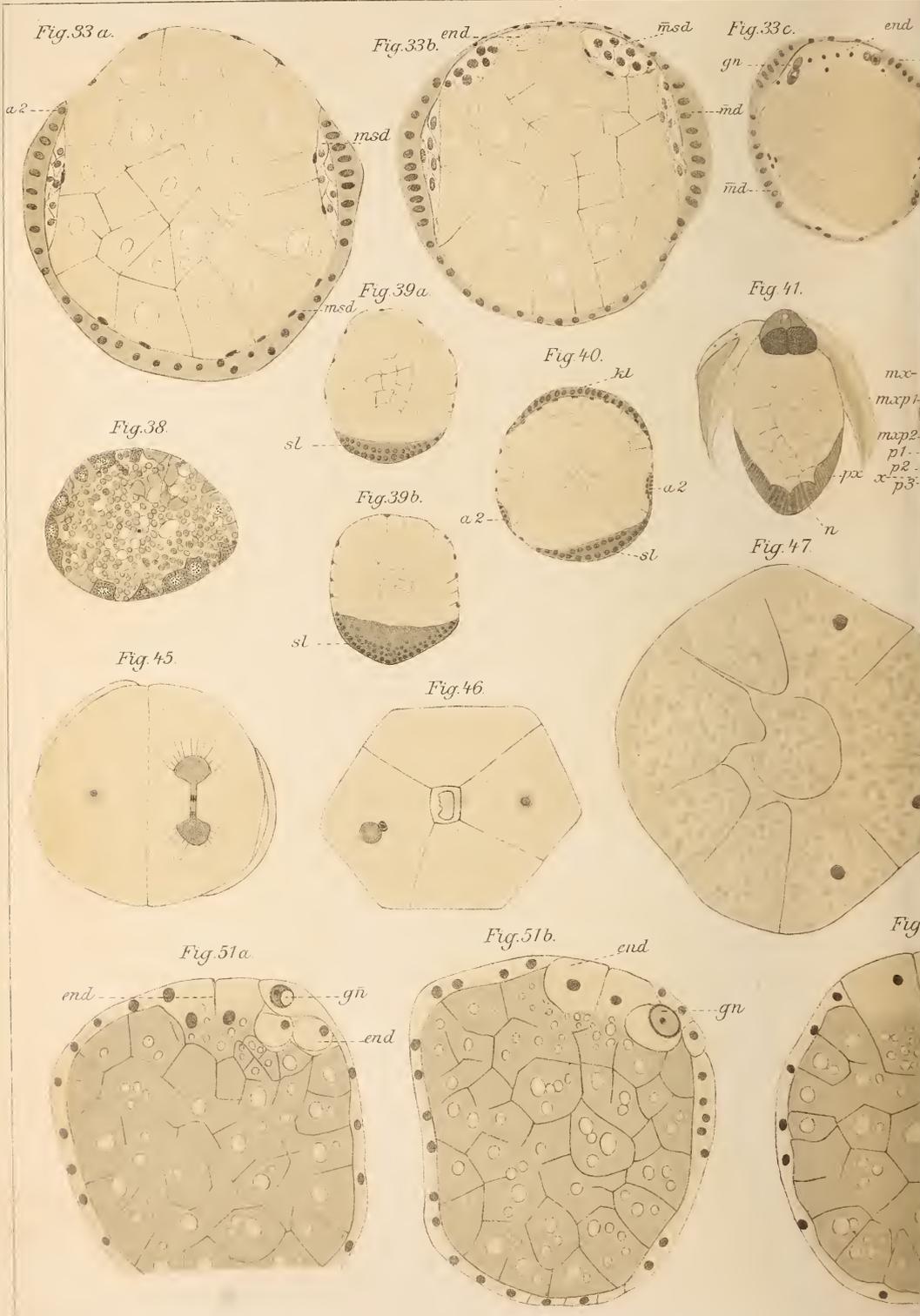


Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 37.

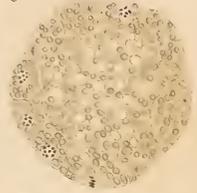


Fig. 42a



Fig. 42b

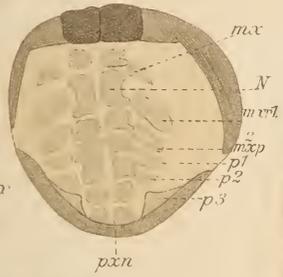


Fig. 43.

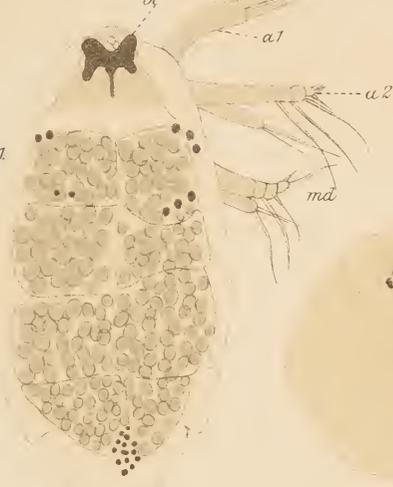


Fig. 44.



Fig. 48.

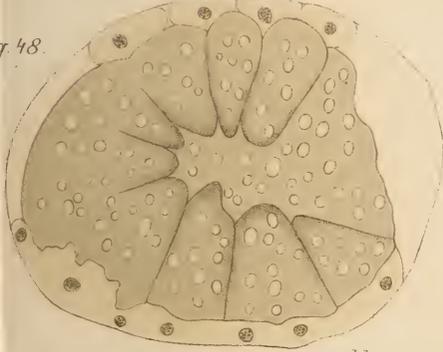


Fig. 49.

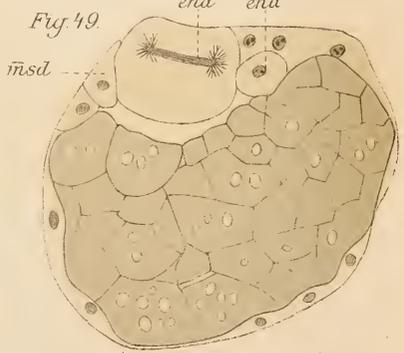


Fig. 52b.

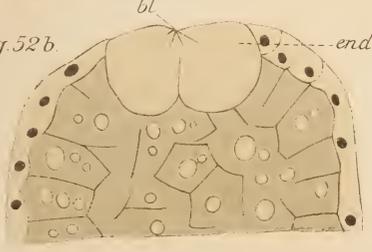


Fig. 50.

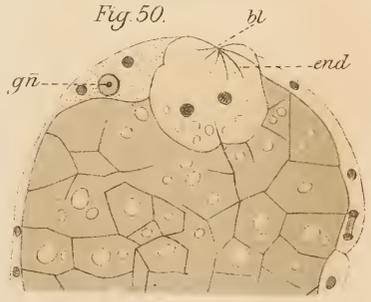
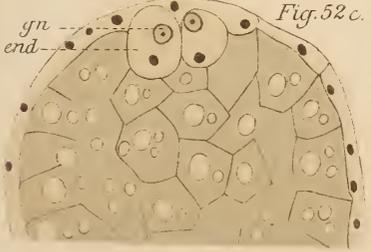
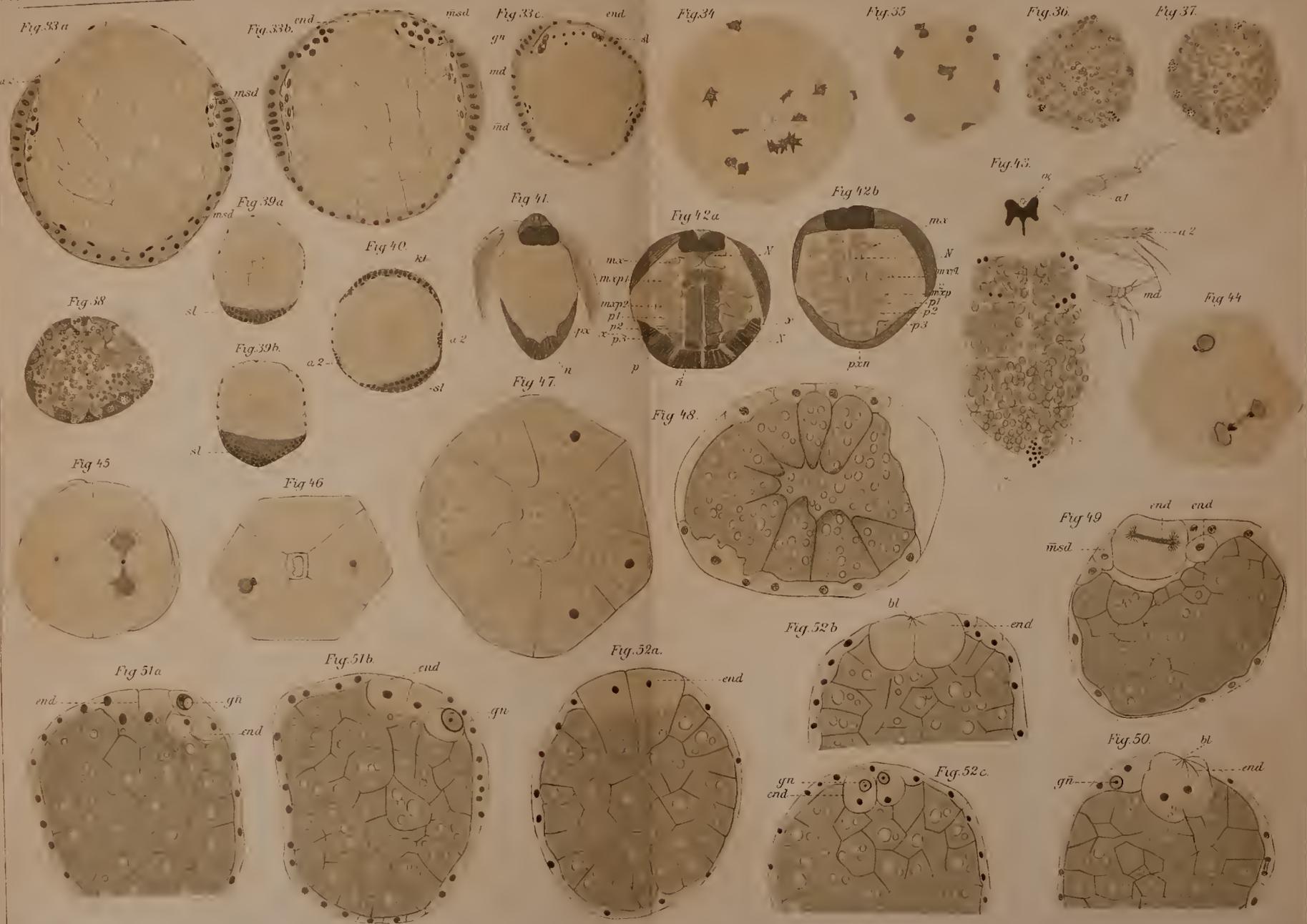
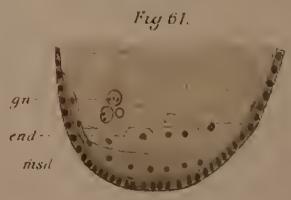
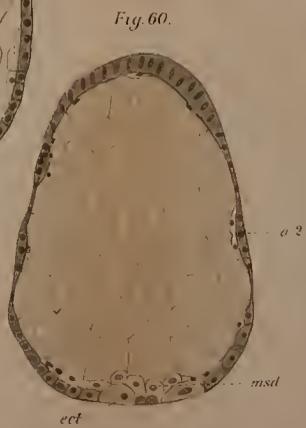
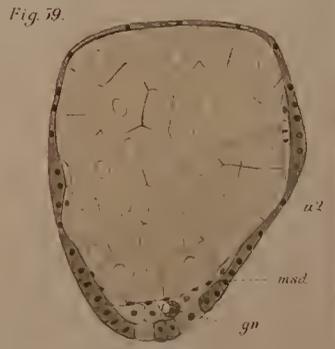
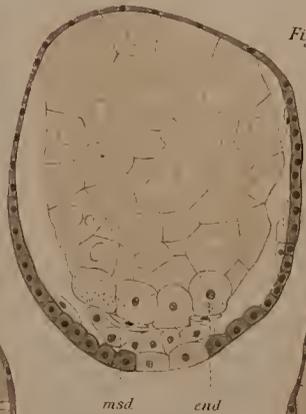
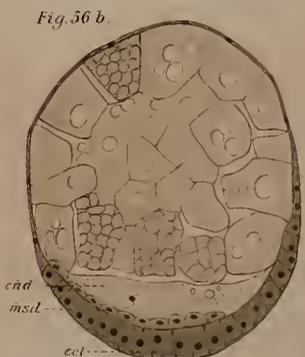
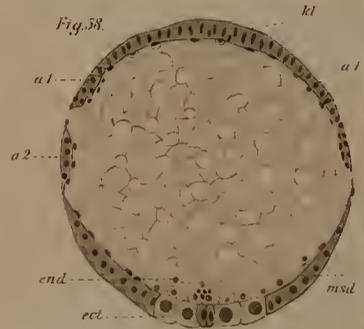
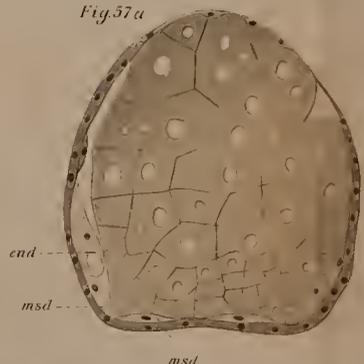
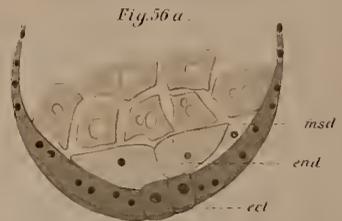
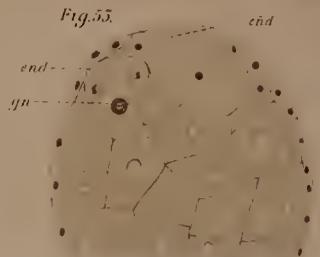
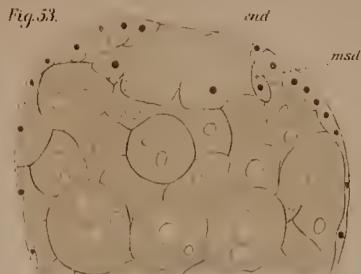


Fig. 52c.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1895-1886

Band/Volume: [61](#)

Autor(en)/Author(s): Schimkewitsch Wladimir

Artikel/Article: [Studien über parasitische Copepoden. 339-362](#)