7. Die Zellfolge der Copepoden.

Von Karl Fuchs.
(Aus dem Zoolog. Institut der Universität Freiburg i. Br.)

(Mit 8 Figuren.)

eingeg. 31. Juli 1913.

Während es gelungen ist, die Zellfolgen einiger Cladoceren genau zu verfolgen (*Moina*, Grobben 1879; *Polyphemus*, Kühn 1911, 1912), und auch die Entwicklung dotterarmer Cladocereneier mit der der Cirripedien (*Lepas*, Bigelow 1902) im wesentlichen in Einklang steht, gehen die Befunde über die Keimblätterentwicklung der Copepoden immer noch sehr weit auseinander, und ein Vergleich mit andern, genauer untersuchten Entomostraken ist nicht möglich.

Bezüglich der Herkunft des Entoderms stehen sich in der Hauptsache zwei Ansichten gegenüber: die eine, Urbanowicz, 1886 (*Cyclops*) und Pedaschenko, 1899 (*Lernaea*), führt alles Entoderm auf eine einzige, am vegetativen Pol der Blastula gelegene Zelle, eine »Urentodermzelle« zurück. Diese konnte Urbanowicz nicht weiter zurück verfolgen; bei *Lernaea* entsteht sie nach Pedaschenko aus dem »vegetativen Makromer« des stark inäqual sich furchenden Eies. Die andre Ansicht wird vertreten durch Grobben, 1881 (*Cetochilus*) und Häcker, 1897 (*Cyclops*). Sie lassen das Entoderm aus Zellen verschiedener Herkunft entstehen, aus einer »centralen«, einer »vorderen« und mehreren »seitlichen« Zellen, die alle zusammen eine Platte am vegetativen Pole bilden.

Ebenso widersprechend sind die Meinungen über die Herkunft des Mesoderms. Nach Urbanowicz, 1886 (*Cyclops*), Schimkewitsch, 1896 (*Chondracanthus* und *Notopterophorus*) und Pedaschenko, 1899 (*Lernaea*), entsteht dieses aus einem Kranze (Bogen) von Blastodermzellen, die den Blastoporus umgeben. Urbanowicz hält somit die »vordere« und die »seitlichen« Entodermzellen Häckers für »primäres Mesoderm«, welches das Mesenchym der Larve liefert. Außerdem entsteht nach Urbanowicz später noch »sekundäres Mesoderm« für die Mesodermstreifen vom Entoderm aus. Übrigens kann bei *Lernaea* und andern parasitischen Copepoden ein Teil des Mesoderms auch direkt aus den im Blastoporus liegenden Entodermzellen entstehen, so daß an einem und demselben Objekt sowohl Ecto- als auch Entomesoderm vorhanden wäre. Nach Grobben (*Cetochilus*) und Häcker (*Cyclops*) geht das Mesoderm hervor aus einer einzigen Urmesodermzelle, die ihrerseits bei Grobben ein Abkömmling des Entoderms, bei Häcker ein solcher der Urkeimzelle ist. Amma (1911) wies dagegen am selben Objekt wie Häcker nach, daß durch die Teilung der Urkeimzelle direkt die bei-

den Urgenitalzellen entstehen, sagt aber über die dann unbekannte Herkunft des Mesoderms nichts aus.

Eine Urkeimzelle konnten Urbanowicz (*Cyclops*) und Grobben (*Cetochilus*) während der Furchung nicht feststellen. Ersterer hat sie erst ganz spät nach der Gastrulation in den Mesoblaststreifen gesehen. Häcker und Amma jedoch vermochten eine Keimbahnzelle bis in die erste Furchungsteilung zurück zu verfolgen. Diese läßt im V., bzw. IV. Teilungsschritt die Urkeimzelle und eine Urentodermzelle aus sich hervorgehen. Nach Pedaschenko bildet sich die Urkeimzelle zur gleichen Zeit wie das Mesoderm aus dem Blastodermrand der epibolischen Überwachsungsschicht. Schimkewitsch beschreibt, daß sich gleichzeitig mit dem Entoderm zwei Blastomeren ins Innere senken, welche die Genitalzellen darstellen. Ihre Herkunft bleibt ihm unbekannt. So läßt sich also eine frühzeitige Sonderung der Urkeimzellen mit Ausnahme von *Cetochilus* bei allen Copepoden feststellen.

Das Auseinandergehen der genannten Ansichten ließ es wünschenswert erscheinen, die Zellfolge der Copepoden, besonders die Entoderm- und Mesodermfrage, neu zu untersuchen. Das Resultat meiner Untersuchung sei in folgenden Zeilen kurz mitgeteilt.

Die Eier meines Objekts, *Cyclops viridis* Jurine sind im allgemeinen kugelig, oft aber durch gegenseitigen Druck abgeplattet. Da sie Nahrungsdotter in nicht sehr großer Menge enthalten, ist die Furchung total und annähernd äqual. Die Spindel des I. Teilungsschrittes steht senkrecht auf der Eiachse; die erste Furche verläuft demnach meridional. An einem Spindelpol treten im Plasma die von Häcker entdeckten »Körnchen« (»Ectosomen«) auf, die somit in die eine Tochterzelle zu liegen kommen. Diese stellt die erste »Keimbahnzelle« oder »Stammzelle« (S^I) dar.

Die II. Teilung ist ebenfalls meridional. Die Spindeln der beiden Blastomeren stehen zueinander parallel, gegen die Richtung der Spindel des ersten Teilungsschrittes um 90° gedreht. In beiden Blastomeren setzt die Teilung gleichzeitig ein und hält im ganzen Verlauf in beiden gleichen Schritt. Nur die Häckerschen Körnchen kennzeichnen wieder die Keimbahnzelle. Bei der Ausbildung der zweiten Furche entstehen da, wo diese auf die erste auftrifft, an beiden Polen Brechungsfurchen. Es wird also eine animale und eine vegetative Brechungsfurche gebildet, deren Richtungen aufeinander senkrecht stehen. Bemerkenswert ist dabei, daß die Keimbahnzelle die gegenüberliegende Zelle in der animalen Brechungsfurche breit berührt. Die vier Blastomeren des II. Teilungsschrittes sind die grundlegenden Quadranten der ganzen Zellfolge. Ich bezeichne sie mit A^{II}, B^{II}, C^{II}, D^{II} (Fig. 1), wobei die römischen Exponenten stets den eben durchlaufenen Teilungsschritt

bedeuten. Ich folge in der Bezeichnung der Furchungszellen derjenigen, welche Kühn in seiner Untersuchung an *Polyphemus* (1912) anwandte, da sich herausgestellt hat, daß zwischen den Zellfolgen dieser Cladocere und denen der Copepoden große Ähnlichkeit herrscht. D^{II} ist die Keimbahnzelle; ich nenne sie auch S^{II} (= 2. Stammzelle).

Im III. Teilungsschritt ist zum erstenmal eine Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit in der Keimbahnzelle zu beobachten, und zwar bezieht sich diese besonders auf die Ausbildung der Spindel in der

Fig. 1.

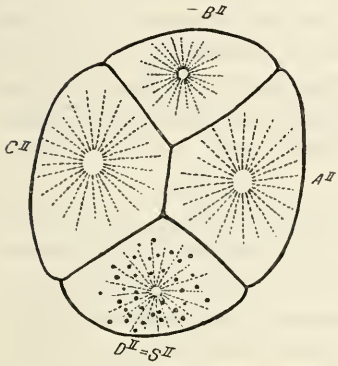

Fig. 2.

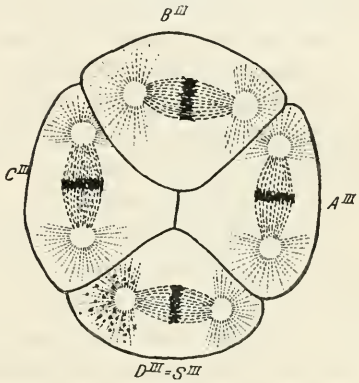

Fig. 3.

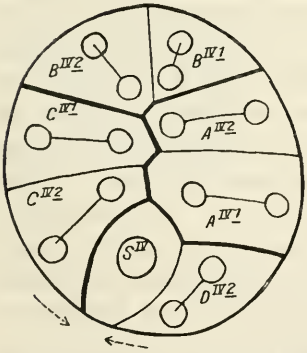

Fig. 4.

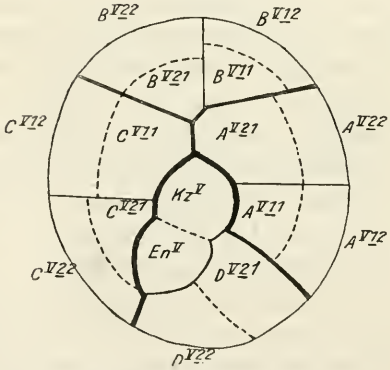

Fig. 1—4. Ansichten vom vegetativen Pol.
Fig. 1. 4—8-Zellenstadium (III. Furchungsschritt).
Fig. 2. 8—16-Zellenstadium (IV. Furchungsschritt).
Fig. 3. 15 + *S*—30 + *S*-Zellenstadium, Schema. (V. Furchungsschritt).
Fig. 4. Schema des Furchungsverlaufs in der vegetativen Keimeshälfte bis zum Stadium 30 + *En* + *Kz*.

Prophase. Später gleicht sich die Differenz allmählich wieder aus. Die III. Furche ist äquatorial. Die Spindeln stehen einander im allgemeinen parallel. Ihr Abstand vom Pol ist verschieden; je zwei einander gegen-

überliegende sind dem einen Pol genähert und ein wenig gegen ihn geneigt. In der Keimbahnzelle liegt der Körnchenpol auf der Seite, wo sie mit einer Spitze die vegetative Brechungsfurche berührt (Fig. 1). Das Schicksal der Zellen der animalen Keimeshälfte (a^{III}, b^{III}, c^{III}, d^{III}) will ich hier nicht weiter verfolgen.

Im nächsten IV. Teilungsschritt (8/16 Zellen) bleibt die Keimbahnzelle noch mehr hinter den übrigen Blastomeren zurück, holt sie aber auf den lange andauernden Phasen (Äquatorialplatte und Ruhekern) ebenfalls wieder ein, so daß am Ende dieses Schrittes 16 mit ruhendem Kern versehene Blastomeren zu sehen sind. Die IV. Furche ist wieder meridional. Je zwei einander gegenüberliegende Spindeln sind parallel (Fig. 2). Die Spindel der Keimbahnzelle (S^{III}) liegt so, daß die verlängert gedachte, vegetative Brechungsfurche auf ihrer Richtung senkrecht steht. Im 16-Zellenstadium besteht die vegetative Keimeshälfte (Fig. 3) aus 8 Oktanten. Es sind die Zellen $A^{IV\underline{1}}$, $A^{IV\underline{2}}$, $B^{IV\underline{1}}$, $B^{IV\underline{2}}$, $C^{IV\underline{1}}$, $C^{IV\underline{2}}$, $D^{IV\underline{1}}$ ($= S^{IV}$), $D^{IV\underline{2}}$.

Die Phasendifferenz der Keimbahnzelle ist nun so groß geworden, daß im V. Teilungsschritt (16/32 Zellen) sich zuerst 15 Blastomeren teilen, während jene noch in Ruhe bleibt. Die Spindeln sind auf jeder Seite des Äquators nach dem entsprechenden Pole gerichtet (Fig. 3). Auf das 16-Zellenstadium folgt also ein 31-Zellenstadium ($2 \times 15 + S^{IV}$). Erst nachdem dieses erreicht ist, schickt sich auch die Keimbahnzelle an, den V. Teilungsschritt zu tun. Die Keimbahnzelle rückt während dieses Teilungsschrittes der Blastomeren vom Äquator ab und in der Richtung der Brechungsfurche nach dem Pole zu; die Nachbarzellen schließen sich am Äquator unter ihr zusammen (Fig. 4 →). Diese Verlagerung wird noch deutlicher bei der nun erfolgenden Mitose der Keimbahnzelle. Sie kommt dadurch an den vegetativen Pol zu liegen, und an sie stößt ein Kranz von Zellen an, deren Zahl zunächst noch schwankt. Die Abkömmlinge der Keimbahnzelle im V. Teilungsschritt sind die »Urentodermzelle« (En^{V}) und die »Urkeimzelle« (Kx^{V}), die die Körnchen erhalten hat. Fig. 4 zeigt, wie nach eben vollendeter V. Teilung die Urkeim- und Urentodermzelle schon vom Äquator getrennt sind durch Zellen des $C^{\underline{2}}$ und $D^{\underline{2}}$ Oktanten.

Im VI. Teilungsschritt zeigt sich nun auch eine ausgesprochene polare Phasendifferenz; die animalen Blastomeren teilen sich stets früher als die vegetativen. Fig. 5 stellt eine Aufsicht auf den vegetativen Pol während dieses Teilungsschrittes dar. Alle Zellen befinden sich in Mitose mit Ausnahme der Urentoderm- und Urkeimzelle. Die Zahl der ausstoßenden Zellen hat hier schon die Grenzen erreicht, zwischen denen sie auch im weiteren Verlauf der Teilung noch schwanken kann. Es sind im allgemeinen die 7 polaren Zellen aus den Oktanten der

vegetativen Keimeshälfte, die mit der Urentoderm- und Urkeimzelle in Berührung kommen. Manchmal enthält dieser Zellenkranz 8 Zellen, indem auch $D^{V\underline{2}1}$ noch in Berührung mit En^{V} und Kz^{V} bleibt. Diese können aber auch nur von 6 Zellen umringt sein, da auf der andern Seite $B^{V\underline{2}1}$ den Pol ab und zu nicht mehr erreicht. Hinsichtlich der prospektiven Bedeutung sind die Zellen dieses Ringes (Kranzzellen) Mesoectodermzellen. Sie liefern in diesem V. Teilungsschritt Ectoderm nach außen und nach dem Pol einen Kranz von Mesoderm.

Fig. 5.

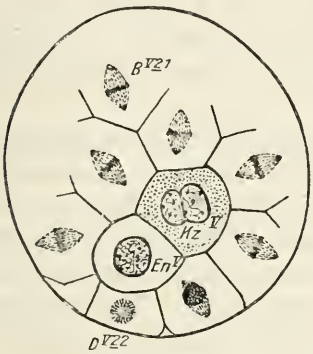

Fig. 6.

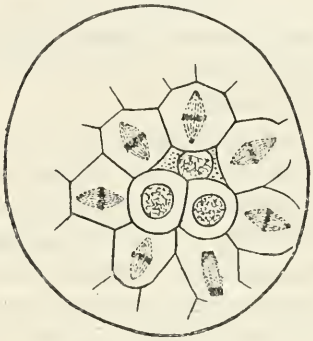

Fig. 7.

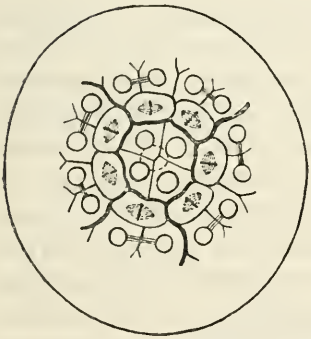

Fig. 8.

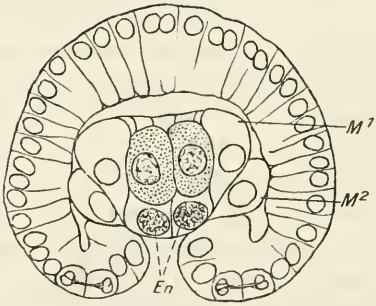

Fig. 5—7. Ansichten vom vegetativen Pol.
Fig. 5. Ende des VI. Furchungsschrittes; Teilung der Kranzzellen.
Fig. 6. Ende des VII. Furchungsschrittes. Teilung des Mesodermringes (M^{VI}), Versenkung der Urkeimzelle; Urentodermzelle, geteilt in En^{VI1} und $En^{VI\underline{2}}$.
Fig. 7. Ende des VIII. Furchungsschrittes. Der innere Mesodermring (M^{VII1}) in Mitose, der äußere soeben geteilt ($M^{VII2} \rightarrow M^{VIII2}$). Unter den 4 Entodermzellen die Urkeimzelle.
Fig. 8. Querschnitt. Gastrulation. M^{1} innerer, M^{2} äußerer Mesodermring. Im Blastoderm Mitosen der IX. Teilungswelle.

Auf das Stadium 32 folgt damit das Ruhestadium 62 ($60 + En^{V} + Kz^{V}$). Dann holt die Entodermzelle den VI. Teilungsschritt nach, während inzwischen am animalen Pol der VII. Teilungsschritt des Blastoderms

beginnt. Dieser läuft ganz zu Ende, ohne daß an $En^{VI\,1}$, $En^{VI\,2}$ und Kz^{V} eine Änderung zu bemerken wäre. Der Mesodermring enthält die Zellen, die sich zuletzt teilen. Die Spindeln sind hier alle gegen den Pol gerichtet (Fig. 6). Während dieses Teilungsschrittes sinkt die Urkeimzelle neben den beiden Entodermzellen allmählich in die Tiefe, wo sie sich zum VI. Teilungsschritt vorbereitet, den sie noch nachzuholen hat. Es folgt zunächst ein Ruhestadium mit 106 Ectodermzellen, 14 Mesodermzellen, in zwei Ringen um den Pol angeordnet[1], 2 Entoderm- und einer Urkeimzelle. Die Entodermzellen führen jetzt auch den VII. Teilungsschritt aus und ergeben so die 4 Entodermzellen der Blastosphaera. Darauf führt die in der Tiefe unter den 4 Entodermzellen liegende Urkeimzelle die VI. Teilung durch und liefert die beiden Urgenitalzellen.

Im nun folgenden VIII. Teilungsschritt kommt die Phasendifferenz der beiden Mesodermringe sowohl gegen die übrigen Blastodermzellen als auch unter sich deutlich zum Ausdruck. Beide teilen sich erst, wenn die Teilung im Blastoderm schon vollzogen ist; und der äußere Ring zeigt gegenüber dem inneren einen Vorsprung (Fig. 7). Am Ende dieses Teilungsschrittes enthält der Embryo insgesamt 212 Ectodermzellen, 28 Mesodermzellen, in zwei Ringen um den Blastoporus angeordnet, und 4 Entodermzellen.

Auf diesen Teilungsschritt folgt die Gastrulation. Die Entoderm- und Mesodermelemente sinken als ein Pfropf in die Tiefe und schieben die beiden Urkeimzellen vor sich her (Fig. 8). Ein Mesodermring (M^1) umgibt diese, während der andre (M^2) um die Entodermzellen gelagert ist. Der Urmund schließt sich im weiteren Verlauf wieder, nachdem noch die IX. Teilungswelle über den Embryo weggegangen ist. Bald nach der Einsenkung holen die Entodermzellen den VIII. Teilungsschritt nach. Sie sind später nicht mehr leicht zu unterscheiden, da sich die Mesodermzellen sehr stark vermehren und sie von allen Seiten dicht umlagern. Doch scheint sich die Phasendifferenz zwischen beiden Zellsorten noch lange zu erhalten. Die Urgenitalzellen zeichnen sich noch lange durch ihre Größe und Färbung aus. Ich habe keinerlei Anhaltspunkte dafür, daß sich später noch »sekundäres« Mesoderm vom Entoderm abspaltet.

Somit tritt in der Sonderung der Keimesbezirke von *Cyclops* eine erhebliche Ähnlichkeit mit den dotterarmen Cladocereneiern zutage. Von den Oktanten der vegetativen Keimeshälfte des 16-Zellenstadiums ist einer die Keimbahnzelle ($D^{IV\,1} = S^{IV}$) und liefert mit dem nächsten

---

[1] Natürlich schwankt die Zahl auch hier zwischen den oben für die Kranzzellen angegebenen Werten.

(V.) Teilungsschritt die äquatorial gelegene Urentodermzelle und die polare Urkeimzelle. Die sieben übrigen Oktanten sind Meso-Ectodermzellen; ihre polaren Abschnitte liefern einen Mesodermbogen, der sich um die polar verlagerten Urkeim- und Urentodermzellen zum Kreise schließt. Ein Unterschied gegenüber *Polyphemus* liegt darin, daß die Sonderung der Urkeimzelle vom somatischen Material einen Teilungsschritt später erfolgt, wodurch hier 7 statt 6 Meso-Ectodermoktanten entstehen.

Freiburg i. Br., Juli 1913.

Literatur.

Amma, K., 1911, Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. In: Arch. f. Zellforschung. Bd. 6.

Grobben, C., 1879, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. In: Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 2.

——, 1881, Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir. Ibid., Bd. 3.

Haecker, V., 1892, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung bei *Cyclops*. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39.

——, 1897, Die Keimbahn von *Cyclops*. Ibid., Bd. 49.

Kühn, A., 1911, Über determinierte Entwicklung bei Cladoceren. In: Zool. Anz. Bd. 38.

——, 1912, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von *Polyphemus pediculus* de Geer. In: Zool. Jahrb. Bd. 35.

Pedaschenko, O., 1899, Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis*. In: Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 26.

Schimkewitsch, W., 1896, Studien über parasitische Copepoden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.

Urbanowicz, F., 1884, Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden. In: Zool. Anz. Jahrg. 7.

——, 1886, Contributions à l'embryologie des Copépodes. In: Arch. Slav. Biol. Vol. 1.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

Linnean Society of New South Wales.

Abstract of Proceedings. June 25th, 1913. — 1) Studies on Australian Mollusca. Part xi. By C. Hedley, F.L.S. During 1912, the writer spent a furlough in Europe and America. Opportunities occurred for prosecuting conchological studies. Many types were examined, and much information was gathered from the Cumingian Collection at the British Museum, the Lamarckian Collection at Geneva, the Collection of A. Angas at Newcastle, and that of Gould at Washington. Ten weeks were spent in constant study at the British Museum, during which almost the whole series of Australian marine gastropods and bivalves was examined. From these sources, critical notes on 160 species, mostly from East Australia, are presented, to which are added illustrations of 30 hitherto unfigured species. Several species are introduced as Australian. Many names falsely impressed

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 42

Autor(en)/Author(s): Fuchs Karl

Artikel/Article: Die Zellfolge der Copepoden. 625-631