

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

VON

CETOCHILUS SEPTENTRIONALIS GOODSIR.

Von

DR. CARL GROBBEN.

Mit 4 Tafeln und 2 Holzschnitten.

WIEN, 1881.

ALFRED HÖLDER,

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

Rothenthurmstrasse 15.

(Separat-Abdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Instituts zu Wien, Tom. III., Heft 3.)

Alle Rechte vorbehalten.

Die Entwicklungsgeschichte

von

Cetochilus septentrionalis Goodsir.

Mit 4 Tafeln und 2 Holzschnitten.

Von

Dr. Carl Grobben.

Die in dieser Abhandlung niedergelegten Untersuchungen mögen sich als zweiter Beitrag zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Entomostraken an meine vor zwei Jahren veröffentlichten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über *Moina* anreihen. Sie behandeln ausführlich nur die Entwicklung eines Copepoden.

Ursprünglich hatte ich jedoch die Absicht, auch noch aus jeder der übrigen Entomostrakenordnungen ein Object in gleicher Weise zu behandeln, bin aber durch andere Untersuchungen von dieser Frage abgelenkt worden. Ich habe deshalb das, was ich bisher bei den Cirripedien und Phyllopoden gefunden habe und der Mittheilung wert halte, im Anschluss an die Darstellung der *Cetochilus*entwicklung in dem letzten Abschnitte dieser Abhandlung mitgetheilt.

Die Entwicklungsgeschichte der frei lebenden Copepoden ist schon mehrere Male Gegenstand der Untersuchung gewesen. Womit man sich aber vorzüglich hiebei beschäftigte, war die freie Metamorphose der Naupliuslarve zum geschlechtsreifen Thier, und es sind in dieser Hinsicht besonders die Arbeiten von C. Claus¹⁾ hervorzuheben, welche rücksichtlich der äusseren Körperform und

¹⁾ C. Claus, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Archiv f. Naturgesch., 24. Jahrg. 1858, p. 39; ferner: Die frei lebenden Copepoden. Leipzig 1863, p. 73.

der Extremitätensprossung dieses Gebiet fast erschöpfend behandelt haben.

Wenn auch nicht in gleichem Masse den vor das Naupliusstadium fallenden Entwicklungsvorgängen die Aufmerksamkeit zugewendet wurde, so liegen doch auch Beobachtungen über die Furchung vor, die von C. Claus¹⁾, Ed. van Beneden und E. Bessels²⁾ und P. Hoek³⁾ stammen. Bei diesen Beobachtungen handelte es sich jedoch stets nur um Feststellung der Furchungsart, ohne weiteres Eingehen auf das Detail der Furchung. Damit konnte aber nicht die heute wichtige Frage betreffs der ersten Anlage und Bildung der Keimblätter beantwortet werden. In dieser Beziehung blieb in der Entwicklungsgeschichte der Copepoden fast Alles zu thun übrig, und die in Folgendem darzulegenden Beobachtungen mögen vor Allem Einiges zur Ausfüllung dieser Lücke beitragen. Es boten sich aber, wie es sich zeigen wird, auch bei der Untersuchung der weiteren Entwicklungsstadien noch einige neue Funde.

Mit Rücksicht auf den Umstand jedoch, dass, wie ich eben auseinandergesetzt habe, die Entwicklung des Nauplius zum erwachsenen Thier ziemlich genau, in einigen Theilen sogar erschöpfend beobachtet ist, habe ich meine Untersuchungen nicht bis zu dem Stadium der Geschlechtsreife, sondern bloss bis zu dem ersten und zweiten, dem Cyclopsstadium entsprechenden Entwicklungszustand ausgedehnt.

Es handelte sich nun zunächst um ein günstiges Untersuchungsobject. Als solches bot sich das Ei von *Cetochilus septentrionalis*, welches sich nicht bloss durch seine Durchsichtigkeit, eine Eigenschaft, die übrigens zahlreichen anderen Eiern frei lebender Copepoden zukommt, sondern auch durch seine bedeutende Grösse auszeichnet, sowie ferner durch den Umstand sich zur Untersuchung in hohem Maasse eignet, dass abweichend von dem sonstigen Vorkommen bei Copepoden jedes Ei für sich einzeln abgelegt wird. Ich fand *Cetochilus* in dem pelagischen Auftriebe in Triest, wo ich zu Ostern des Jahres 1880 an der k. k. zoologischen Station den bei weitem grössten Theil

¹⁾ l. c.

²⁾ E. van Beneden und E. Bessels, Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes. Mémoires couronn. et mém. d. savants étrangers publ. par l'acad. roy. d. Belgique. T. XXXIV. 1863.

³⁾ P. Hoek, Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryologie der frei lebenden Copepoden. Niederl. Archiv. f. Zoolog. Bd. IV. 1877—78.

der Arbeit ausführte. Leider war das Material nur durch einige Zeit reich; später zeigte sich *Cetochilus* im Auftriebe nur selten. So ist noch manche Lücke auch in dieser Untersuchung vorhanden, ungeachtet deren ich jedoch die Beobachtungen, wie sie vorliegen, veröffentliche, da ich nicht wieder so bald Gelegenheit haben werde, den bezeichneten Copepoden untersuchen zu können.

Die Eier und ebenso zum grössten Theile die Larvenstadien wurden lebend beobachtet, da sie sich gegen Reagentien (Alkohol, Osmiumsäure, Pierinsäure) sehr empfindlich zeigten. Die Larvenstadien wurden jedoch auch gehärtet und gefärbt. Die Härtung geschah nach kurzer Behandlung mit Osmiumsäure in Alkohol, worauf die Larven auf eine Reihe von Stunden (bis 12 Stunden) in sehr schwach verdünntes Beale'sches Carmin gelegt wurden. Dieses färbt, wie ich mich auch bei anderen Crustaceen (Phyllopoden, Cirripedien) überzeugte, durch dünne Chitincuticulae durch und kann als Färbemittel für mit zarter Cuticula versehene Kruster sehr empfohlen werden.

Bei der Darlegung meiner eigenen Beobachtungen will ich zuerst die Eiablage besprechen, ehe ich zur Darstellung der Ei-entwicklung übergehe, welche letztere ich in drei Abschnitten mit folgendem Inhalte zu behandeln gedenke:

1. Das Ei, die Furchung und Keimblätterbildung.
2. Die weitere Entwicklung bis zum Ausschlüpfen des Nauplius.
3. Die freie Metamorphose des Nauplius bis zum ersten *Cetochilus*stadium.

Die Eiablage.

In der Regel finden wir, dass die Weibchen der frei lebenden Copepoden die Eier in am Abdomen befestigten Säckchen bis zum Ausschlüpfen der Nauplien mit sich herumtragen. Von dieser Regel macht jedoch *Cetochilus septentrionalis* eine Ausnahme. Hier werden die Eier nicht in Säckchen herumgetragen, sondern einzeln in das Wasser abgesetzt. Man findet sie so auf dem Boden der Glasgefässe, in denen die Geschlechtsthiere gehalten werden, liegen.

Cetochilus septentrionalis ist nicht der einzige Copepode, welcher die Eier einzeln ablegt. Dasselbe thun noch einige andere Calaniden. So fand ich dunkle, 0.074 Mm. im Durchmesser betragende Eier, welche, wie ich mich überzeugte, von *Dias longiremis* abgelegt wurden. Dieselben sind von einer dicken Schalen-

haut umgeben, welche zuweilen stumpfe Leisten trägt. Ausserdem fischte ich in den Gläsern zwei von den erwähnten verschiedene Copepodeneier, deren Mütter ich nicht ausfindig machen konnte. Calaniden sind es gewiss, da in dem Glase, in welchem ich mein Untersuchungsmaterial hielt, nur Calaniden waren, neben einigen anderen kleinen Copepoden, welche jedoch Eiersäckchen trugen. Das eine der erwähnten Calanideneier mass 0·07 Mm. im Durchmesser, besass eine glatte Eischale und einen durchsichtigen, bläulich-grünlichen Dotter; das andere mass 0·084 Mm. und war mit einer dünnen Eischale und durchsichtigem Dotter ausgestattet.

Was die Zahl der von *Cetochilus septentrionalis* abgelegten Eier anbelangt, so wechselt dieselbe, wie ja überhaupt die Menge der abgelegten Eier bei allen Thieren je nach den Ernährungsbedingungen und wohl auch dem Alter der Geschlechts-thiere Schwankungen zeigt. Sie scheint immer eine ziemlich beträchtliche zu sein. Ein Thier, welches ich in einem Uhrschälchen isolirte, legte 22 Eier ab.

I. Entwicklungsperiode.

Das Ei, die Furchung und Keimblätterbildung.

Das gelegte Ei von *Cetochilus* (Taf. I, Fig. 2) ist kugelförmig und besitzt den bedeutenden Durchmesser von 0·17 Mm. Der Dotter desselben besteht aus einem körnigen Protoplasma, in welchem sich Kügelchen einer eiweissartigen Substanz eingelagert finden, die den Nahrungsdotter des Eies darstellen. Eine verschiedene Beschaffenheit des Protoplasmas an den beiden Polen (polare Differenzirung) des Eies ist nicht zu beobachten, ebenso wenig wie eine polare Anordnung des Nährmaterials. Bildungsdotter sowohl, als Nahrungsdotter sind farblos. Der grosse Eikern ist an den abgelegten Eiern bereits umgewandelt und in der Nähe der Peripherie gelegen.

Das Ei wird von einer Hülle umgeben, welche an der Aussenfläche in zarte, unregelmässig verlaufende und verzweigte Leisten erhoben ist. Diese Leisten hängen jedoch nicht zusammen, sondern sind unterbrochen und verlaufen sich an ihren Enden allmählig. Von der Oberfläche besehen, findet man daher am Ei eine grosse Anzahl sich verlaufender Linien, die Kanten der genannten Leisten (Taf. 1, Fig. 1 B); im optischen Schnitt (Fig. 1 A) kleine Spitzchen, so dass das Ei in dieser Ansicht wie mit Stacheln besetzt erscheint (Fig. 2 dh).

Anfänglich macht es den Eindruck, als wäre das Ei von zwei Membranen umgeben, von denen die innere glatt ist, die äussere dagegen sich in Falten erhoben hat. Bei genauerer Untersuchung überzeugt man sich jedoch von dem eben auseinandergesetzten Sachverhalte.

Ueber die Entstehungsweise dieser Leisten hatte ich nur an einigen Eiern eines einzigen Geleges Beobachtungen zu machen Gelegenheit gehabt, welche ich hier anführen will.

Als die Eier gelegt wurden, waren sie hüllenlos, ihre Form in Folge ihres Durchganges durch den engen Eileiter die eines langgestreckten Ovals, manchmal sogar bisquitförmig. Kurze Zeit nach ihrer Ablage zogen sie sich zu einer Kugel zusammen und begannen ein structurloses Häutchen abzuschneiden. Die Eioberfläche war jedoch zu dieser Zeit nicht glatt, sondern in Leisten erhoben, die Folge einer vielleicht durch den Reiz des Wassers hervorgerufenen Contraction des Eies. In Folge dieser höckerigen Beschaffenheit der Oberfläche des Eies ist auch die Eihaut, welche während dieser Zeit abgeschieden wird, in den Höckern entsprechende Leisten erhoben. Später jedoch glättete sich die Eioberfläche. Während dieser Zeit erfolgt aber noch immer die Bildung der Eihaut, deren spätere, innere Schichten daher nicht mehr höckerig, sondern glatt sind. Es geht aus dieser Beobachtung zugleich auch hervor, dass die Hüllhaut des Eies ein Product des Eidotters ist, und somit als „Dotterhaut“ bezeichnet werden muss.

Schon C. Claus¹⁾ hat ganz richtig die dem Ei von *Cyclops* anliegende Hülle als Abscheidungsproduct des Dotters betrachtet. C. Claus liess dieselbe bereits im unteren Theile des Eileiters sich bilden, während sie sich wahrscheinlich bei allen frei lebenden Copepoden erst nach der Ablage und der während dieser vor sich gehenden Befruchtung bilden dürfte. Dagegen betrachtet Ed. van Beneden²⁾ die Eihaut als ein Product der Eileiterzellen und bezeichnet dieselbe somit als Chorion. H. Ludwig³⁾ schloss sich der Claus'schen Auffassung an und ebenso P. Hoek⁴⁾, der jedoch die Membranbildung sogar schon in der Keimdrüse beginnen lässt.

¹⁾ C. Claus, Zur Anatomie etc. der Copepoden, p. 36.

²⁾ Ed. van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Mém. couronn. et mém. d. savants étrangers publ. par l'Acad. roy. de Belgique. Bd. XXXIV, p. 127, und Ed. van Beneden und E. Bessels l. c. p. 51—52.

³⁾ H. Ludwig, Ueber Eibildung im Thierreich. Würzburg 1874, p. 97.

⁴⁾ P. Hoek, l. c. p. 58.

Kurz nach der Ablage des Eies erfolgt die Ausstossung der Richtungskörper, und zwar werden zwei solche ausgestossen, der erste noch vor Bildung der Dotterhaut, der zweite nach erfolgter Ausscheidung der letzteren. Der erste wird, weil ausserhalb der Eihaut gelegen, sehr leicht weggeschwemmt, was auch fast immer geschieht, der zweite bleibt, da er innerhalb der Eihaut liegt, am Ei. Man findet daher an den Eiern in der Regel nur ein einziges Richtungskörperchen vor, nur sehr selten kommen beide an dem sich furchenden Ei zur Beobachtung, offenbar dann, wenn die Ausscheidung des Dotterhäutchens etwas früher als die Ausstossung des ersten Richtungskörpers ihren Anfang genommen hat.

Der kleine Rest des Eikerns, welcher bei der Ausstossung der Richtungskörper nahe der Oberfläche des Eies lag, rückt nun wieder gegen das Centrum des letzteren, indem er gleichzeitig durch Imbibition von Kernsaft bedeutend an Grösse zunimmt. Derselbe hat ein homogenes Aussehen und liegt inmitten einer strahligen Figur des Eiprotoplasmas. Wenn der Eikern centralwärts wandert, erscheint im Ei an einer anderen Stelle, und zwar, so viel ich in Erinnerung habe, stets am vegetativen Pole, nahe der Oberfläche ein zweites, anfangs kleines helles Bläschen, welches ebenfalls in der Mitte einer strahligen Figur liegt. Dasselbe rückt, gleichfalls centralwärts wandernd, dem Eikern entgegen, während es gleichzeitig durch Imbibition mit Kernsaft zu einer ansehnlichen Grösse heranwächst. Dieses zweite Gebilde ist offenbar der Spermakern. Endlich stossen die beiden Kerne, Eikern und Spermakern, aneinander und sind nur noch durch eine zarte Wand von einander geschieden. Dieses Stadium, auf welches sogleich die Bildung der ersten Kernspindel folgt, zeigt uns Fig. 2. Ich will noch hinzufügen, dass ich stets nur einen einzigen Spermakern beobachtet habe.

Ich habe diese Vorgänge, welche mit den gleichen Vorgängen in den Eiern anderer Thiere, wie sie besonders durch die Untersuchungen Bütschli's, O. Hertwig's und Fol's festgestellt wurden, vollständig übereinstimmen, ein wenig ausführlicher beschrieben, weil dieselben bei den Arthropoden bisher noch nicht beobachtet wurden. Die von mir gegebene Beschreibung ist nur nach Beobachtungen dieser Vorgänge am lebenden Ei gemacht; dasselbe eignet sich wegen seiner ausserordentlichen Durchsichtigkeit dazu sehr gut, und ich habe den geschilderten Process mehrere Male immer in derselben Weise verlaufend zu beobachten Gelegenheit gehabt.

Wenn auch die Ausstossung des Richtungskörpers und der Vorgang der Vereinigung von Ei- und Spermakern bei Arthropoden noch nicht Gegenstand der Beobachtung waren, so sind doch schon Richtungskörper bei Arthropoden bekannt gewesen, deren Deutung als solche nach den Untersuchungen am Copepodenei unzweifelhaft als richtig erscheint. So hat E. Metschnikoff¹⁾ am Ei von *Nebalia* und P. Hoek²⁾ an dem von *Balanus balanoides* den Richtungskörper gesehen; ferner habe ich³⁾ einen am Ei von *Moina rectirostris* vorkommenden Körper als Richtungskörper gedeutet. Endlich sind in neuester Zeit Richtungskörperchen auch an den Eiern von *Asellus aquaticus* bekannt geworden. L. F. Henneguy⁴⁾, welcher diesen Fund machte, theilt mit, dass er an allen von ihm untersuchten Eiern zwei (manchmal auch vier) kleine Kügelchen zwischen Dotter und Chorion sah, ja zweimal sogar die Ablösung eines solchen Körperchens vom Eidotter beobachten konnte. Diese Körperchen verschwinden, wenn der Dotter in zehn Furchungskugeln zerfallen ist. Wahrscheinlich werden die Richtungskörperchen wie bei *Cetochilus* zwischen die Furchungskugeln gedrängt. Freilich fehlt in allen diesen Fällen der durch directe Beobachtung geführte Nachweis über die Abstammung dieser Körperchen. Nichtsdestoweniger erscheint mir die Deutung dieser Gebilde als Richtungskörper berechtigt.

Der aus der Vereinigung von Eikern und Spermakern hervorgegangene Furchungskern liegt nur scheinbar im Centrum des Eies. Man kann sich durch Messungen überzeugen, dass er excentrisch, und zwar stets dem durch die Lage der Richtungskörper bezeichneten animalen Eipole näher als dem vegetativen gelegen ist. Diese excentrische Lage des Furchungskernes ist neben den Richtungskörperchen das einzige Zeichen einer polaren Differenzierung am ungefurchten Ei.

Als bald, nach der Vereinigung von Ei- und Spermakern, beginnt die Furchung, indem sich der Furchungskern in eine Kernspindel verwandelt. Die Kerntheilung erfolgt senkrecht zu

¹⁾ E. Metschnikoff, Die Entwicklungsgeschichte von *Nebalia*. St. Petersburg 1868 (russisch). Ich verweise auf die Fig. 2 der I. Tafel.

²⁾ P. Hoek, Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von *Balanus*. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III, 1876—77.

³⁾ C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arbeiten aus d. zoolog. Inst. zu Wien, Bd. II, 1879, p. 7.

⁴⁾ L. F. Henneguy, On the Existence of Polar Globules in the Ovum of the Crustacea. Annals and Magazine of natur. hist. 5. ser. Bd. VI, Decemberheft 1880, p. 465, aus dem Bull. Soc. Philom. Paris, April 10, 1880.

der Eiaxe, welche man sich vom animalen zum vegetativen Pol gezogen denkt. Bald tritt auch die Furchung des Dotters ein (Fig. 3). Diese ist entsprechend der Kerntheilung eine meridionale (mit Rücksicht auf die Eiaxe). Die Furchung ist total, wie schon C. Claus und Ed. van Beneden angaben, während P. Hoek nach seinen Beobachtungen diese Angaben nicht zu bestätigen vermochte. Schon in diesem Stadium ist im Centrum des Eies eine kleine spindelförmige Furchungshöhle zu bemerken, in welcher sich einige Dotterkörnchen befinden.

Die nächste Furche ist äquatorial. Wir erhalten so vier Furchungskugeln. Diese bleiben aber nicht gerade über einander liegen, sondern verschieben sich ein wenig gegen einander (Fig. 4).

Die darauf folgende Furche ist wieder eine meridionale (Fig. 5). Dieselbe verläuft, da die aus der vorigen Segmentation hervorgegangenen vier Furchungskugeln gegen einander verschoben sind, in einer gebrochenen Linie um das Ei.

Aus dem so resultirenden Achtzellenstadium geht durch eine äquatoriale Furche das Sechszehnzellenstadium hervor (Fig. 6). Die von den Furchungskugeln eingeschlossene Furchungshöhle hat bedeutend an Grösse zugenommen und ist mit dem von den Furchungskugeln abgestossenen Nahrungsdotter erfüllt. In diesem Stadium findet man den Richtungskörper nicht mehr auf der Eioberfläche, wie bisher; denn derselbe hat eine Wanderung in die Tiefe angetreten und man kann ihn an derselben Stelle, an der er früher aussen lag, aber zwischen den Furchungskugeln, in die Tiefe gedrängt, finden.

Die nächste Theilung der Furchungskugeln erfolgt in senkrechter Richtung auf die vorhergegangene. Aus derselben resultiren somit 32 Zellen (Fig. 7). Während aber bis jetzt eine Verschiedenheit in der Grösse, wenigstens eine bedeutendere, zwischen den Furchungskugeln nicht constatirt werden konnte, zeigt sich eine solche in diesem Stadium zuerst. Es theilt sich nämlich die untere nach links zu gelegene Zelle (Fig. 6) in zwei ungleiche Theile, eine kleine Zelle und eine grosse, und zwar erfolgt die Theilung dieser Zelle erst, nachdem die aller übrigen Furchungskugeln bereits erfolgt ist.

Betrachtet man ein Ei aus diesem Stadium von der in der Seitenansicht nach unten gekehrten Seite (Fig. 8), so kommen die kleine und die grosse Zelle in die Mitte zu liegen, die übrigen Furchungszellen liegen bilateral-symmetrisch zu denselben. Die im Centrum gelegene grosse Zelle (cen) zeichnet sich durch die

grössere Menge von Nahrungsdotterballen, sowie das grobkörnigere Protoplasma aus und fällt durch diese Eigenthümlichkeiten in der Regel sofort in die Augen. Dieselbe enthält, wie aus den späteren Stadien hervorgeht, nur Entodermpartikelchen; da sie aber nur den centralen Entodermtheil bildet, so will ich sie von nun an als „centrale Entodermzelle“ bezeichnen. Aus dem weiteren Verlauf der Entwicklung zeigt sich nämlich, dass auch die kleine Zelle (ven), welche sich durch einen mit zahlreichen kleinen Kernkörperchen versehenen Kern auszeichnet, eine Entodermzelle ist und ebenso die vier zu Seiten der kleinen und der centralen Entodermzelle gelegenen Zellen Entodermtheilchen enthalten. Die kleine Entodermzelle will ich wegen ihrer Lage vor der centralen als „vordere Entodermzelle“, die vier letzteren als „Seitenzellen“ bezeichnen. Der weitere Verlauf der Entwicklung zeigt weiter, dass die hinter der centralen Entodermzelle gelegene Furchungskugel neben Ectodermtheilchen (u) sämtliche Mesodermpartikelchen in sich enthält.

Wir können somit in diesem Stadium bereits ein Vorn und Hinten unterscheiden. Vorn ist bezeichnet durch die Lage der kleinen Entodermzelle, hinten durch die das Mesoderm enthaltende Furchungskugel. Die Seite, welche uns das Ei in Fig. 8 zukehrt, entspricht der späteren Ventralseite des Thieres; ich kann dies jedoch nur als höchst wahrscheinlich hinstellen. Da, wie wir später sehen werden, der Gastrulamund vollständig geschlossen wird, ist es äusserst schwierig, die Orientirung der Körperseiten in den der Gastrulaschliessung zunächst folgenden Stadien festzuhalten, was später wieder möglich wird. Ich habe mich unzählige Male bemüht, diese Frage durch directe Beobachtung der Entwicklung an demselben Ei von dem Gastrulastadium angefangen bis zum Auftreten der zweiten Antenne zu entscheiden, was mir aber nicht gelang, da die Eier während eines so langen Verweilens unter dem Deckgläschen stets Schaden litten und ein zu reicher Zusatz von Wasser dieselben zum Rollen brachte.

Betrachten wir das Ei von der Seite, und zwar im optischen Schnitt, so finden wir im Centrum der Furchungskugeln die kreisförmige Furchungshöhle, von deren Umgrenzung nur die kleine vordere Entodermzelle ausgeschlossen ist (vergl. Fig. 11). Wir bemerken in der Furchungshöhle jetzt auch den Richtungskörper (Fig. 11 r) welcher schon im vorhergehenden Stadium zwischen die Furchungszellen in die Tiefe gedrängt wurde.

Nach dieser Furchung, also im 32-Zellenstadium, tritt eine lange Pause in der Weiterentwicklung ein. Ich glaubte anfangs,

dass dieselbe nicht constant sein dürfte, und in einer äusseren Ursache ihren Grund hätte, überzeugte mich jedoch bald vom Gegentheil. Die Unterbrechung währt mehrere Stunden. Die Ursache dieser Erscheinung dürfte in einer Erschöpfung der Zellen zu suchen sein. Bis zu diesem Stadium nämlich erfolgen die Theilungen sehr rasch. Die Pause bezeichnet uns somit einen Ruhepunkt, in welchem sich die Zellen erholen, indem sie wahrscheinlich aus dem Nahrungsdotter ihre durch die Furchung aufgebrauchten Stoffe ersetzen.

Mit dem weiteren Verlaufe der Furchung theilen sich zunächst die an den Seiten des Eies gelegenen Zellen, und zwar zunächst die obere Reihe, welcher die untere bald nachfolgt (Fig. 9). Von grösserem Interesse ist aber die Bauchseite, weshalb ich von diesem Stadium an fast stets bloss diese abgebildet habe.

Besieht man dieses Stadium von der Bauchseite (Fig. 10), so findet man die vier grossen Seitenzellen durch eine äquatoriale Furchung in zwei über einander gelegene Zellen getheilt, ebenso die Zelle links, welche hinter den Seitenzellen gelegen ist, während die übrigen Zellen durch eine meridionale Furchung in zwei Abschnitte zerfielen. Nur die centrale und die vordere Entodermzelle sind ungetheilt geblieben. Wenn dieses Stadium im optischen Längsschnitt betrachtet wird, so zeigt es sich, dass die Furchungskugeln eine verschiedene Höhe besitzen (Fig. 11), indem die den Entoderm- und Ectoderm pol bekleidenden hoch, die im Aequator befindlichen dagegen niedrig sind. In Folge dessen ist die Furchungshöhle im optischen Schnitt nicht mehr kreisförmig wie bisher, sondern vom animalen zum vegetativen Pole ein wenig abgeplattet. Diese Abplattung nimmt in den späteren Stadien noch zu.

Das folgende Entwicklungsstadium (Fig. 12) zeigt die centrale Entodermzelle in zwei getheilt, die beiden hinter diesen gelegenen das Mesoderm enthaltenden Furchungskugeln noch in Theilung begriffen. Die übrigen Zellen des Blastoderms haben sich gleichfalls gefurcht, mit Ausnahme der vorderen Entodermzelle und der jederseits in der Vierzahl vorhandenen Seitenzellen, welche ungefurcht geblieben sind. Auch auf der Rückenseite des Eies (Fig. 13) haben sich sämtliche Zellen getheilt oder sind noch in Theilung begriffen. Hervorheben will ich noch, dass auch an dieser Seite eine bilateral symmetrische Anordnung der Blastodermzellen deutlich hervortritt.

Das nachfolgende von mir in Fig. 14 abgebildete Stadium unterscheidet sich nur wenig von dem eben besprochenen. Doch

ist es deshalb interessant, weil in demselben zum ersten Male alle drei Keimblätteranlagen getrennt in der Keimblase vorhanden sind.

Aus der Theilung der beiden die Mesodermtheile enthaltenden Zellen sind vier Zellen, je eine vordere grössere und eine hintere kleinere, hervorgegangen. Die vorderen grösseren (urms) enthalten das ganze Mesoderm; sie sind als „Urzellen des Mesoderms“ (Hatschek) zu bezeichnen; die beiden hinteren kleineren sind Ectodermzellen. Inzwischen theilen sich auch die vier Seitenzellen und zwar die den centralen Entodermzellen proximalen durch eine äquatoriale, die distalen durch eine meridionale Furche. In der Fig. 14 finden wir sie zumeist noch in der Theilung begriffen. Die an die centralen Entodermzellen anstossenden, in der Figur mit sen bezeichneten Theilungsproducte der proximalen Seitenzellen enthalten nur Entodermtheilchen und bilden mit den centralen und der vorderen kleinen Zelle (ven) die Anlage des inneren Keimblattes, des Entoderms. Sämmtliche übrigen Zellen gehören dem Ectoderm an. Alle drei Keimblätteranlagen sind, wie ich noch hervorheben will, bilateral-symmetrisch gestaltet.

In dem folgenden Furchungsstadium (Fig. 15) sind die beiden centralen Entodermzellen durch eine quere Furche in je zwei Zellen zerfallen; ebenso haben sich die Urzellen des Mesoderms getheilt, so dass nun vier Mesodermzellen in der Keimblase vorhanden sind. Auch in den meisten der übrigen Blastodermzellen ist eine Theilung erfolgt.

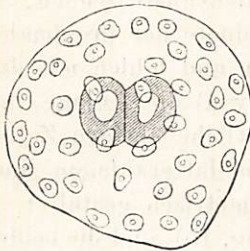
Ich habe früher die beiden Zellen des Mesoderms als „Urzellen“ bezeichnet. Nun finden wir aber vor dem Hineinrücken des Mesoderms dieses letztere aus vier Zellen bestehend. Es entsteht daher die Frage, ob nicht etwa alle vier Zellen als Urzellen aufzufassen sind? Diese Frage muss verneint werden. Nur die beiden mittleren, sich in der Meridianebene berührenden Mesodermzellen (urms) sind als „Urzellen“ des Mesoderms zu bezeichnen, da wir sehen werden, dass sich im Naupliusstadium in dem hintersten Körperabschnitte jederseits nur eine noch undifferenzierte Mesodermzelle findet, welche den Mesodermgebilden der später auftretenden Segmente den Ursprung geben, sich jederseits aber zwei finden müssten, falls alle vier Mesodermzellen Urzellen wären.

Wir können den Theilungsvorgang der Mesodermzellen in der Keimblase nur als eine Vermehrung des Mesoderms auffassen, und es ist dieses Entwicklungsstadium des Mesoderms mit

dem von C. Rabl¹⁾ bei *Planorbis* in Fig. 17 A abgebildeten zu vergleichen. Bei *Planorbis* findet diese erste Mesodermvermehrung erst an den bereits in die Furchungshöhle hineinrückten Urzellen statt, ein Vorgang, welcher bei *Cetochilus* noch innerhalb der Keimblase erfolgt.

Dass diese Deutung die richtige ist, wird auch durch eine andere von mir gemachte Beobachtung wahrscheinlich gemacht. Ich sah nämlich an einem kleinen sehr durchsichtigen Copepodenei, dessen Mutter ich zu bestimmen verabsäumte, unter der Keimhaut zwei grosse Zellen liegen, welche sich auch durch den Besitz grosser Kerne auszeichneten. Die beiden an einander

Fig. 1.



stossenden Zellen bildeten eine bilateralsymmetrische Anlage (vergleiche beistehenden Holzschnitt). Dieselben fasse ich als die Urzellen des Mesoderms auf. Allerdings fehlt mir der Beweis dafür, welcher nur durch die Verfolgung der Weiterentwicklung dieser Zellen geliefert werden kann. Indessen gestatten die Vorgänge an dem von mir beobachteten *Cetochilusei* auch ohne diese einen Schluss zu ziehen.

Wir hätten hier somit ein Copepodenei, wo das Mesoderm in seiner ersten Anlage durch zwei Zellen in die Tiefe rückt. Dass diese beiden Zellen in der Tiefe der Keimhaut einem normalen Entwicklungsvorgang angehören, kann ich mit Sicherheit behaupten, da ich dieselben an sämtlichen Eiern zweier Gelege beobachtete.

Kehren wir nun zur Darstellung der weiteren Entwicklung des *Cetochiluseies* zurück, so finden wir, dass sich die vier Entodermzellen zu Seiten der vier centralen durch eine meridionale Furche getheilt haben (vergl. Fig. 16). Dieses Stadium geht der örtlichen Trennung der drei Keimblätter voraus; es ist nach der Definition Rabl's als *Blastosphaera* zu bezeichnen. Mit ihm schliesst die erste Entwicklungsperiode ab.

II. Entwicklungsperiode.

Die weitere Entwicklung bis zum Ausschlüpfen des Nauplius.

Zur Zeit, wenn die Theilung der zu Seiten der centralen Entodermzellen gelegenen Furchungskugeln erfolgt, rücken die

¹⁾ C. Rabl, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphologisches Jahrbuch, Bd. V.

vier Mesodermzellen in die Furchungshöhle hinein (Fig. 16). Denselben folgen die vier hinter ihnen gelegenen Ectodermzellen nach; letztere werden mechanisch, in Folge des Hineinrückens der Mesodermzellen, mitgerissen. Nun senken sich auch die vordere Entodermzelle, sowie die acht Entodermzellen (sen) zu Seiten der centralen in die Tiefe (in Fig. 16 sind sie schon zum Theil in die Tiefe getreten), und damit hat die Gastrulation begonnen. Die Langsamkeit und die eigenthümliche Art, wie die Einstülpung des Entoderms verläuft, zeigen, dass die letztere, wie auch das Einrücken der Mesodermzellen, mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist. Die zu überwindenden Hindernisse liegen einestheils in der bedeutenden Grösse der Entodermzellen, andernteils in der Kleinheit der Furchungshöhle.

Der Vorgang der EntodermEinstülpung ist folgender. Wenn die acht seitlichen Entodermzellen und die vordere Entodermzelle hineinzurücken beginnen, senken sich anfänglich auch die vier centralen Entodermzellen ein wenig ein. Sowie die ersteren aber tiefer hinabgelangen, zwingen sie die letzteren ein; in Folge dessen werden diese etwas in die Höhe gedrängt und stehen wie ein Pfropf vor (vergl. Fig. 18).

Erst nachdem die seitlichen Entodermzellen in die Tiefe gerückt sind, beginnen auch die vier centralen hinabzusinken (Fig. 19). Die Einsenkung ist hinten tiefer als vorn. Hinten erhebt sich das Ectoderm in einer ziemlichen Breite zu einer steil in die Gastralhöhle abfallenden Wand, während es vorn allmählig gegen die Gastralhöhle abfällt. Zu den Seiten des Gastrulamundes ist das Ectoderm zu zwei Wülsten erhoben, die wir auch noch später (Fig. 20) wiederfinden.

Während dieser Zeit sind die vier Mesodermzellen bereits ganz aus der Blastosphaera in die Furchungshöhle hineingelangt und haben sich abgerundet. Sie liegen jetzt zwischen Ectoderm und dem sich einstülpenden Entoderm, und zwar zwei davon, die beiden in der Blastosphæra medial gelegenen (urms) etwas tiefer und in der Mittellinie an einander stossend, die beiden anderen (ms) lateralwärts zugleich ein wenig vor und über den ersteren (Fig. 17 und 19).

Mit dem steten Tieferrücken der centralen Entodermzellen wurde eine Anzahl der an den Mundrand anstossenden Ectodermzellen mit in die Tiefe gerissen, wie wir dies schon bei dem Austritte der Mesodermzellen aus der Blastosphæra gesehen haben. Diese Ectodermzellen haben sich indessen getheilt; die Theilung

derselben beginnt schon zu einer Zeit, wo die centralen Entodermzellen sich eben anschicken, in die Tiefe zu wandern.

Nun erfolgt die Schliessung des Gastrulamundes (Fig. 20 gm). Wir haben soeben gesehen, dass bei der Gastrulation eine grosse Zahl der das Entoderm und Mesoderm begrenzenden Zellen in die Tiefe gerissen wird. Alle diese Zellen erscheinen wieder im Gastrulamund und verschliessen denselben. Es stülpt sich somit der mit eingezogene Theil des Ectoderms wieder zurück. Zunächst treten die Seitenränder des Gastrulamundes, welche schon früher stärker vorsprangen (Fig. 20), zusammen, und dann erfolgt die Schliessung zunächst vorn, später auch hinten. Der Gastrulamund schliesst sich vollständig. Die Schliessung geschieht in einer Linie, welche parallel mit der Längsachse des Embryo geht. Dass diese Seite der späteren Bauchseite entspricht, kann ich nur als höchst wahrscheinlich hinstellen.

Die Gastrulaschliessung bei *Cetochilus* erfolgt nicht, wie in den meisten bekannten Fällen, von hinten gegen vorn, sondern umgekehrt gerade hinten verschliesst sich der Mund zuletzt. Wir finden weiter, dass der Gastrulamund hinten breiter ist als vorn, während er sonst umgekehrt vorn breiter und hinten schmaler ist. Diese Abweichung in der Schliessung sowie in der Gestalt des Mundes der *Cetochilus*gastrula lässt sich aus der Anlage der Keimblätter erklären. Hinten rücken breite Zellfronten in die Segmentationshöhle hinein, während gegen vorn sich die einzustülpende Partie verschmälert; so wird nothwendigerweise der Gastrulamund hinten breiter werden und sich gegen vorn zu verschmälern; aus demselben Grunde erfolgt die Schliessung desselben hinten auch später als vorn.

Ich will jedoch hier eine Beobachtung anfügen, welche ich allerdings ein einziges Mal machte, da sich später keine Gelegenheit mehr ergab, selbe zu wiederholen. Ich fand nämlich, dass unterhalb des geschlossenen Gastrulamundes (Ectoderms) das Entodermsäckchen noch offen war und sich erst allmählig zu einem Säckchen und zwar in der Richtung von hinten nach vorn verschloss. Es erfolgte somit auch hier die Gastrulaschliessung regelmässig, der Process geht jedoch in der Tiefe vor sich, nachdem sich das Ectoderm über dem Entoderm bereits geschlossen hat, während die Ectodermschliessung durch ein anderes bereits hervorgehobenes Moment beeinflusst ist.

Die Gastrula hat P. Hoek¹⁾ beschrieben und abgebildet.

¹⁾ l. c. p. 64—65.

Hoek lässt jedoch die Gastrulaeinstülpung an dem Eipole vor sich gehen, an welchem die Afteröffnung des Nauplius entsteht, und konnte auch nicht mit Sicherheit entscheiden, ob sich die Gastrulaöffnung vollständig schliesst oder nicht.

Von der Schliessung des Gastrulamundes bis zum Nauplius habe ich nur zwei Stadien beobachtet, wodurch eine Lücke in der Reihe entsteht, wenn ich dieselbe auch nach Kräften bei bereits etwas abnehmendem Material auszufüllen bestrebt war.

Von dem zuletzt besprochenen Stadium zu dem in Fig. 21 abgebildeten ist ein ziemlicher Sprung. Wir sehen an dem von der Seite gesehenen, zum Theil im optischen Schnitt gezeichneten Embryo die Bauchseite etwas abgeflacht. Die Ectodermzellen zeichnen sich hier gegenüber denen die Rückenseite bekleidenden durch ihre ansehnliche Höhe aus. Am Vorderende des Embryo, etwas gegen die Dorsalseite hin, sind die Ectodermzellen noch höher und eng bei einander stehend, und diese Zellgruppe dürfte als die erste Anlage der Scheitelplatte anzusehen sein. Die Mesodermzellen haben sich bedeutend vermehrt und erfüllen die Segmentationshöhle bis auf eine kleine Stelle ziemlich vollständig. An der Bauchseite und auch seitlich sind die Mesodermzellen klein; am Rücken dagegen finden wir eine Gruppe grosser Zellen, jederseits ganz regelmässig gelagert, wie ich es in Fig. 21 abgebildet habe. Diese Zellen stellen die Anlage der grossen Muskeln, welche beim Nauplius vom Rücken zu den Extremitäten hinziehen, dar. Welche von den hinteren Zellen die Urzellen des Mesoderms sind, vermochte ich wegen der bedeutenden Grösse anderer dort gelegener Mesodermzellen mit Sicherheit nicht zu bestimmen. Das Entoderm (en) ist ein kleines Säckchen.

Im nächsten von mir beobachteten Stadium ist bereits die zweite Antenne in ihrer ersten Anlage vorhanden (Fig. 22 a¹). Sie wird von den drei Extremitäten zuerst angelegt; bald darauf erscheinen auch die beiden anderen Gliedmassen des Nauplius. Wegen der Schnelligkeit, mit der das von mir abgebildete Entwicklungsstadium durchlaufen wird, gelangt dasselbe nur selten zur Beobachtung.

Nachdem sich die auf die Dorsalseite zurückgelegten Extremitäten deutlicher entwickelt haben, entsteht der Oesophagus¹⁾

¹⁾ Der Oesophagus entsteht auch bei *Cetochilus* wie bei *Moina* (vergl. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*) viel früher als der Enddarm. F. Balfour (Notes on the development of the *Araneina*. Quart. Journ. of Mikrosk. Science, 1880. p. 22 des Separatabd.) hat einen Unterschied in

als Einstülpung des Ectoderms. Zugleich wird auch die Oberlippe angelegt. Neben der Scheitelplatte als Anlage des oberen Schlundganglions finden wir auch schon das untere Schlundganglion gleichfalls als Ectodermverdickung angelegt und mit dem oberen Schlundganglion durch die Schlundcommissur verbunden.

In der Naupliusgestalt schlüpft das junge Thier aus. Der Nauplius von *Cetochilus* (Fig. 23) ist von ovaler Körperform. Von den drei für diese Larvenform charakteristischen Extremitäten ist die erste Antenne (a') einästig, die zweite Antenne (a'') und die Mandibel (mdb) zweiästig. Am Basalgliede der zweiten Antenne findet sich ein kleiner stumpfer Kaufortsatz. Die Spitzen der Extremitäten sind mit langen Borsten besetzt.

Unter der mächtig vorgewölbten Oberlippe liegt die Mundöffnung. Dieselbe führt in einen kurzen Oesophagus (oes), an welchen sich der Mitteldarm (en) anschliesst, der geradgestreckt durch den Leib des Thieres verläuft, und mit seinem Hinterende an einen kleinen Ectodermhöcker stösst. Dieser Ectodermhöcker ist die Anlage des Enddarmes, welcher jedoch noch nicht durch die Afteröffnung nach aussen mündet. Was das Nervensystem anbelangt, so besteht dasselbe aus einem oberen Schlundganglion, dem ein kleiner noch schwach röthlich-gelber Pigmentfleck, das Naupliusauge, aufliegt. Vom oberen Schlundganglion ziehen die beiden Commissuren neben dem Munde zum unteren Schlundganglion (ug), welches stark bauchig vortritt. Das untere Schlundganglion gehört dem Mandibularsegmente an. Alle Theile des Nervensystems sind mit der Haut noch im Zusammenhange, wie auch aus dem auf Taf. IV, Fig. 39 abgebildeten Querschnitt hervorgeht, wo wir das Nervensystem hinter der Mundöffnung durchschnitten sehen (ug). Wahrscheinlich schon in dem eben ausgeschlüpften Nauplius ist die Antennendrüse vorhanden, welche ich später besprechen will.

Besehen wir genauer den kurzen nach der Bauchseite stark umgebogenen Endabschnitt des Nauplius, der mit zwei langen Borsten am Hinterende ausgestattet ist, so finden wir unterhalb der bilateral-symmetrisch gelagerten Ectodermzellen jederseits eine grosse Zelle liegen, welche, wie ich hervorheben will, mit den

der Entwicklung zwischen den Tracheaten und den Crustaceen darin zu finden geglaubt, dass bei den ersteren der Oesophagus früher, bei den letzteren später, oder wenigstens nicht früher als der Enddarm entsteht. Dieser Unterschied kann aber mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei Entomotraken nicht als allgemein gültig betrachtet werden.

Geschlechtszellen grosse Aehnlichkeit besitzen. Diese zwei Zellen (Fig. 23 urms) sind die Urzellen des Mesoderms; aus ihnen entwickeln sich die Mesodermgebilde der in der weiteren Entwicklung auftretenden Segmente.

Mit dem Nauplius schliesst die zweite Entwicklungsperiode ab. Was die Dauer der Eientwicklung bis zum Ausschlüpfen des Nauplius anbelangt, so habe ich mir keine Notizen über dieselbe gemacht; nur beiläufig vermag ich dieselbe auf etwa 24 Stunden zu bestimmen.

III. Entwicklungsperiode.

Die freie Metamorphose des Nauplius bis zum ersten *Cetochilus*-stadium.

In der Weiterentwicklung erleidet der Nauplius eine Anzahl von Häutungen, deren Zahl ich nicht genau anzugeben vermag.

Nach ein oder zwei Häutungen ist der Nauplius in das spätere Naupliusstadium getreten (Taf. III, Fig. 24). Der Körper ist jetzt viel gestreckter, besonders in Folge eines bedeutenden Längenwachsthums des hinteren Körperabschnittes, der am Hinterende mit einer Anzahl von Haken besetzt ist, zwischen denen sich die zwei jetzt ansehnlich langen Borsten (wahrscheinlich Tastborsten) des ersten Naupliusstadiums finden. Diese beiden Borsten sind nicht beide gleich gerichtet, sondern stets ragt die eine nach vorwärts, die andere nach rückwärts. In der Nähe der Haken finden sich die Ausmündungsöffnungen zweier von den später in der Vierzahl vorhandenen Drüsen vor.

Der die vorderen Segmente umfassende Körperabschnitt ist von einer kleinen Schalenduplicatur umrahmt. Unter den Gliedmassen zeigt die erste Antenne (a) bereits die für die nächsten Stadien charakteristische Form. Sie ist dreigliedrig, etwas abgeplattet, und mit langen Borsten an ihrem Rande besetzt. Auch die zweite Antenne (a'') und der Mandibularfuss (mdb) zeigen eine reichere Gliederung ihrer mit langen Ruderborsten ausgestatteten Aeste.

Die Gliedmassen werden von einer reich entwickelten Muskulatur versorgt. Die Muskeln laufen alle in der Gegend der stärksten Wölbung des Rückens zusammen, wo stets eine grosse, stark verzweigte Pigmentzelle mit rothbraunem Pigment liegt.

Was das Nervensystem anbelangt, so finden wir ausser den bereits beim ausschlüpfenden Nauplius vorhandenen Theilen hinter dem Naupliusauge jederseits eine Verdickung des Ectoderms (sgh),

welche mit dem Gehirn (oberen Schlundganglion gh) in Verbindung steht. Ich komme noch später auf diese Bildung zurück.

Die Oberlippe ist stark gewölbt und hängt wie ein Sack über die Mundöffnung. Die letztere führt durch den ein wenig bogenförmig aufsteigenden Oesophagus in den Mitteldarm, der sich zuerst dorsalwärts wendet und in der Höhe des Mandibularfusses die Rückenwand erreicht, an der er befestigt ist. Von da zieht er gerade nach hinten, und geht in den jetzt bereits entwickelten Enddarm über, welcher dorsalwärts, ziemlich weit von dem Hinterende des Körpers entfernt, durch die Afteröffnung ausmündet.

Schon in diesem Entwicklungsstadium fällt im hinteren Körperabschnitt eine Strecke oberhalb des Beginnes des Enddarmes unter den Mesodermzellen jederseits eine grosse Zelle (gen) auf. Dieselbe trägt alle Eigenschaften der Urzellen des Mesoderms an sich. Sie ist die erste Anlage der Geschlechtsorgane. Ihre Lage ist ventralwärts vom Darm, da wo der Mesodermstreifen liegt, während die Genitaldrüse des erwachsenen Thieres und auch der späteren Larvenstadien dorsal vom Darm gelegen ist.

Nun tritt am Nauplius eine neue Extremität, die Maxille, als kleiner zweiästiger Fuss auf. Eine solche Larve stimmt vollständig mit der von C. Claus in seinem Werke „Die freilebenden Copepoden“ auf Taf. I in Fig. 4 abgebildeten Larve überein, welche in der Tafelerklärung als wahrscheinlich zu *Ichthyophorba* gehörig bezeichnet ist. Die grosse Uebereinstimmung lässt dieselbe jedoch als zu *Cetochilus* gehörig erscheinen.

Im nächsten Stadium, welches ich eingehender beschreiben will, finden wir die Larve bereits von ansehnlicher Grösse. Ausser den bisher vorhanden gewesenen Gliedmassen sind jetzt noch das Maxillarfusspaar und zwei Thorakalfusspaare angelegt (Fig. 25 und 26). Es ist die Larve somit in das von C. Claus als *Metanauplius* bezeichnete Entwicklungsstadium getreten.

In der allgemeinen Körperform ähnelt die Larve dieses Entwicklungsstadiums dem zuletzt beschriebenen sehr. Der von vorn gesehen ovale Körper ist in seinem vorderen Theile von einer kleinen Schale bedeckt, welche noch das Maxillarfusssegment umrahmt. Der hintere Körperabschnitt läuft schmal zu und ist an seinem Ende viel reicher als früher mit Haken ausgestattet; er trägt auch wieder die beiden langen Tastborsten. Man findet in der Nähe der Hakenborsten nun jederseits ein Paar Drüsen ausmünden (vergl. Fig. 29 dr). Die beiden hinteren Drüsen münden

bauchwärts oberhalb der vier mittleren Hakenborsten durch je einen grossen Porus aus, die beiden vorderen ventralwärts von dem drittletzten seitlichen Haken. Jede Drüse besteht aus einer einzigen Zelle, deren feinkörniges Protoplasma zum grössten Theile am inneren Ende der Zelle liegt, wo sich auch der Kern befindet; eine zarte Lage bildet die Wand der Drüsenzelle. Die Zelle ist reich mit mattglänzenden Secretkügelchen erfüllt.

Diese Drüsen münden in den späteren Stadien, wenn eine *Furca* schon da ist, an dieser aus. Sie entsprechen somit den von G. Ficker¹⁾ bei *Sapphirina* beschriebenen „Furcaldrüsen“, welche bei dem eben genannten Copepoden allerdings nicht aus einer einzigen Zelle bestehen.

Gehen wir ein wenig auf die Gliedmassen ein, so finden wir die erste Antenne (a') an ihrer Aussenseite noch reicher mit Borsten bekleidet, im grossen Ganzen jedoch ähnlich wie im vorhergehenden Stadium gestaltet. Ebensowenig hat die zweite Antenne (a'') bedeutendere Veränderungen erlitten; an ihrem Basalgliede finden sich noch die Kauhaken. Eine stärkere Veränderung ist an dem Mandibularfuss (mdb) vor sich gegangen, indem sein Basalglied sich zur Kaulade entwickelt hat, welche in diesem Stadium auch bereits eine ansehnliche Grösse besitzt. Hinter dem Mandibularfuss folgt die kleine gelappte Maxille (mx) und auf diese der Maxillarfuss (mxf), von dem der äussere Ast (oberer oder vorderer Kieferfuss) eine breite, an der Innenseite wenig tief gelappte Platte darstellt, der innere (unterer oder hinterer Kieferfuss) dagegen von cylindrischer Form ist, und bei einer ansehnlichen Länge ein wenig über die Anlage des ersten Thorakalfusses hinüberraagt. Die Thorakalfüsse (thf, thf,,) sind als in zwei Aeste gespaltene Wülste angelegt und tragen bereits kurze Härchen. Der zweite Thorakalfuss liegt bei der von mir abgebildeten Larve noch unter der Cuticula und wird erst bei der nächsten Häutung der Larve frei.

Das obere Schlundganglion (Fig. 25 und 27 gh) ist von der Haut bereits abgelöst. Mit demselben steht durch einen breiten Verbindungsstamm rechts und links eine mächtige, schon im vorher-

¹⁾ G. Ficker, Ueber ein bisher unbekanntes Abscheidungsorgan bei *Sapphirina*. Zoolog. Anz. II. Jahrg. Nr. 39, p. 515. Uebrigens kann ich nicht unangemerkt lassen, dass schon E. Haeckel (Beiträge zur Kenntniss der Corycaeciden. Jenaische Zeitschrift f. Naturw., I. Bd. 1864), nach Ficker's Beschreibung der Drüse zu schliessen, den Endtheil des Ausführungsganges richtig abgebildet hat (Taf. II, Fig. 16, 20, 24, 29), was Ficker entgangen zu sein scheint.

gehenden Stadium in ihrer ersten Anlage vorhandene Ectodermverdickung (Fig. 25, 27 und 29 sgh) im Zusammenhang, welche seitlich neben dem Naupliusauge beginnt und sich weit auf den Rücken hinüber erstreckt. In dieser Ectodermverdickung haben wir es offenbar mit einem secundären Gehirn zu thun. Und zwar entspricht diese Verdickung der Anlage eines nicht weiter zur Entwicklung gelangenden secundären zusammengesetzten Auges mit seinem Ganglion.

Suchen wir nach einem Beweise für die Richtigkeit der eben gegebenen Deutung dieser Ectodermverdickung, so erhellt dieselbe am klarsten aus dem Vergleich mit einer Branchipuslarve, bei der das zusammengesetzte Auge sich in seiner ersten Entwicklung befindet. Die Uebereinstimmung der beiden Bildungen, einerseits des in der ersten Entwicklung begriffenen Auges mit seiner Gehirnportion bei Branchipus, andererseits der dorsalen Ectodermverdickung bei Cetoichilus, ist eine in die Augen springende und rechtfertigt vollständig die früher gegebene Deutung. Auch die theoretische Erörterung unterstützt dieselbe. Wir wissen durch die Erörterungen von A. Dohrn und C. Claus, dass die Copepoden von Phyllopoden ähnlichen Formen abzuleiten sind, welche letztere alle mit grossen zusammengesetzten Augen versehen sind. Es wird uns daher nicht Wunder nehmen, die Anlage eines solchen in der Entwicklungsgeschichte der Copepoden anzutreffen. Dass wir es in diesem secundären Gehirn von Cetoichilus mit einem rudimentären Organe zu thun haben, geht aus der weiteren Entwicklung desselben hervor, wie noch bei der Besprechung der folgenden Larvenstadien ersichtlich werden wird. Vorläufig sei nur erwähnt, dass diese Anlage später immer kleiner wird, somit eine Rückbildung erfährt.

Was den übrigen Theil des Nervensystems anbelangt, so kann ich über denselben keine genaueren Angaben machen, da ich Schnitte anzufertigen verabsäumte. Seine Entstehung vom Ectoderm wurde bereits erwähnt.

Am Darmcanal ist keine erwähnenswerthe Veränderung vor sich gegangen.

Die Geschlechtsorgane haben dagegen eine Weiterentwicklung erfahren. Wir sahen, dass in dem späteren Naupliusstadium jederseits eine grosse Mesodermzelle die erste Anlage der Geschlechtsorgane bildete. In dem folgenden Stadium, wo sich bereits zwei Thorakalfüsse angelegt finden, besteht der Geschlechtsapparat jederseits noch immer aus einer einzigen Zelle (Taf. IV, Fig. 34),

welche neben dem Darm und zwar abdominalwärts von demselben gelegen ist. Die Genitalanlagen befinden sich am vorderen Ende des ersten Thorakalsegmentes (Fig. 25 gen).

Was die histologische Beschaffenheit der Genitalanlage betrifft, so zeigt die central gelegene Zelle einen feinkörnigen Inhalt und einen grossen Kern mit sehr grossem Nucleolus, neben dem sich in der Regel noch entweder ein grösserer oder mehrere kleinere Nucleoli finden. Eine genauere Beobachtung zeigt weiter, dass diese grosse Zelle noch von einigen wenigen (zwei bis drei) Mesodermzellen von ganz verschiedenem Aussehen umwachsen ist. Die centrale Zelle allein ist die Mutter der Keimzellen; aus den sie umgebenden kleinen Zellen gehen die Hüllen der Genitaldrüse, sowie die Ausführungsgänge hervor.

In den späteren Larvenstadien, welche mit dem von mir besprochenen sonst vollständig übereinstimmen, nur dass noch ein drittes Thorakalsegment angelegt ist, hat sich die Genitalzelle jederseits in zwei getheilt (Taf. III, Fig. 31 und Taf. IV, Fig. 35). In den letzten Naupliusstadien, kurz vor derjenigen Häutung, mit welcher die Larve in das erste *Cetochilus*stadium eintritt, erfährt die Genitalanlage noch eine weitere Ausbildung. Jede Keimzelle theilt sich nämlich abermals in zwei Zellen, so dass die Anlage nun jederseits aus vier Zellen besteht (Taf. IV, Fig. 36). Auch die dieselben umgebenden Zellen haben sich vermehrt und sind in grösserer Menge an dem hinteren nach aussen gekehrten Winkel angehäuft, von dem aus auch ein kurzer Strang ausgeht (aus). Diese zuletzt genannte Zellanhäufung und der Strang sind die erste Anlage des Ausführungsganges. Die Keimdrüsenanlagen haben aber auch eine kleine Ortsveränderung erfahren. Während sie bisher abdominalwärts vom Darne lagen, sind sie jetzt etwas dorsalwärts gewandert, so dass sie näher an den Darm zu liegen kommen, dem sie lateral, wenn auch noch ein wenig mehr gegen die Bauchseite zu, angelagert sind. Später rücken die beiden Anlagen noch mehr dorsalwärts und wandern einander über dem Darne medialwärts entgegen. Durch diese Verschiebung gelangen, wenn das Thier vom Rücken betrachtet wird, die Flachseiten der scheibenförmigen Genitalanlagen zur Ansicht. In diesem Zustande befinden sich die Geschlechtsorgane kurz vor der letzten Häutung der naupliusähnlichen Larve, mit welcher dieselbe die *Cetochilus*-form erlangt.

Von den inneren Organen will ich hier die auch bereits in den früheren Stadien und wahrscheinlich schon beim ausschlüpfen-

den Nauplius vorhandene Antennendrüse besprechen. Dieselbe ist wegen ihrer Kleinheit sehr schwer aufzufinden, dergleichen ihr Bau nur nach eingehender Beobachtung festzustellen.

Wie ich bereits an einem anderen Orte ¹⁾ auseinandergesetzt habe, besteht die Antennendrüse der *Cetochilus*larven aus einem flachen Endsäckchen (Taf. III, Fig. 30 es) und einem davon ausgehenden kurzen, hakenförmig gebogenen Canälchen (rc), welches am Basalgliede der zweiten Antenne hinter den grossen Kieferhaken ausmündet. Das Endsäckchen wird von nur wenigen Zellen gebildet, deren Inhalt grobkörnig ist. Das Harncanälchen besteht aus einer einzigen durchbohrten Zelle; der Kern derselben liegt an der Umbugsstelle des Canälchens. Was die Wände des Canälchens, beziehungsweise den Zellinhalt der dasselbe bildenden Zelle betrifft, so zeigen dieselben einen eigenthümlichen Glanz und bei genauerer Betrachtung eine schwache Streifung senkrecht zum Canallumen, gegen welches hin ein zarter cuticularer Saum die Wände bedeckt.

Verharren wir noch ein wenig bei diesem Larvenstadium. Betrachtet man dasselbe von der Rückenseite, so findet man erstens, was auch in den früheren Stadien beobachtet werden kann, dass die Kerne der Ringmuskeln des Darmes alle dorsal gelegen sind (Taf. III, Fig. 31). ²⁾ Es tritt uns hier die Frage nach der Bildung des Darmfaserblattes entgegen. Bekanntlich ist man über die Bildung desselben bei den Crustaceen noch immer nicht im Klaren. Die erste Entstehung desselben bei *Cetochilus* ist schwer zu beobachten. Der Nauplius besitzt zur Zeit des Auschlüpfens bereits eine Darmmuskulatur. Es ist mir jedoch im Verlauf der Untersuchung, geleitet durch die Lagerung der Darmmuskelerne auf der Dorsalseite des Darmes, wahrscheinlich geworden, dass das Darmfaserblatt durch Uebertreten von Zellen des Mesodermstreifens auf die Rückenseite des Darmes gebildet wird. Ein solches Ueberwandern durch directe Beobachtung festzustellen, ist natürlich sehr schwierig.

¹⁾ C. Grobben, Die Antennendrüse der Crustaceen. Arbeiten aus dem zoolog. Inst. in Wien. III. Bd. 1. Heft p. 3. Ich will noch ausdrücklich bemerken, dass die Fig. 30 auf Tafel III eine Copie der von mir in der genannten Abhandlung gegebenen Zeichnung der Antennendrüse von *Cetochilus* ist.

²⁾ Auch bei *Phronima* sah C. Claus (Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten aus d. zoolog. Institut zu Wien. t. II, p. 32) „die zu den Ringmuskeln (des Mitteldarmes) gehörigen Kerne in der dorsalen Mittellinie in einer ziemlich regelmässigen Längsreihe hintereinander liegen“. Vergl. die Fig. 41 auf Taf. VI der angezogenen Abhandlung.

Eine Betrachtung der Larven von der Dorsalseite zeigt uns auch noch zweitens eine Anzahl von Bindegewebsbalken (isgb), welche regelmässig gelagert sich an der Grenze zwischen erstem und zweitem, zweitem und drittem Thorakalsegment, endlich zwischen dem letzteren und dem Endabschnitt des Körpers befinden. Sie liegen somit stets intersegmental und lassen sofort die Frage aufwerfen, ob man es hier nicht mit Dissepimenten zu thun hat, mit denen diese Balken ihrer Lage nach übereinstimmen. Allerdings hätten wir es hier nur mit Rudimenten von Dissepimenten zu thun. Es sind hier nicht Wände, welche die einzelnen Segmenthöhlen von einander trennen, sondern aus wenigen Zellen bestehende Bindegewebsbalken, die von der Leibeswand entspringen und zum Darm ziehen, an welchem sie sich anheften. Die sich anschliessenden bauchwärts ziehenden Stränge scheinen Connectivfasern zu sein.

Wenn ich auch auf die auffallende Aehnlichkeit dieser Balken in ihrer Lagerung mit Dissepimenten hingewiesen habe, so möchte ich vor der Hand doch nicht behaupten, dass wir es hier in der That mit Dissepimentrudimenten zu thun haben, glaube vielmehr diese Bindegewebsbalken als einen segmentweise angelegten Halteapparat des Darmes betrachten zu müssen.

Mit nächster Häutung verliert die Larve die Charaktere, zufolge welcher sie noch in die Reihe der Naupliuslarven zu stellen ist, und erlangt eine Form, welche der des erwachsenen *Cetochilus* gleicht. Ich will dieses Stadium nach dem Vorgänge von C. Claus, der das betreffende von *Cyclops* als erstes *Cyclops*-stadium bezeichnete, als erstes *Cetochilus*-stadium bezeichnen.

Was zunächst die Körperform anbelangt, so finden wir den Körper nicht mehr wie bisher ventralwärts eingebogen, sondern gerade gestreckt (Taf. IV, Fig. 33). Der hinterste Körperabschnitt geht auch nicht mehr allmähig in den Vorderkörper über, sondern ist scharf abgesetzt und hinten in der Mitte eingeschnitten. Der Körper endet somit mit einer Furca, die jederseits mit fünf Borsten besetzt ist, von denen drei eine bedeutende Länge besitzen, zwei jedoch kürzer bleiben. Wir finden weiter, dass ein viertes Thorakalsegment angelegt ist.

Die Extremitäten haben alle die Form erlangt, die sie beim erwachsenen Thiere besitzen, nur dass die erste Antenne, der hintere Maxillarfuss und die Thorakalfüsse noch nicht so reich gegliedert sind. Erst mit den späteren Häutungen erhalten sie ihre reiche Gliederung. Es zeigt sich hierin eine Uebereinstimmung

mit Cyclops. Auch bei Cyclops sind die Extremitäten anfangs nicht so reich gegliedert, wie wir durch die genauen Untersuchungen von C. Claus erfahren haben.

Betrachten wir die Extremitäten einzeln, so finden wir die erste Antenne (a') nicht mehr kurz und blattförmig, sondern zu einem langen, cylindrischen, mächtigen Bewegungs- und Balancirorgan umgewandelt; während dieselbe bisher gerade nach vorn gerichtet war, steht sie nun wagrecht vom Körper ab. Sie besitzt eine ansehnliche Länge; mit ihren Endborsten erreicht sie die Körperlänge der Larve, diese vom Stirnrand bis zu den Spitzen der Furcalborsten gemessen. Sie ist mit kürzeren und längeren Borsten ausgestattet, von denen zwei, je eine am vorletzten und drittletzten Antennengliede an deren Unterseite eingepflanzt, Spürborsten sind und sich durch eine bedeutende Länge auszeichnen. Die zweite Antenne (a'') hat keine so tiefgreifende Veränderung erlitten; sie ist ein zweiästiger Fuss geblieben; die Kauborsten an ihrer Basis besitzt sie jetzt nicht mehr. An der Mandibel (mdb) hat der Kauladen eine bedeutende Grösse erlangt. Die Maxille (mx) ist im Vergleich zu den letzten Naupliusstadien viel grösser geworden und hat auch eine reichere Gliederung erhalten. Die beiden Maxillarfüsse (mxf) sind zu grossen mit langen Borsten ausgestatteten Greiffüssen umgewandelt. Die beiden ersten Thorakalfüsse (thf' und thf'') besitzen bereits die Form der Ruderfüsse, mit zweigliedrigem Basalabschnitt, aber noch eingliedrigen Aesten; der dritte Brustfuss (thf''') ist erst in der ersten Anlage vorhanden.

Was das Nervensystem und die Sinnesorgane betrifft, so zeigt sich das secundäre Gehirn in der Ablösung von der Haut begriffen. Aber erst in dem darauf folgenden Cetochildus-Stadium hat es sich von der Haut vollständig abgelöst und sitzt als ein kleiner ohrförmiger Lappen dem obersten Theile des primären Gehirns auf (Taf. III, Fig. 32 sgh). Auch die Ganglien der Bauchkette haben sich in den vorderen Segmenten von der Haut abgelöst, wie man sich an Schnitten überzeugt. Was das Detail der Entstehung des Bauchstranges anbelangt, so bin ich hier zu keinem sicheren Resultate rücksichtlich der Frage gekommen, ob, wie B. Hatschek¹⁾ zuerst bei *Bombyx chrysoorrhoea* zeigte, bei der Bildung des Bauchstranges zu den beiden Seitensträngen noch ein durch Einstülpung entstandener Mittelstrang hinzutritt,

¹⁾ B. Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1877.

wie mir¹⁾ dies auch für *Moina* wahrscheinlich wurde, oder ob dies nicht der Fall ist, wie neuerdings Fr. Balfour²⁾ behauptet hat.

Bei der Ablösung des Gehirnes von der Haut bleibt zwischen ersterem und letzterem jederseits ein mächtiger nervöser Verbindungsstrang (Fig. 32 fr) zurück, welcher vorn unter zwei kleinen Härchen endet, die an der Spitze der Stirne stehen. Es sind die Nerven der Frontalorgane, unter welchen in den späteren Larvenstadien in gleicher Ausbildung wie beim erwachsenen Thiere zwei grosse bauchwärts umgebogene Stirnhörner zur Entwicklung kommen.

Das Naupliusauge tritt jetzt gleichfalls von der Haut zurück (Fig. 32 na).

Ausser der grossen Oberlippe (Taf. IV, Fig. 33 ob), welche die Mundöffnung von vorn überdeckt, sind auch zwei kleine Paragnathen (par) hinter derselben vorhanden. Am Darne selbst sind keine bemerkenswerthen Veränderungen vor sich gegangen. Die Afteröffnung liegt nicht mehr so weit auf dem Rücken, sondern terminal zwischen den beiden Theilen der Furca, doch mit der Oeffnung ein wenig dorsalwärts sehend.

Die Genitalorgane haben wir im vorigen Stadium als paarige, jederseits aus vier Genitalzellen bestehende Anlage verlassen. Im ersten *Cetochilus*stadium nun treten die beiderseitigen Anlagen in der Mittellinie über dem Darne zusammen und verschmelzen zu einer unpaaren Genitaldrüse von biscuitförmiger Gestalt (Taf. IV, Fig. 37); die schon früher erwähnte kleine Anhäufung der Hüllzellen an der hinteren Ecke der Genitalanlage ist jetzt noch deutlicher; von ihr geht ein kurzer Strang, die Anlage des Ausführungsganges (aus) aus. In den folgenden *Cetochilus*stadien nimmt die biscuitförmige Genitalanlage, deren Zellen sich bedeutend vermehrt haben, eine ovale Gestalt an, wobei der spitzere Pol des Ovals nach vorn gekehrt ist (Fig. 38). Die Ausführungsgänge sind dann als lange, jedoch noch solide Stränge entwickelt, welche sich bis zum Ende des ersten Thorakalsegmentes, in welchem die Drüse liegt, erstreckt. In Folge des stärkeren Wachsthums der Genitalanlage nach hinten kommt der Ursprung der Ausführungsgänge nicht mehr an das hintere Ende, sondern in die Mitte der Genitaldrüse zu liegen.

¹⁾ C. Grobben l. c. p. 28.

²⁾ Fr. Balfour l. c. p. 19 d. Separatabd.

Als neu aufgetretene Organe finden wir das Herz und die Schalendrüse.

Das Herz entwickelt sich aus einer paarigen Anlage von Mesodermzellen zwischen erstem und zweitem Thorakalsegment.

Während die Antennendrüse, welche an der Basis der zweiten Antenne ausmündete, rückgebildet wird, tritt in dem Maxillarfusssegment die Schalendrüse auf. Diese (Fig. 42) besteht aus einem äusserst dünnwandigen Endsäckchen (es) und einem davon ausgehenden Harncanälchen (rc). Das Endsäckchen ist in mehrere Zipfel ausgezogen, von denen besonders der nach vorn gerichtete sehr lang und schmal ist. Das von dem Endsäckchen ausgehende Harncanälchen beginnt mit einer Erweiterung und wendet sich zuerst nach rückwärts, biegt sodann nach vorn und endlich bauchwärts um, um mittelst eines dünnwandigen schmalen Endganges (ea), an der Basis des vorderen (oberen) Maxillarfusses auszumünden.

Die Wand des Harncanälchens ist ziemlich dick und besitzt einen gelblichen Glanz, während die des Endganges dünn und stark glänzend ist und der Cuticula der Körperhaut gleicht. Rücksichtlich der Zusammensetzung der Schalendrüse aus Zellen konnte ich an den Präparaten nicht ins Klare kommen.

Die weiteren Entwicklungsstadien habe ich keiner genaueren Untersuchung unterzogen. Was mir von denselben wichtiger schien, wurde gelegentlich bei der Beschreibung des ersten Ceto-chilusstadiums erwähnt.

Damit beschliesse ich die Darstellung der Entwicklungsgeschichte dieses Copepoden und anerkenne gern, dass noch Lücken genug geblieben sind, welche eine spätere Untersuchung auszufüllen haben wird.

Theoretische Betrachtungen.

Auf die Darlegung meiner Untersuchungen lasse ich eine Reihe von Betrachtungen folgen, welche zum Theil an jene in meinen früheren Arbeiten bereits gemachten anschliessen. Zugleich sollen aber in diesem Theile auch noch einige Beobachtungen angeführt werden, deren Anreihung an einer anderen Stelle nicht leicht möglich war, und welche bei der Besprechung der betreffenden Punkte in der Entwicklung von Ceto-chilus am besten angeführt werden können.

Das Ei, die Furchung und Keimblätterbildung.

Betrachten wir zunächst die Ausstossung des Richtungskörpers, so scheint dieselbe nach der früher gemachten Zusammen-

stellung auch bei den Crustaceen weit verbreitet zu sein und dürfte wohl auch bei den übrigen Arthropoden vorkommen.

Damit fällt natürlich eine Stütze für die Ansicht Fr. Balfour's¹⁾, dass das Fehlen des Richtungskörpers und Parthenogenesis Hand in Hand gingen, insofern, als Parthenogenese in denjenigen Gruppen aufträte, in denen Richtungskörper vom Ei nicht ausgestossen würden.

Wenn auch Balfour's Ansicht vollständig richtig ist, „dass nach der Bildung der Polzellen der innerhalb des Eies zurückbleibende Ueberrest des Keimbläschens (in der Regel — wäre hinzuzufügen) zu weiterer Entwicklung unfähig ist, ohne Hinzufügung des nuclearen Theiles des männlichen Elements“, so ist es doch nicht der weitere Schluss, „dass, wenn keine Polzellen gebildet würden, normaler Weise Parthenogenese eintreten müsste“ und ferner nicht die Annahme, „dass die Function, Polzellen zu bilden, von dem Ei ausdrücklich zu dem Zwecke angenommen worden ist, um Parthenogenese zu verhüten“.

Der zweite Schluss ist überhaupt nicht in dieser Weise zu ziehen, aus demselben Grunde, aus welchem die letzte Annahme unzulässig erscheint.

Wir müssen uns stets vor Augen halten, was Balfour selbst auch zugesteht, dass Parthenogenese erst secundär erworben worden ist. Der erste Satz könnte somit nur so lauten: Wenn Parthenogenese erlangt worden ist, kommt es nicht zur Bildung von Richtungskörpern.

Freilich ist dieser Schluss auch nur hypothetisch, und fusst vor der Hand auf keiner sicheren Beobachtung.

Demselben steht vielmehr die von mir gemachte Angabe über das Vorkommen eines Richtungskörpers bei dem parthenogenetisch sich entwickelnden *Moinaei* entgegen. Ich gestehe gern zu, dass für die Deutung des von mir als Richtungskörper in Anspruch genommenen Gebildes der Beweis durch die Beobachtung über seine Abstammung noch aussteht, obgleich die gegebene Deutung durch das unzweifelhafte Vorhandensein eines solchen Körperchens bei Copepoden an Wahrscheinlichkeit sehr gewonnen hat.

Andererseits ist es Bütschli²⁾ nicht gelungen, an den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Aphis* Richtungs-

¹⁾ Fr. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von B. Vetter, Jena 1880, I. Bd. I. Hälfte. p. 73 u. 74.

²⁾ O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt a. M. 1876. p. 37.

körper aufzufinden. Auch ich habe mich einige Zeit mit dem Aufsuchen derselben beschäftigt, und vermochte ebensowenig einen aufzufinden.

Wenn somit auch vollkommen sichere Beobachtungen darüber nicht vorliegen, dass bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern die Richtungskörper fehlen, so ist es vor der Hand immerhin nicht als unmöglich anzusehen, dass in Fällen, wo Parthenogenese in gewissen Generationen regelmässig durch eine lange Reihe von Generationen stattfindet (wie eben bei den Aphiden), Richtungskörper von den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern überhaupt nicht mehr ausgestossen werden, der Eikern somit die Kerne der Furchungskugeln liefert.

In der Ausstossung des Richtungskörpers haben wir es mit einem phyletischen Vorgang zu thun, der an die Conjugation der einzelligen Organismen anschliesst, und sehr richtig hat Hatschek¹⁾ das Ei als dasjenige phylogenetische Stadium bezeichnet, in welchem die so wichtige Befruchtung erfolgt. Wenn somit Fälle bekannt würden, dass bei manchen parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern ein Richtungskörper gewiss nicht ausgestossen wird, so wäre dieses Verhalten als ein secundäres anzusehen.

In dieser Betrachtung liegt aber ein weiterer Grund zur Annahme, dass von dem allgemeinen Vorkommen der Richtungskörper auch die übrigen Arthropoden keine Ausnahme bilden werden.

Aber eben das hohe phylogenetische Alter der Ausstossung des Richtungskörpers ist auch der schwerstwiegende Einwand, der sich gegen die früher von mir ausgesprochene Möglichkeit von dem Mangel solcher Körperchen in einigen Fällen von Parthenogenese erheben liesse.

Die Furchung des Ceto-chiluseies ist anfangs total, indem die erste Furche den Dotter vollständig durchschneidet. In den späteren Stadien jedoch könnte man darüber in Zweifel sein, ob sie unter die totale oder die superficiale einzureihen ist, da der in die Furchungshöhle abgestossene Nahrungsdotter von den Blastodermzellen nicht beherrscht wird. Aus diesem Grunde hält auch Hoek die Furchung der Copepoden nicht für eine totale, sondern superficiale.

Die Schwierigkeit der sicheren Einordnung der am Ceto-chilusei ablaufenden Furchung liegt darin, dass dieselbe unter die

¹⁾ B. Hatschek, Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien, t. III, Heft 1, p. 27.

Uebergangsformen der totalen und der superficialen Furchung gehört, welche letztere phylogenetisch aus der ersteren hervorgegangen ist.

Die Furchung des *Cetochiluseies* ist unregelmässig. Diese Unregelmässigkeit tritt erst in späteren Stadien und zwar zuerst beim Uebergang des Sechzehnzellenstadiums in das von 32 Zellen auf. Von da an sind die Furchungskugeln deutlich bilateral-symmetrisch angeordnet. Man muss aber nothwendig eine Bilaterie schon für die vorhergehenden Stadien und das ungefurchte Ei annehmen, ein Schluss, welchen schon C. Rabl¹⁾ und B. Hatschek²⁾ gezogen haben.

Mit der bilateral-symmetrischen Anordnung der Furchungskugeln hängt natürlich auch die bilateral-symmetrische Anlage aller Keimblätter innig zusammen.

Was das Mesoderm anbelangt, so besteht dasselbe bei *Cetochilus* zur Zeit seiner Wanderung aus dem Blastoderm in die Tiefe aus vier Zellen. Die späteren Stadien lehren jedoch, dass von diesen vier Zellen nicht alle als „Urzellen des Mesoderms“ zu bezeichnen sind. Es können, wie schon früher gezeigt wurde, nur die beiden inneren Zellen als Urzellen aufgefasst werden, die beiden äusseren dagegen als die ersten Abkömmlinge derselben.

Ueber die Entstehung des mittleren Keimblattes bei den übrigen Entomotraken ist bisher ziemlich wenig bekannt.

Was die *Phyllopoden* anbelangt, so entsteht bei *Moina* nach eigenen Beobachtungen das Mesoderm aus einer geringen Zahl von Zellen des Gastrulamundrandes. Diese Zellen bilden eine bogenförmige Reihe um die vier (auch zum Mesoderm zu rechnenden) Genitalzellen und liegen mit diesen doch wahrscheinlich an dem hinteren Rande des Entoderms, was ich in meiner Arbeit als möglich hinstellte. Die Beobachtung wird dies noch festzustellen haben.

Bei *Branchipus* dagegen besteht die erste Anlage des Mesoderms wahrscheinlich aus zwei Zellen. Schon in meiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der *Moina* findet sich eine diesbezügliche Angabe von mir, welcher auch eine Abbildung³⁾ beigegeben ist. Nach neuerdings angestellten Untersuchungen vermag ich dieselbe nur zu bestätigen. Bei *Branchipus* findet sich

¹⁾ C. Rabl, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. Bd. V, p. 572.

²⁾ l. c. p. 25.

³⁾ Vergl. die betreffende Abhandlung Taf. V, Fig. 55.

nämlich am Ende des Mesodermstreifens jeder Seite eine grosse Endzelle. Die Endzellen liegen in der Höhe der vordersten Dilatatoren des Enddarms, weit von der Mittellinie entfernt an den Seiten des Körpers. Durch das Vorkommen dieser Endzellen wird es sehr wahrscheinlich, dass die erste Anlage des Mesoderms durch zwei Zellen erfolgt, eine Schlussfolgerung, welche mit Rücksicht auf das Verhalten dieser Endzellen bei den Anneliden, Mollusken, Bryozoen und Copepoden mit einigem Rechte gezogen werden darf.

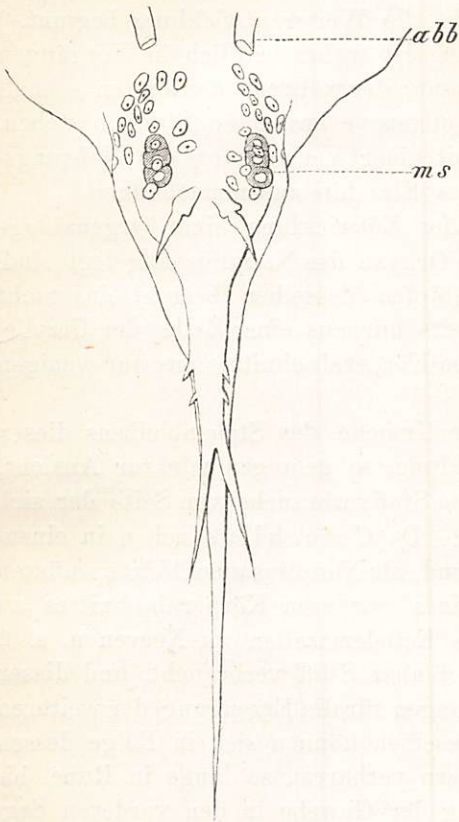
Was die übrigen Entomotraken betrifft, so sind mir nur zwei wenig entwickelte Mesodermstreifen von Cirripeden zur Beobachtung gekommen, welche die Entstehung des Mesoderms aus zwei Zellen auch für diese Crustaceenordnung höchst wahrscheinlich machen.

Den einen Mesodermstreifen eines vor Kurzem ausgeschlüpften Nauplius einer auf *Pachygrapsus marmoratus* lebenden *Sacculina* habe ich auf Taf. IV in Fig. 40 von der Ventralseite und in Fig. 41 in der Seitenansicht abgebildet. Wir sehen die beiden kurzen, wenig entwickelten Mesodermstreifen symmetrisch zu der Mittellinie des Thieres gelagert. Sie befinden sich im hinteren noch ungegliederten Körperabschnitt des Nauplius, aus dem die weiteren Segmente des Thieres hervorgehen. Mit ihrem Hinterende stossen die beiden Streifen an einander und divergiren gegen vorne. Jeder Mesodermstreifen besteht aus vier Zellen, einer sehr grossen Endzelle, welche in der Mittellinie mit der anderen Seite zusammenstösst, einer kleineren vor dieser gelegenen und endlich einer solchen vor der letztgenannten gelagerten, welche in der Zweitheilung begriffen ist. Dass diese Zellen Mesodermzellen sind, geht aus ihrer Lage unterhalb des auf der Bauchseite aus hohen cylindrischen Zellen bestehenden Ectoderms hervor, wie die Seitenansicht lehrt.

Auch bei einem *Balanus nauplius* fand ich, nachdem ich denselben gehärtet und gefärbt hatte, einen kurzen Mesodermstreifen. Hier stossen die beiden Streifen in der Mittellinie jedoch nicht an einander, sondern sind in Folge einer bedeutenden Querausdehnung der Bauchseite ziemlich weit von einander entfernt und in Folge der Wölbung der Ventralseite ein wenig seitlich gerückt (vergl. nebenstehenden Holzschnitt Fig. 2). Betrachtet man den hinteren Körperabschnitt des *Balanusnauplius* zwischen der ventralen Insertion des Abdomenbeugers (abb) und den zwei Hakenborsten an der stärksten Hervorragung des in zwei Zinken sich spaltenden Körperendes, so findet man jederseits eine nach hinten

und aussen gehende Zone von dichter stehenden Ectodermzellen. Stellt man nun unter die hintere Hälfte dieser Ectodermverdickung ein, so beobachtet man, noch besser, wenn man den Nauplius ein

Fig. 2.



wenig seitwärts dreht, den kleinen Mesodermstreifen (ms), welcher an dem von mir beobachteten Nauplius jederseits aus drei hinter einander liegenden Zellen bestand, von denen die hinterste die grösste war. Es wird demnach auch für *Balanus* wahrscheinlich, dass die erste Anlage des Mesoderms durch zwei Zellen erfolgt.

Erwähnen will ich noch, dass P. Hoek¹⁾ an dem Nauplius von *Balanus* an der von mir eben bezeichneten Stelle einen Zellhaufen beschreibt, welcher möglicherweise dem Mesodermstreifen entspricht. Doch ist die Beschreibung und die beigegebene Abbildung nicht genau und nicht klar.

Die Entstehung des Mesoderms aus zwei Zellen scheint demnach auch bei den Entomostraken eine sehr verbreitete zu sein. Sie ist in neuester Zeit aber auch bei einem langschwänzigen Dekapoden, nämlich bei *Leucifer*, von W. K. Brooks²⁾ beobachtet worden. Ich will Brooks' eigene Worte hier anführen: „When the egg is divided into about seventy two spherules one side becomes flattened, and the two spherules which occupy

¹⁾ P. Hoek, Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von *Balanus*. *Niederl. Arch. f. Zoolog.* Bd. III, 1876—77, p. 76.

²⁾ W. K. Brooks, *The Embryology and Metamorphosis of the Sergestidae.* *Zoolog. Anzeiger*, III. Jahrg. 1880, Nr. 69, p. 564.

the centre of the flattened area are pushed into the segmentation cavity, where they probably give rise to the mesoderm.“

Auffallend sind die Ruhepunkte, welche in der Entwicklung des *Cetochilus* eintreten. Ein solcher befindet sich nach der 32-Theilung, wo, wie oben bereits erwähnt wurde, eine Pause von mehreren Stunden eintritt, ehe die Weiterentwicklung beginnt.¹⁾ Die Ursache dieser Erscheinung ist wahrscheinlich in Vorgängen zu suchen, welche in einem Ersatz der während der ersten schnell auf einander folgenden Furchungen verbrauchten Stoffe bestehen, und welche vielleicht auch mit einer Verlagerung des Nahrungsdotters gegen das Centrum des Eies hin zusammenhängen.

Eine zweite Pause in der Entwicklung einer Organanlage finden wir zur Zeit, wenn alle Organe des Nauplius angelegt sind. Von da an bis zum Ausschlüpfen desselben besteht das nicht differenzirte Mesoderm jederseits nur aus einer Zelle, der Urzelle, und das Ectoderm des hinteren Körperabschnittes aus nur wenigen Zellen.

Forschen wir nach der Ursache des Stehenbleibens dieser Anlagen in der Weiterentwicklung, so gelangen wir zur Ansicht, dass dieselbe wahrscheinlich im Stoffverbrauche von Seite der sich differenzirenden Gewebe liegt. Da *Cetochilus* schon in einem sehr frühen Entwicklungszustand, als Nauplius ausschlüpft, müssen sich die Mesodermanlagen seines vorderen Körperabschnittes zu Muskeln, Bindefasern, seine Ectodermzellen zu Nerven u. s. f. differenziren. Hierbei wird offenbar Stoff verbraucht, und dieser den noch vorhandenen Keimanlagen für die Erzeugung der weiteren Körpersegmente entzogen. Dieselben können sich in Folge dessen nicht weiter entwickeln, sondern verharren so lange in Ruhe, bis die vollständige Differenzirung der Gewebe in den vorderen Segmenten erfolgt ist. Ist diese letztere beendet, so beginnen auch diese Theile bei neuer Nahrungszufuhr sich weiter zu entwickeln, was kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen der Larve geschieht.

Die weitere Entwicklung der Larve.

Schon in dem späteren Naupliusstadium findet sich die erste Anlage der Geschlechtsorgane

Es zeigt sich immer mehr, dass die Geschlechtsorgane, wobei

¹⁾ Solche Ruheperioden während der Furchung wurden auch von Brooks l. c. an den Eiern von *Leucifer* beobachtet und gelangten ebenfalls bei anderen Thieren zur Beobachtung. Sieh Brooks: The Rhythmical Charakter of the Process of Segmentation. Ann. and mag. of nat. hist. V. series. vol. VI, 1880, p. 408.

ich nur die Keimzellen im Auge habe, sehr frühzeitig angelegt werden. Die Anlage erfolgt viel früher, als bis vor einigen Jahren noch angenommen wurde, wo man die Geschlechtsorgane zuletzt entstehen liess. Der Grund zu dieser Annahme lag in der Beobachtung der späten Reifeentwicklung der Geschlechtsproducte, welche erst dann erfolgt, wenn der Organismus seine übrigen Organe vollkommen entwickelt hat.

Im vollen Gegensatze hiezu steht die in neuester Zeit von M. Nussbaum¹⁾ ausgesprochene Ansicht. Nussbaum glaubt, dass „die Anlagen der Geschlechtsdrüsen schon früh vor jeder Arbeitstheilung der Zellen aus den zum Aufbau des Thierleibes verbrauchten Furchungskugeln abgesondert werden“.

Aus den übrigen Erörterungen geht hervor, dass M. Nussbaum an eine unabhängig von den Keimblättern erfolgende Anlage der Genitalzellen bei allen Thieren festhält.

Ihre scheinbare Entwicklung aus dem mittleren Keimblatte sei nur auf eine Einwanderung der Geschlechtszellen in dieses Blatt zurückzuführen. Nussbaum beruft sich dabei auch auf meinen Fund bei *Moina*, bei welcher eine Genitalzelle äusserst frühzeitig, schon im fünften Furchungsstadium getrennt in der Keimblase vorhanden ist.

Dieser Anschauung Nussbaum's kann ich mich jedoch nicht anschliessen. Es gibt Fälle, welche zeigen, dass die Geschlechtszellen Abkömmlinge der beiden ersten Mesodermzellen sind, von denen aus sie in späteren Stadien entstehen. Auch bei *Cetochilus* ist dies der Fall. Die beiden ersten Mesodermzellen liefern ausser den Muskeln, der Binde substanz etc. noch indifferente Zellen, welche zu den Genitalzellen des neuen Thieres werden. In ihrer Structur stimmen die Urzellen des Mesoderms mit den Genitalzellen überein und diese Uebereinstimmung ist auch bereits öfters hervorgehoben worden.

Wenn nun die Anlage der Geschlechtsorgane so frühzeitig erfolgt wie bei *Moina* und einigen Insecten, so haben wir es hierin mit einer vorzeitigen Differenzirung des Mesoderms in Geschlechtszellen und die Zellen für die übrigen Gebilde zu thun, somit ein secundäres Verhalten vor uns, wie ich dies auch in meiner betreffenden Arbeit auseinandergesetzt habe.

Ich habe damals auch versucht, den Grund für die so frühzeitige Differenzirung der Geschlechtsorgane zu finden, und habe

¹⁾ M. Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikrosk. Anat. XVIII. Bd. 1. Heft 1880, p. 112.

gezeigt, dass derselbe wahrscheinlich in der Parthenogenese, welche bei diesen Thieren vorkommt, zu suchen sei.

Es scheint jedoch, dass nicht die Parthenogenese allein eine frühzeitige Anlage der Geschlechtsorgane bewirkt; denn bei einigen Insecten¹⁾ und bei *Sagitta*²⁾ werden die Geschlechtsorgane gleichfalls sehr früh angelegt, obgleich bei diesen Formen Parthenogenese nicht vorkommt.

Endlich könnte mit Rücksicht auf die eben angeführten Fälle der Einwand gemacht werden, dass auch bei *Moina* u. s. f. nicht die Parthenogenese Ursache der frühzeitigen Anlage der Genitalorgane ist. Dieser Einwand ist vollkommen berechtigt. Indessen lässt sich gegen denselben vorbringen, dass es nicht als unmöglich angesehen werden kann, eine solche Erscheinung auf verschiedene Ursachen zurückzuführen. Was die von mir für den Fall von *Moina* und einigen Insecten gegebene Erklärung anbelangt, so ist die von mir zu derselben herangezogene zeitliche Verschiebung der Anlage eines Organes, wie sie so häufig vorkommt, eine so naheliegende, dass ich an derselben auch noch jetzt für die bezeichneten Fälle festhalten möchte.

Von den Geschlechtsorganen will ich noch hervorheben, dass dieselben bei *Cetochilus* jederseits durch eine einzige Zelle angelegt werden, die frühzeitig von einigen kleinen Mesodermzellen umwachsen wird.

Die bei dem erwachsenen *Cetochilus* unpaare Geschlechtsdrüse wird paarig angelegt.

Es ist demnach in diesem Falle durch directe Beobachtung festgestellt, dass das unpaare Geschlechtsorgan durch Verschmelzung paariger Anlagen entsteht. Damit ist ein Beweis für die gegenüber der entgegengesetzten Anschauung C. Gegenbaur's³⁾ von mir schon früher⁴⁾ geäußerte Ansicht erbracht, dass auch für die Arthropoden die paarige Anlage der Geschlechtsorgane die

¹⁾ A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XIII. Bd. 1863, p. 107. Die Polzellen sind wohl die erste Anlage der Geschlechtsorgane.

²⁾ O. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der *Sagitta*. Zeitschr. für wiss. Zool. XXIII. Bd. 1873, p. 409. O. Hertwig, Die Chaetognathen. Jenaische Zeitschr. für Naturw. XIV. Bd., 2. Heft 1880, p. 196.

³⁾ C. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1880, p. 308.

⁴⁾ C. Grobben, Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arbeiten aus d. zoolog. Inst. in Wien. I. Bd., 1. H. Wien 1878, p. 20. — Ferner: Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*, p. 35—36.

phylogenetisch ältere ist, und dass unpaare Geschlechtsorgane auf Verschmelzung paariger Anlagen zurückzuführen sind.

Der umgekehrte Fall, die Entstehung paariger Genitalorgane aus einer unpaaren Anlage, wie derselbe bei *Moina* vorkommt, kann nur als ein secundäres Verhalten betrachtet werden und hat, wie schon früher an dem erwähnten Orte ausgeführt wurde, seinen Grund wahrscheinlich in der Anlage der Genitaldrüsen durch eine einzige Zelle.

Es liesse sich einwenden, dass die Entstehung paariger Geschlechtsorgane aus einer unpaaren Anlage, wie es bei *Moina* der Fall ist, ebenso als das ursprüngliche Verhalten aufgefasst werden könne. Indessen wäre diese Auffassung nicht in gleichem Masse berechtigt wie die gegentheilige, nach welcher das Verhalten der Genitalorgane bei *Moina* ein secundäres ist, da die Entwicklung von *Moina* viel modificirter und für jeden Fall weniger ursprünglich ist als die von *Cetochilus*.

Die Genitalorgane, welche bei den Copepoden dorsal vom Darm gelegen sind, liegen in ihrer ersten Anlage ventral von demselben. Es zeigen somit die Geschlechtsorgane der Copepoden in ihrer ersten Anlage eine Uebereinstimmung in der Lage mit denen der stammverwandten Anneliden. Dieselbe ergibt sich von selbst aus der ventralen Lage des Mesodermstreifens in beiden Gruppen, von dem aus die Geschlechtsorgane ihren Ursprung nehmen.

Die ursprüngliche ventrale Lage bewahren unter den Arthropoden deutlich ausgesprochen zeitlebens das Ovarium von *Peripatus* und die Ovarien der Chilognathen, welche nach den Untersuchungen von Moseley¹⁾ über den ersteren und von Fabre²⁾ über die letzteren unterhalb des Darmes, zwischen diesem und der Bauchwand gelegen sind. Bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Arthropoden sind dagegen die Genitaldrüsen dorsal gerückt. Diese Verschiebung hat wohl darin ihren Grund, dass die Geschlechtsorgane dadurch in die Nähe des Herzens gelangen und dort reichlicher ernährt werden.

Wir sehen bei *Cetochilus* zu dem primären Hirnthheil, welcher schon im Nauplius vorhanden ist und dem das Naupliusauge aufsitzt, noch einen zweiten Hirnthheil hinzutreten, welcher in Form

¹⁾ Moseley, On the Structure and Development of *Peripatus capensis*. Philos. Transactions. Roy. Soc. London 1875.

²⁾ Fabre, Recherches sur l'Anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriapodes. Ann. d. scienc. nat. IV. sér. t. III. 1855. p. 257.

und Lage mit dem Hirnabschnitt übereinstimmt, der bei Branchipuslarven im Zusammenhang mit dem grossen Seitenauge zur Entwicklung kommt. Es weist dieses secundäre Hirn darauf hin, dass die Stammeltern der Copepoden neben dem Naupliusauge grosse Seitenaugen besaßen, was auch vollständig mit der von A. Dohrn¹⁾ und C. Claus²⁾ entwickelten Phylogenie der Crustaceen im Einklange steht. Danach sind die mit grossen Seitenaugen ausgestatteten Phyllopoden die phylogenetisch ältesten Crustaceen und phyllopodenähnliche Krebse (Urphyllopoden, Claus) die Stammväter aller heute lebenden Kruster.

Es ist das zusammengesetzte grosse Seitenauge der Phyllopoden bei den Copepoden rückgebildet.

Auch bei *Cetochilus* entsteht dieser secundäre Hirntheil wie bei *Moina*³⁾ im Zusammenhang mit dem primären Hirn durch Vergrösserung desselben, indem immer neue Theile des benachbarten Ectoderms zur Bildung desselben herangezogen werden.

Wien, im Jänner 1881.

¹⁾ A. Dohrn, Geschichte des Krebsstammes. Jenaische Zeitschr. f. Medicin und Naturwissenschaft. VI. Bd. 1871, p. 119.

²⁾ C. Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems. Wien 1876.

³⁾ Irrthümlicher Weise habe ich in meiner Arbeit über *Moina* B. Hatschek zugeschrieben, den secundären Hirntheil bei *Bombyx* (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1877) durch Einstülpung entstehen zu lassen, was durch eine Verwechslung der accessorischen eingestülpten Falte, welche in die Bildung des Nervensystems mit eingehen soll, mit dem secundären Hirntheil geschah.

Tafelerklärung.

Sämmtliche Figuren sind mittelst Camera lucida entworfen.

Allgemeine Buchstabenerklärung.

a' erste Antenne.	ms Mesoderm.
a'' zweite Antenne.	mx Maxille.
aft After.	mx f Maxillarfuss.
aus Anlage des Ausführungsganges der Geschlechtsdrüse.	na Naupliusauge.
cen centrale Entodermzelle.	ob Oberlippe.
dh Dotterhaut.	oeff Ausmündungsöffnung der Antennen- drüse.
dr Drüsen.	oes Oesophagus.
ea Endabschnitt der Schalendrüse.	par Paragnathen.
ec Ectoderm.	pg Pigmentzelle.
en Entoderm, beziehsw. Mitteldarm.	r Richtungskörper.
es Endsäckchen der Antennen-, resp. Schalendrüse.	re Harncanälchen.
fh Furchungshöhle.	rect Rectum.
fr Nerv des Frontalorganes.	sen seitliche Entodermzellen.
gen Genitalorgan.	sgh secundäres Gehirn.
gh primäres Gehirn.	thf Thorakalfuss.
gm Gastrulamund.	ug unteres Schlundganglion.
isgb intersegmentäre Bindegewebsbalken.	urms Urzellen des Mesoderms.
mdb Mandibel, resp. Mandibularfuss.	ven vordere Entodermzelle.

Taf. I.

Vergrößerung der Fig. 1 etwa $\frac{650}{1}$; die der übrigen Figuren $\frac{265}{1}$.

Fig. 1 A. Animaler Pol des Eies von *Cetochilus septentrionalis* mit dem Richtungskörper und der Dotterhaut im optischen Schnitt.

Fig. 1 B. Dotterhaut von der Aussenfläche gesehen.

Fig. 2. Ungefurchtes Ei vor der ersten Theilung im optischen Längsschnitt.

- Fig. 3. Zweizelliges Stadium des Eies von der Seite gesehen.
- Fig. 4. Das Vierzellenstadium desselben in gleicher Ansicht.
- Fig. 5. Achtzelliges Stadium. Dieselbe Ansicht.
- Fig. 6. Das Sechzehnzellenstadium, in derselben Ansicht; der Richtungskörper ist von der Oberfläche des Eies verschwunden.
- Fig. 7. Das 32zellige Stadium in gleicher Ansicht.
- Fig. 8. Dasselbe Stadium von der Bauchseite betrachtet. In der Mitte liegt die centrale Entodermzelle.
- Fig. 9. Das nächstfolgende Entwicklungsstadium von der Seite gesehen.
- Fig. 10. Ein etwas späteres Stadium als das in Fig. 9, von der Bauchseite gesehen.
- Fig. 11. Ein jüngeres Stadium als das in Fig. 10 abgebildete im optischen Längsschnitt. In der Furchungshöhle findet man den in die Tiefe gerückten Richtungskörper.
- Fig. 12. Das nächstfolgende Entwicklungsstadium von der Bauchseite gesehen.

Taf. II.

Vergrößerung sämtlicher Figuren $\frac{265}{1}$.

- Fig. 13. Dasselbe Stadium wie in der vorhergehenden Figur von der animalen Seite aus gesehen.
- Fig. 14. Das nächstfolgende Stadium von der vegetativen Seite aus gesehen, in diesem sind zuerst sämtliche Keimblätteranlagen getrennt in der Blastosphaera vorhanden.
- Fig. 15. Das darauf folgende Stadium in derselben Ansicht, in welchem das Mesoderm aus vier Zellen besteht, indem sich von den Urzellen desselben jederseits eine Zelle (ms) abgeschnürt hat.
- Fig. 16. Das Blastosphaerastadium, welches der Einstülpung vorausgeht, in derselben Ansicht. In dem abgebildeten Stadium sind die Mesodermzellen (urms) bereits unter die centralen Entodermzellen (cen) gerückt, ebenso haben sich die seitlichen (sen) und die vorderen (ven) Entodermzellen ein wenig in die Tiefe gesenkt.
- Fig. 17. Gastrulastadium, in dem die Mesodermzellen bereits aus der Blastosphaera vollständig herausgerückt sind, im optischen Horizontalschnitt.
- Fig. 18. Gastrula in einem etwas früheren Stadium, im optischen Längsschnitt, um die Zusammenpressung der centralen Entodermzellen durch die seitlichen zu zeigen.
- Fig. 19. Gastrula von der Seite gesehen. Das Ectoderm im optischen Schnitt dargestellt
- Fig. 20. Stadium, in welchem die Schliessung des Gastrulamundes erfolgt. Der Gastrulamund ist bereits ziemlich schmal.

Fig. 21. Späteres Entwicklungsstadium vor Anlage der Extremitäten, von der Seite gesehen. Das Ectoderm und das Mesoderm auf der Ventralseite im optischen Schnitt.

Fig. 22. Stadium mit der ersten Anlage der von den Extremitäten zuerst erscheinenden zweiten Antenne, optischer Horizontalschnitt.

Fig. 23. Ein ausgeschlüpfter Nauplius, von der Bauchseite gesehen. Unter dem Ectoderm des Endabschnittes, dessen Zellen nur in ihren Contouren angegeben sind, liegt jederseits eine grosse Zelle, die Urzelle des Mesoderms (urms).

Taf. III.

Fig. 24. Späteres Naupliusstadium in der Seitenansicht. Im hinteren Körperabschnitt bereits die Genitalanlage (gen). Vergr. $\frac{140}{1}$.

Fig. 25. Naupliusähnliches Larvenstadium, in dem bereits die beiden ersten Thorakalfüsse angelegt sind (Metanauplius). Seitenansicht. Vergr. $\frac{140}{1}$.

Fig. 26. Ein wenig ältere Metanauplius-Larve von der Bauchseite gesehen. Vergr. $\frac{140}{1}$.

Fig. 27. Vorderster Abschnitt des Körpers mit dem Gehirn der in Fig. 25 abgebildeten Larve, in der Seitenansicht. Vergr. $\frac{295}{1}$.

Fig. 28. Derselbe Abschnitt von der Bauchseite aus gesehen. Vergr. $\frac{295}{1}$.

Fig. 29. Hinterster Körperabschnitt desselben Larvenstadiums, von der Bauchseite gesehen, mit den vier Furcaldrüsen (dr). Vergr. $\frac{295}{1}$.

Fig. 30. Rechte Antennendrüse desselben Larvenstadiums. Vergr. $\frac{860}{1}$.

Fig. 31. Hinterer Körperabschnitt desselben Entwicklungsstadiums, vom Rücken gesehen, um die intersegmentalen Bindegewebsbalken (isgb), sowie die dorsale Lage der Darmmuskulzellkerne zu zeigen. pg Pigmentzellen. Vergr. $\frac{295}{1}$.

Fig. 32. Vorderster Körperabschnitt einer Larve aus dem zweiten *Cetochilus*-stadium; das secundäre Gehirn hat sich von der Haut abgelöst. Vergr. $\frac{285}{1}$.

Taf. IV.

Fig. 33. Erstes *Cetochilus*stadium, von der Bauchseite gesehen. Vergr. $\frac{140}{1}$.

Fig. 34. Erste Anlage der Geschlechtsorgane durch je eine von wenigen Mesodermzellen umhüllte Keimzelle. Ansicht von der Dorsalseite. Vergr. $\frac{340}{1}$.

Fig. 35. Zweizelliges Stadium der Geschlechtsorgane. Dieselbe Ansicht. Vergr. $\frac{340}{1}$.

Fig. 36. Vierzelliges Stadium derselben in gleicher Ansicht; es ist auch die Stelle, wo der Ausführungsgang entsteht, bereits zu beobachten. Vergr. $\frac{340}{1}$.

Fig. 37. Die beiderseitigen Genitalorgananlagen sind dorsal über dem Darm zu einer einheitlichen Keimdrüse verschmolzen. Vergr. $\frac{340}{1}$.

Fig. 38. Späteres Entwicklungsstadium der Keimdrüse. Vergr. $\frac{340}{1}$.

Fig. 39. Querschnitt durch den Nauplius. Der Schnitt geht durch die Basis der zweiten Antenne, und das mit der Haut noch im Zusammenhang stehende untere Schlundganglion, msc sind Muskeln. Vergr. $\frac{360}{1}$.

Fig. 40. Hinterer Körperabschnitt eines kurze Zeit ausgeschlüpften Nauplius einer auf *Pachygrapsus marmoratus* lebenden *Sacculina*. Ansicht von der Bauchseite. Es ist auf den Mesodermstreifen eingestellt, das Ectoderm im optischen Schnitt gezeichnet. Vergr. $\frac{650}{1}$.

Fig. 41. Derselbe von der Seite gesehen. Das Ectoderm wieder im optischen Schnitt dargestellt. Vergr. $\frac{650}{1}$.

Fig. 42. Schalendrüse einer *Cetochilus*larve mit bereits vollständig angelegtem Thorax. Vergr. $\frac{360}{1}$.

Die Entwicklungsgeschichte

von

Cetochilus septentrionalis, Goodsir

-- Mit 4 Tafeln und 2 Holzschnitten.

von

Dr. Carl Grobben -

Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der
Universität Wien und der Zoologisch. Station
in Trieste -

III, Heft 1, pp. 243-282. Plates I-IV.

The Development of Cetochilus septentrionalis

The nauplius of Cetochilus (Fig. 23) has an oval body form. Of the three appendages characteristic of this larval form - the 1 antenna is uniramous, the 2 antenna and mandible biramous. On the basal joint of the 2 antenna there is a small blunt chewing process. The ends of the appendages are armed with long setae.

The mouth opening lies under the much inflated upper lip. This opens into a short oesophagus (oes.), which passes into a mid-gut (en), extending straight thru the body of the animal, and at the posterior end terminating in a small mass of ectoderm cells.

This ectoderm mass is the beginning of the end-gut, which does not yet open out thru the anus. With reference to the nervous system, this is composed of a supra-oesophageal ganglion, on which lies a small, dark reddish yellow pigment spot, the nauplius eye. From the supra oesophageal ganglion 2 commissures extend around the mouth to the infra oesophageal ganglion, which is strongly inflated. The infra-oesophageal ganglion belongs to the mandibular segment.

All parts of the nervous system are still in connection with the skin - as can be seen in Fig. 39, plate IV, a cross section in which the nervous system is cut across behind the mouth opening. (ug).

Apparently the antennal gland is present in the newly hatched nauplius, of which I will speak later. If we examine the short end section of the nauplius which is strongly swollen on the ventral surface, and is armed with 2 long setae at the posterior end. We find underneath the ectoderm cells, which are arranged with bilateral symmetry, a large cell lying on either side, which as I will emphasize, possesses great similarity with sexual cells. These two cells (Fig. 23, urms) are the origin of the mesoderm: out of them is developed

the mesoderm structures, which in later development produce segmentation.

The second period of development closes with the issuing of the nauplius. What may be the duration of the egg-development up to the emerging of the nauplius. I have made no observation: I can only incidentally estimate it at about 24 hours.

Third Development Period.

The free Metamorphosis of the Nauplius up to the first Cetoichilus period. In later development the nauplius passes thru numerous moults, the exact number of which I am unable to state.

After one or two moults the nauplius passes into a later nauplius stage (pl. III, fig. 24).. The body is now much elongated - as the result of especially of a significant lengthening of the posterior portion, which is armed at the tip with a number of spines - between which are to be found still the 2 long setae of the first nauplius stage, which apparently tactile setae. These two setae are not parallel, but one points forwards, the other backwards. In the vicinity of the spines are found the external openings of the 2 glands, afterwards increased to many..

The anterior section of the body is covered with a small carapace. Of the appendages, the first antennae (a) now show the form characteristic of the next stage. They are each 3-jointed, somewhat flattened, and armed around the border with long setae. Also the second antenna (a-11) and the mandible (mdb) show a richer segmentation in their rami which are armed with long plumose setae.

The appendages show a richly developed musculature. The muscles all come together in the vicinity of the apex of the arch of the back, at which spot lies a large, much branched pigment cell colored with brown-red pigment.

As regards the nervous system we find here as in the newly-hatched nauplius, behind the nauplius eye on either side a thickening of the ectoderm (sgh), which is connected with the brain (supra oesophageal ganglion, gh), I will speak of this later.

The upper lip is strongly inflated and hangs like a sack over the mouth opening. The latter opens thru an oesophagus, which is somewhat curved, into the mid gut, which at first turns toward the back, and just above the mandibles reaches the dorsal wall, to which it is fastened. From this point it runs straight backward and passes into the end-gut which is now developed, and which opens out dorsally thru the anus not far from the posterior end of the body.

Already in this development stage, in the posterior portion of the body, a little distance above the beginning of the end gut and under the mesoderm cells, there is on either side a large cell (gen). This shows all the characteristics of the primitive cells of the mesoderm. It is the first beginning of the sex organs. Their position is ventral to the intestine the same as that of the mesoderm masses, while the genital glands of the fully developed animal, and also of the later larval periods, are dorsal to the gut.

The nauplius now shows a new appendage - the maxilla - as a small biramose foot. Such a larva corresponds fully with that pictured by Claus in his work "The Free-living Copepods", plate I, fig. 4, which in explanation of the plates is designated as probably belonging to Ichthyophorba. The great similarity suggests that this belongs rather to Cetochilus.

In the next period which I am going to describe, we find the larva now of respectable size. Moreover the appendages are now increased by another pair of maxillae and 2 pairs of thoracic feet. The larva thus enters the development period designated by Claus as the Metanauplius stage.

In general body form the larva is very similar to the development stage last described. The oval body is covered with a small shield, which now surrounds the maxilliped segment. The posterior body tapers, and at its end is armed with a larger number of spines than formerly--it still carries also the 2 long tactile setae. In the vicinity of the spines are now found on either side a pair of glands opening at the surface (vergl. Fig. 29 dr).

The 2 posterior glands open ventrally over the four middle spines with a large mouth - the 2 anterior ones also ventrally in front of the third from the last spine. Each gland is composed of a single cell, whose five grained protoplasm is for the most part at the inner end of the cell, where also the nucleus is situated. A delicate layer forms the wall of the gland cells. The cells are richly filled with dull secreting masses.

These glands open in the later stages into the furca, when this has been formed. They correspond, therefore, with "Furcaldrüsen" described by G. Ficker in Sapphirina, which however are not composed of single cells in any of the known Copepods.

Passing on to the appendages, we find the 1 antennae (a-1) on their outer border still richly set with setae, in general very similar to the preceding stage. The second antennae have changed just as little (a-11): on their basal joint there is still a chewing spine. A marked change has taken place in the mandibles, in that their basal joint has developed into a chewing blade, which attains a considerable size in this period. Behind the mandibles follow the small maxilla lobes (mx) and behind these the mxp'ds (mxf), of which the outer ramus (upper or anterior mxp'd) is a broad plate, deeply lobed on the inner side, while the inner ramus (under or posterior mxp'd) on the contrary has a cylindrical form - and is long enough to overlap the beginning of the 1 thoracic foot a little. The thoracic legs (thf-1, thf-11) are lobed as if divided into 2 rami, and are armed with short setae. The 2 thoracic foot in the

larva which I have figured lies under the skin and is not freed till the next moult.

The upper oesophageal ganglion (Figs. 25 and 27, gh) is fused with the skin. With this there is connected by means of a broad commissure on the right and left sides a large ectoderm thickening (Figs. 25, 27, and 29 sgh) - already present in the preceding stage in its first beginning, which begins close to the nauplius eye and extends far along the back. In this thickening of the ectoderm we evidently have a secondary brain. This thickening corresponds to the beginning of a secondary compound eye, with its ganglion, which comes along a little later in development.

If we look for proof of the above explanation of the significance of this ectoderm thickening we can find it in comparison with a Branchipus larva, in which the compound eye is in its first stage of development. The correspondence of the two structures, on the one side the eye in its first development, with its brain portion, in Branchipus, on the other side the dorsal ectoderm thickening in Cetochilus, shows that they are to develop into eyes, and this is fully realized in the former. Moreover the theoretic considerations support this view. We know from the investigations of A. Dohrn and C. Claus that the copepods are derived, from related Phyllopod forms, which latter all have large compound eyes.

It is hence no wonder that the rudiments of such an eye should crop out in the development history of the copepods. That we have to do with a rudimentary organ in this secondary brain of Cetochilus, is clearly seen in its later development, as we shall show in our discussion of the following larval period. Here we will only mention that this rudiment later on becomes smaller, thereby undergoing degeneration. With reference to the rest of the nervous system I can offer nothing new, since I made no sections. Its origin from the ectoderm has already been mentioned.

In the digestive canal there has been no essential change from the previous stage. The sex organs, on the contrary, have made a notable development. We saw in the later nauplius period on either side a large mesoderm cell, the first beginning of the sex organs. In the following stage, in which the 2 pairs of thoracic feet appear, the sexual apparatus is still composed of a single cell on either side (plate IV, Fig. 34), which is situated near the intestine and on its abdominal side. The beginnings of the sex organs are situated at the anterior end of the first thorax segment (Fig. 25 gen.)..

With reference to the histology of this beginning of the sex organs, the centrally lying cell shows a fine grained contents and a large nucleus with a very large nucleolus, near which as a rule are found a greater or less number of smaller nucleoli. Later examination shows that this large cell is made up of a few (2 or 3) small mesoderm cells of entirely different appearance. The central cell alone is the mother cell of the eggs and sperm--out of the smaller cells surrounding it are developed the walls of the genital duct as well as the excretory duct.

In later larval stage, which corresponds with the one I have just described, except that a third thoracic segment is segmented off - the genital cell on either side has divided into two (Plate III Fig.. 31, and Plate IV, fig.. 35..).

In the last nauplius stage, just before the moult, with which the larva enters the first Cetoichilus stage, the genital cells show a still further development. Each germ cell divides into two cells, so that there are now 4 cells on either side (Plate IV, Fig. 36). The cells surrounding these have also increased, and are most numerous at the posterior and outer corner, from which also extends a short process (aus). This agglomeration of the cells and the process are the beginnings of the excretory apparatus. The beginning of the genital glands has also undergone a change of location. While hitherto it has been situated on the abdominal side of the intestine - it now

changes somewhat to the dorsal side, so that it comes to lie nearer the intestine, and are arranged along its sides, a little more on the ventral surface.

Later they move still farther dorsally and come together over the center of the intestine. In consequence of this disarrangement, if the animal be examined from the dorsal surface the flat sides of the disk-shaped genital masses came into view. In this condition are the sex-organs shortly before the last moult of the nauplius larva, by which it passes into the *Cetochilus* form.

Of the internal organs I will here speak of the antennal glands in the earlier stages and especially in the issuing nauplius. These are very difficult to find on account of their transparency, so that their form can only be made out after extended examination-- As I have already stated in another place, the antennal glands of the *Cetochilus* larva are formed of a flask-shaped end sac (Plate III, Fig. 30) es.), and a canal (re), short and curved, leading from it, which opens to the surface on the basal joint of the 2 antenna behind the large chewing spine-- The end-sac is formed of only a few cells, whose contents are coarse grained. The excretory canal is composed of a few perforated cells--the nucleus lies close to the lumen of the canal--

With reference to the walls of the canal, relative to the formation of the cell contents -- they show a peculiar appearance, and on a more careful examination a dark striping perpendicular to the lumen of the canal -- around which a soft cuticular border covers the walls.. We will continue a little farther in this larval period-- If we look at it from the dorsal surface, then we discover in the first place, what can also be seen at a younger period, that the nuclei of the circular muscles of the intestine are all dorsal (Plate III, fig. 31)-- Also in Phroni-

ma. C. Claus found that the nuclei of the circular muscles of the mid-gut were arranged in a tolerably regular row along the dorsal mid-line.

There arises the question of the origin of the layers of fibers in the intestine. With reference to the formation of these in the Crustacea we are still in doubt. Their first origin in Cetochilus is hard to discover. The nauplius possesses, at the time of its birth an intestinal musculature. It was made evident to me during the investigation, through the placing of the nuclei of the intestinal muscles, that the layer of the intestinal fibers is formed by the transference of cells of the mesoderm layer on the dorsal surface of the intestine. A confirmation of such transference by direct observation is manifestly very difficult.

An examination of the larva from the dorsal surface shows us also in the second place a number of commissural fibres regularly arranged on the border between the 1 and 2, 2 and 3 thorax segment, and finally between the latter and the end section of the body. They always lie between the segments and so raise the question as to whether we do not have to do here with the rudiments of "Dissepimenten". There are here no walls between the segment cavities but a few cells forming commissural fibres which arise from the body wall and reach towards the intestine to which they fasten themselves- The strands attached ventrally appear to be connective fibers.

Although I have alluded to the striking similarity of these fibers in their position to "Dissepimenten", yet I can not at present state that we actually have to do here with the rudiments of "Dissepimenten", I believe rather that these commissural fibers are to be regarded as a segmental support for the intestine-

With the next moult the larva gives up those characters which have kept it a nauplius, and assumes a form which resembles that of the adult Cetochilus- After the example of Claus

who has designated the corresponding stage, of Cyclops as the first Cyclops stage, I designate this as the first Cetochilus stage.

We do not find the body now bent more or less ventrally, but stretched straight back (Plate. IV, fig. 33).. The posterior portion of the body no longer passes gradually into the anterior, but is sharply cut off from it by a constriction behind the center- The body ends in a furca which is armed on either side with five setae, of which 3 are tolerably long while 2 are very short. Also a 4 thorax segment has been differentiated.

The appendages all have an elongate form, like that which they possess in the fully developed copepod - only that the first antennae, the posterior maxillipeds and the thoracic legs are not as richly segmented. They take on their full segmentation first at a later moult. There is in this a correspondence with Cyclops. Also in Cyclops the appendages are not at first as many jointed, as we have found through the latest investigations of C. Claus.

The first antennae (a-1) are no longer short and laminate, but are transformed into long, cylindrical, powerful locomotor and balancing organs- While these were formerly carried straight forward, they now stand at right angles to the body-

With their terminal setae they are as long as the body of the larva from the tip of the anal setae to the border of the head- They are armed with short and long setae, two of which, the ones on the penultimate and antepenultimate joints, on their under side, are tactile setae and are distinguished by their greater length. The second antennae (a -11) have lost their deeply incised border and have become a biramose foot- They no longer have a chewing spine on their basal joint- The chewing blade of the mandibles has increased in size - the

maxilla has become much larger in comparison with the last nauplius stage, and has also more joints. The two mxp'ds. have been transformed into large prehensile feet, armed with long setae.

The first thoracic legs (thf -1 and thf -11) passes now the form of swimming legs with a 2-jointed basal section, but only — 1-jointed rami the third thoracic leg (thf -111) now makes its first appearance— If the nervous system and sense organs the secondary brain begins to separate from the skin, but first becomes completely separated in the following Cetochilus period and appears as a small ear-like process on the upper part of the primary brain (Plate III, Fig. 32, sgh).

Also the ganglia of the ventral chain have separated themselves from the skin in the anterior segments, as may be seen in sections— If the detail of the origin of the ventral string be sought, I have come to no surer conclusions in regard to the question, whether, as B. Hatschek, first showed in Bombyx chrysorrhoea, in the formation of the ventral string into the two side strings, a middle string is generated by invagination, as I have also shown in Moina, or whether the case is not as Fr. Balfour has recently stated it..

On the separation of the brain from the skin, there is left between the first and the last on either side a strong nervous commissure (Fig. 32, fr.), which terminates in front under the two small processes, which stand at the tip of the forehead. These are the nerves of the frontal organs, under which in the later larval stage, as in the fully developed animal, two large frontal horns are developed, which bend around ventrally. The nauplius eye is also developed from the skin (Fig. 32, na).

Behind the large upper lip which covers the mouth opening from in front are two small paragnaths (par)— No noteworthy changes have taken place in the intestine— The posterior open—

ing is as far back, but is now situated between the two rami of the furca, still with the opening turned a little dorsally-

The genital organs we have already seen are paired in previous stages, arising on either side from four genital cells. In the first Cetochilus stage these beginnings on either side grow in toward the mid line over the intestine, come together and fuse into an unpaired genital gland of biscuit shape (Pl. IV, fig. 37)- The small group of cover cells recently developed at the posterior end of the genital gland now increases - from it extends a short duct, the beginning of the oviduct (ans.)..

In the following Cetochilus stage the biscuit-shaped ovary takes, whose cells have fused together, takes on an oval form, the pointed end of the oval being turned forward -(Fig. 38)- The oviduct is now a long and as yet solid string or strand, which reaches back to the end of the first thorax segment, in which the ovary lies. In consequence of the great increase of the ovary posteriorly - the origin of the oviduct is no longer at the posterior end, but lies nearly in the center.

For new organs we find the heart and the shell glands- The heart is developed out of a paired beginning of mesoderm cells between the first and second thorax segments- While the antennal gland which opens out at the base of the hnd. antennae, is being formed - there appears in the mxp'd. segment the shell gland. This (Fig. 42) is made up of an outer thin-walled end sack (es) and an excretory canal (rc) leading from it- The end sac is bent at numerous angles of which the one extending forward is especially long and narrow- The duct leading from the end sac begins with a broadening and runs at first backward, then turns forward and finally toward the ventral surface where thru a thin-walled and narrowed end it opens out at the base of the anterior mxp'ds.

The wall of the duct is tolerably thick, and has a golden yellow color — while the terminal portion is very thin and highly lustrous, and looks like the cuticle of the skin— With reference to the formation of the shell gland and of cells I can get no data from my preparations— The later development stages I have not investigated my description ends with the first Cetochilus stage, and thus leaves a chasm which must be filled in by future investigations..

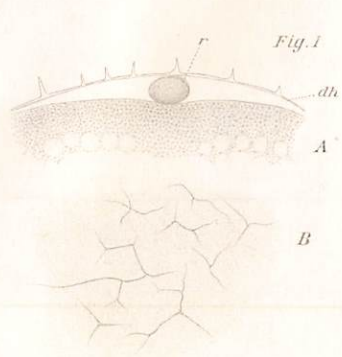


Fig. 1

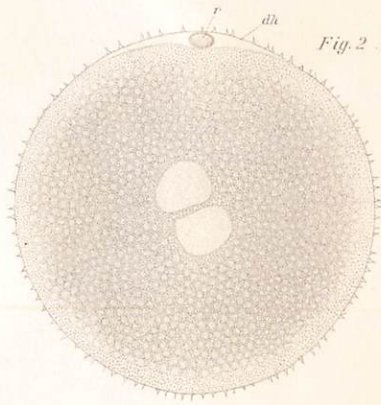


Fig. 2

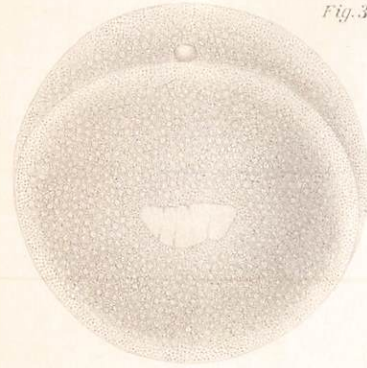


Fig. 3

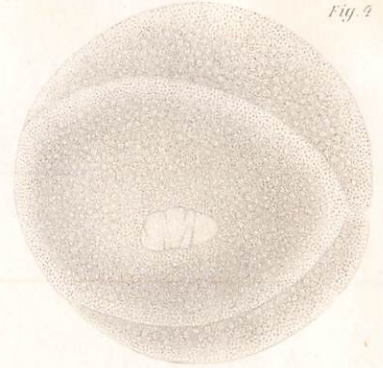


Fig. 4

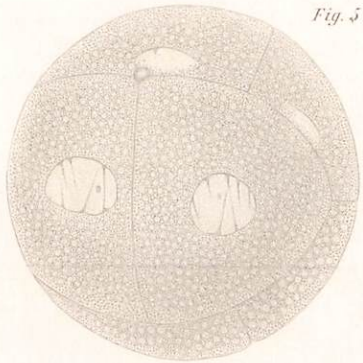


Fig. 5

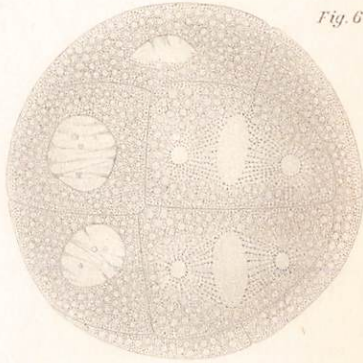


Fig. 6

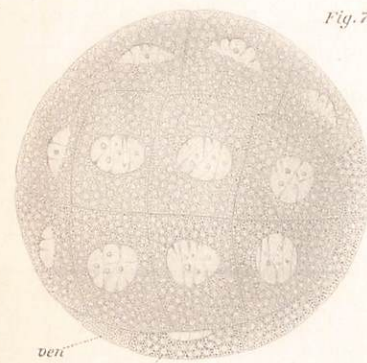


Fig. 7

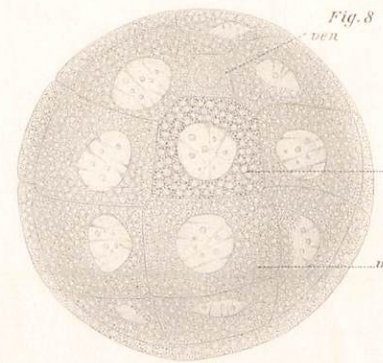


Fig. 8

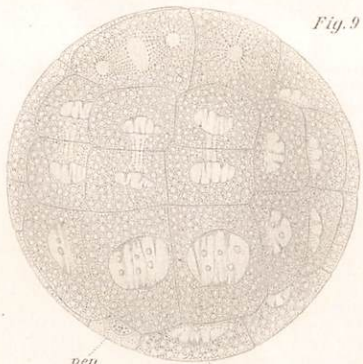


Fig. 9

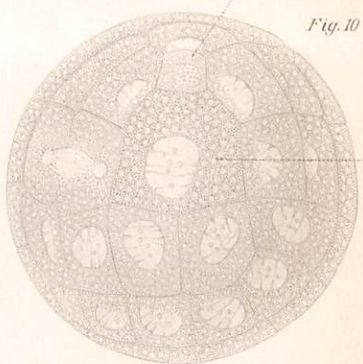


Fig. 10

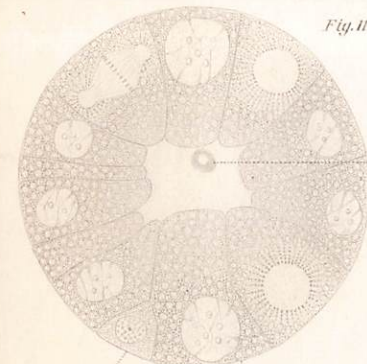


Fig. 11

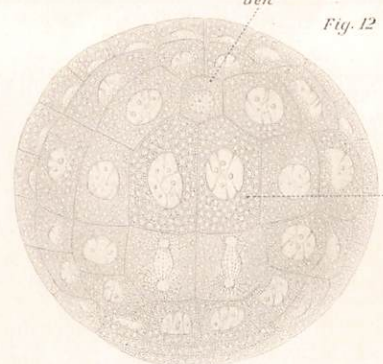


Fig. 12

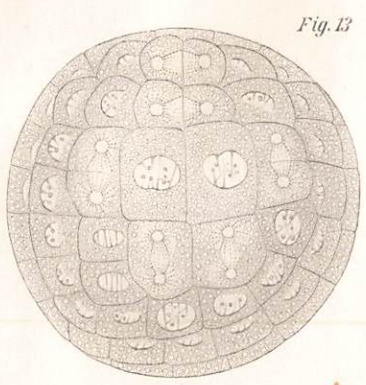


Fig. 13

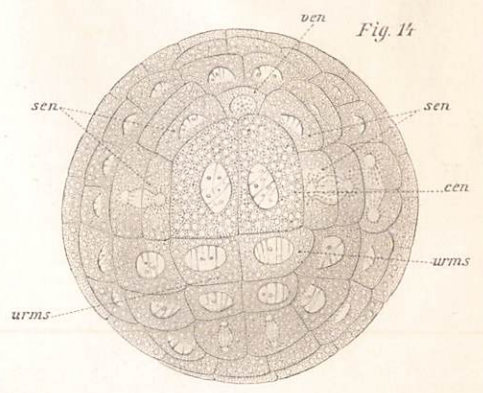


Fig. 14

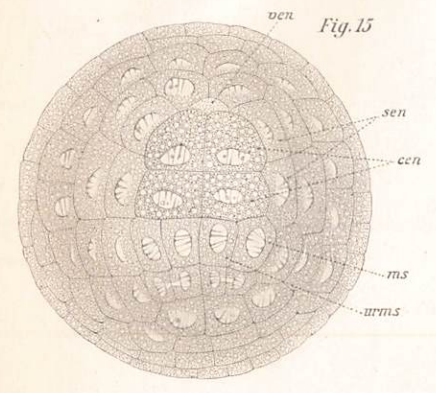


Fig. 15

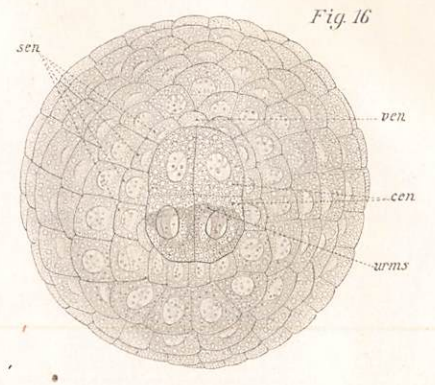


Fig. 16

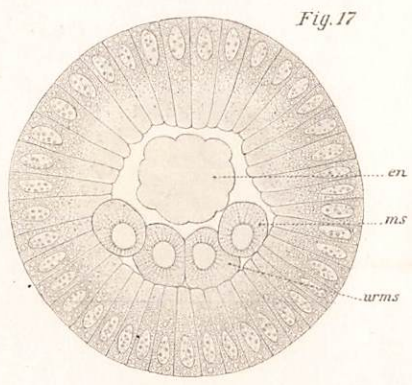


Fig. 17

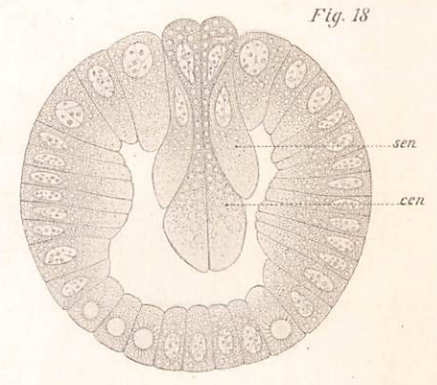


Fig. 18

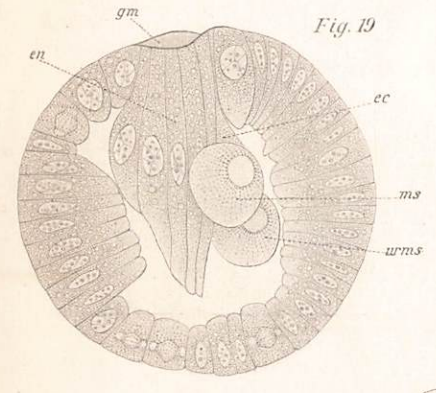


Fig. 19

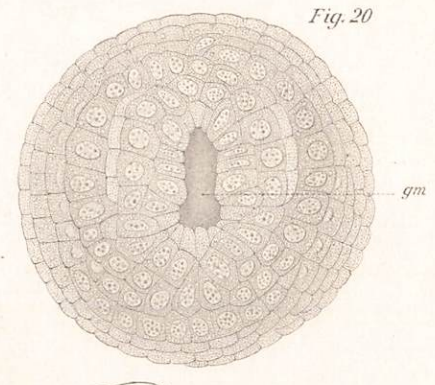


Fig. 20

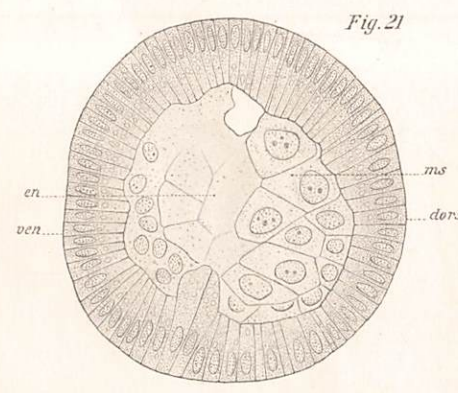


Fig. 21

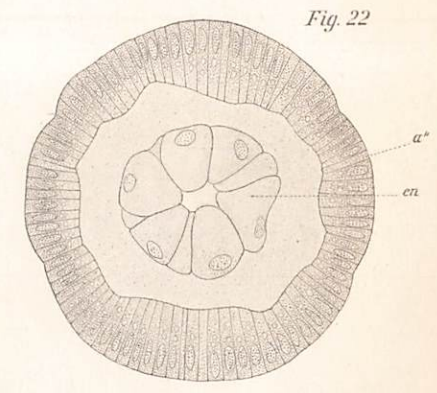


Fig. 22

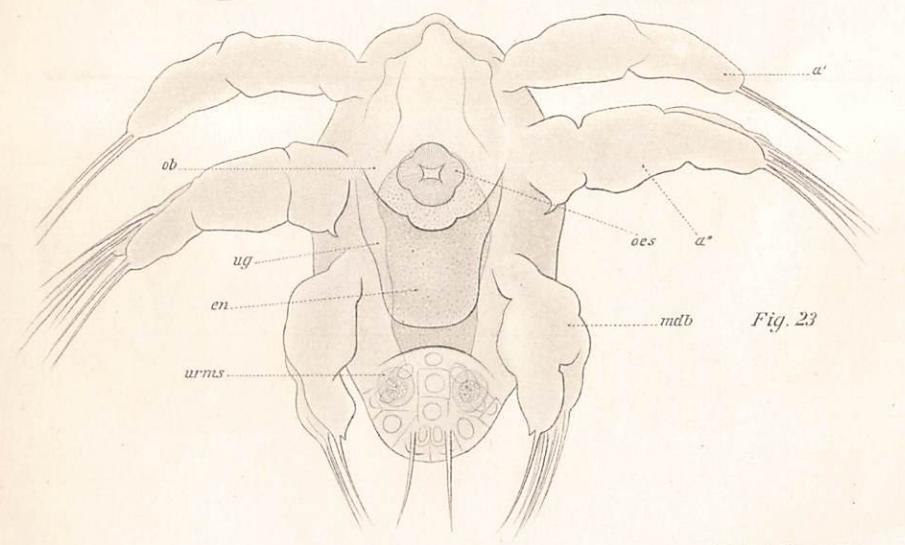


Fig. 23

