

# DIE PLATTENENTWICKELUNG

BEI

## *SCALPELLUM STROMII*

M. SARS

(MIT 7 TEXTFIGUREN)

VON

DR. HJALMAR BROCH

DET KGL. NORSKE VIDENSKABERS SELSKABS SKRIFTER 1912. NO. 4

AKTIETRYKKERIET I TRONDHJEM

1912



Die Entwicklung der *Scalpellum*-Arten ist bisher nur wenig studiert worden. Aus DARWINS<sup>1</sup> Beschreibungen können wir ersehen, dass er in der Tat die Entwicklungsvorgänge der Platten eingehend beobachtet hat, aber die einzelnen Details fehlen, und nur hier und dort deuten mehr beiläufige Bemerkungen seine Resultate an. Die gelegentlichen Studien über die Embryonalentwicklung von *Scalpellum Strömii*, die HOEK<sup>2</sup> im Jahre 1883 veröffentlichte, führen nicht über das Cypris-Stadium hinaus und teilen uns daher nichts über die Plattenentstehung mit. Das jüngste Stadium von *Scalpellum Stearnsi*, das später von HOEK<sup>3</sup> abgebildet wird, ist schon so weit vorgeschritten, dass sämtliche Teile des Panzers am Capitulum entwickelt sind, und die wenigen beiläufigen Bemerkungen (l. c. p. 73) geben uns keine weitere Erläuterungen über die früheren Entwicklungsstufen. Sonst ist in der mir zugänglichen Litteratur nichts über die Plattenentstehung und Plattenentwicklung bei *Scalpellum* zu finden.

Es scheint mir somit nicht ohne Interesse, die Entstehung und Entwicklung der Platten eines *Scalpellum* näher auseinanderzusetzen. Mehrere Fragen betreffs der verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten sowohl innerhalb der Gattung wie auch zu anderen Lepadiden-Gattungen werden höchst wahrscheinlich durch solche Studien gelöst werden können. Nun ist in dem Trondhjemsfjorde *Scalpellum Strömii* M. SARS<sup>4</sup> an Hydroidkolonien aus grösserer Tiefe fast immer vorhanden, und da ausserdem andere Lepadiden-Arten an den Hydroiden des Fjordes nur äusserst selten und ganz vereinzelt auftreten, konnte ein reichliches und reines Material von dieser Art ziemlich leicht beschafft werden.

<sup>1</sup> A Monograph on the Sub-Class Cirripedia. The Lepadidae or Pedunculated Cirripedes. (Ray Society) London 1851, (p. 217).

<sup>2</sup> Report on the Cirripedia. I Systematic Part. Rep. Scient. Res. Challenger, Zoology vol. VIII, London 1883, (p. 75).

<sup>3</sup> The Cirripedia of the Siboga-Expedition. A. Cirripedia pedunculata. Siboga-Expedition Monogr. XXXI a, Leiden 1907. (Plate VI, Fig. 11—12).

<sup>4</sup> Oversigt over de i den norsk-arktiske Region forekommende Krebsdyr. Chria. Vidensk. Selsk. Forhandl. for 1858, Christiania 1859.

Eine eingehende Beschreibung des erwachsenen Tieres ist von G. O. SARS<sup>1</sup> gegeben worden. Das Tier ist erheblichen Variationen unterworfen, indem die Platten eine ziemlich grosse Variabilität ihrer gegenseitigen Verhältnisse zeigen. Die Art lässt sich aber wegen ihrer eckig gebogenen Carina nicht mit irgend einem anderen *Scalpellum* der norwegischen Küste im erwachsenen Zustande verwechseln. Dagegen halten die übrigen von G. O. SARS (l. c. p. 244) hervorgehobenen trennenden Merkmale zwischen der vorliegenden Art und *Scalpellum angustum* nicht immer Stich. So ist die Breite des Rostrums bei *Scalpellum Strömii* sehr variabel und seine Form nicht immer ausgesprochen keilförmig. Auch ist die ventrale Einkrümmung des Stieles und die dichtere oder weniger dichte Lagerung der Stielschuppen von Kontraktionszuständen abhängig, wie man sich sehr leicht an reichlichem Material lebender Individuen überzeugen kann.

Es ist sehr interessant zu beobachten, wie die verschiedenen Entwicklungsstufen gewöhnlich in bestimmter Reihenfolge an der Hydroidenkolonie sitzen. Die grösseren Individuen treten an den basalen Koloniestellen auf, und je höher wir an der Hydroidenkolonie herauf kommen, um so kleiner und jünger werden die *Scalpellum*-Individuen. Ausnahmen von dieser Regel sind ziemlich selten zu beobachten. —

Das jüngste Stadium, das mir vorliegt (Fig. 1) hat noch die Cypris-Gestalt bewahrt und wird von der zweiklappigen Schale umgeben, die das Tier in dem Cypris-Stadium kennzeichnet. Die Entwicklung der verkalkten Platten ist schon so weit vorgeschritten, dass mehrere der Hauptplatten des Capitulum auseinandergehalten werden können. Die unpaare Carina liegt als eine löffelförmig gebogene Platte auf der dorsalen Seite des Tieres und ist länger als ein Drittel derselben. Die Terga sind oben breit abgerundet und haben nicht die Grösse der Carina erreicht. Das paarige Scutum hat seine typische trapezförmige Gestalt schon angelegt. Alle die bisher genannten fünf Platten weisen eine eigentümlich punktierte Struktur auf wegen der chitinigen Schicht, durch die sie fast vollständig überdeckt werden und die sonst nicht zu finden ist; diese Struktur kommt nur den embryonalen Platten (»primordial valves«) DARWINS zu. — Zwischen der Carina und dem Scutum eingekeilt und nach oben dem Tergum angrenzend liegt eine annähernd viereckige Platte; das ist das jugendliche Latus superius. Näher der Anheftungsstelle, an der unteren Seite der bisjetzt genannten Panzerteile beobachten wir zwei weitere, paarige Platten. Anfangs könnte man

<sup>1</sup> Crustacea, Den norske Nordhavs-Expedition 1876—1878, Zoologi XIV, Christiania 1885 (p. 241, Plate XX, Fig. 1—2).

glauben, dass sie die ersten Anlagen der unteren Lateren-Reihe bilden. Die spätere Entwicklung der Panzerplatten zeigt uns indessen, dass eine solche Annahme falsch ist.

Die nächste Stufe (Fig. 2) ist durch das Wachstum des Stieles gekennzeichnet. Sobald die Cypris-Schale abgeworfen ist, bildet sich ein kräftiger und muskulöser Stiel aus. Gleichzeitig nehmen auch die einzelnen Platten etwas an Grösse zu, und hierbei fällt es auf, dass die Terga eine sehr eigentümliche Gestalt annehmen,

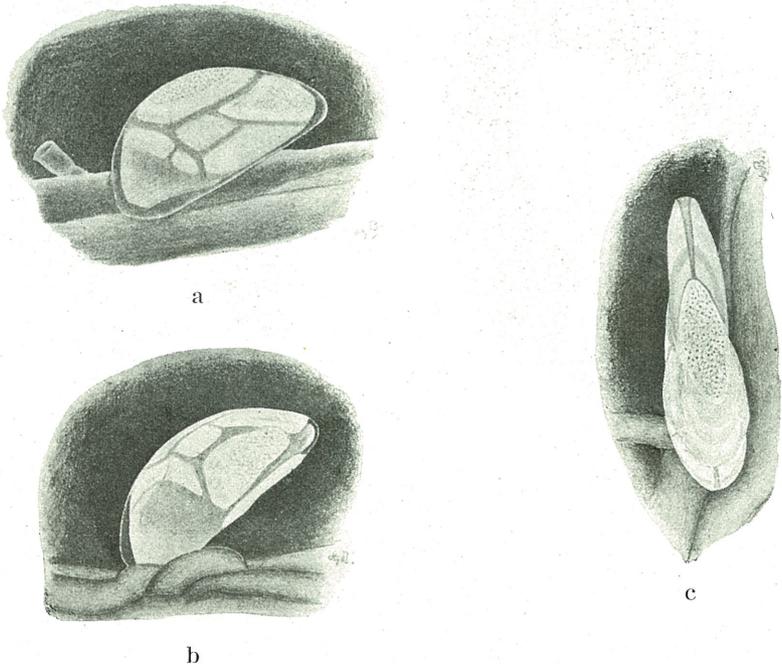


Fig. 1. Plattenausbildung im Cypris-Stadium bei *Scalpellum Strömii*. a: Individuum in seitlichen Ansicht, b: halb von der ventralen Seite gesehen und c: Dorsalansicht. (Vergr.  $\times 40$ ).

die von der des erwachsenen Tieres erheblich abweicht. Die apicale Kante wird breit abgerundet, und an der ventralen Seite des Tergum tritt unweit des Apex eine scharfe Einbuchtung immer deutlicher hervor, so dass das Tergum von der Seite gesehen etwas an eine phrygische Mütze erinnert, doch ist die Form oft mehr viereckig. Die Terga erreichen jetzt ungefähr dieselbe Grösse wie die Scuta. — Bald fängt eine neue Platte an sich zu entwickeln; es ist das unpaare Rostrum (Fig. 2, b). Während des schnellen Wachstums des Rostrum rücken die

beiden unteren, paarigen Platten etwas nach unten und die Zwischenräume zwischen ihnen und Scutum und Latus superior werden allmählich grösser als alle übrigen Zwischenräume am Capitulum.

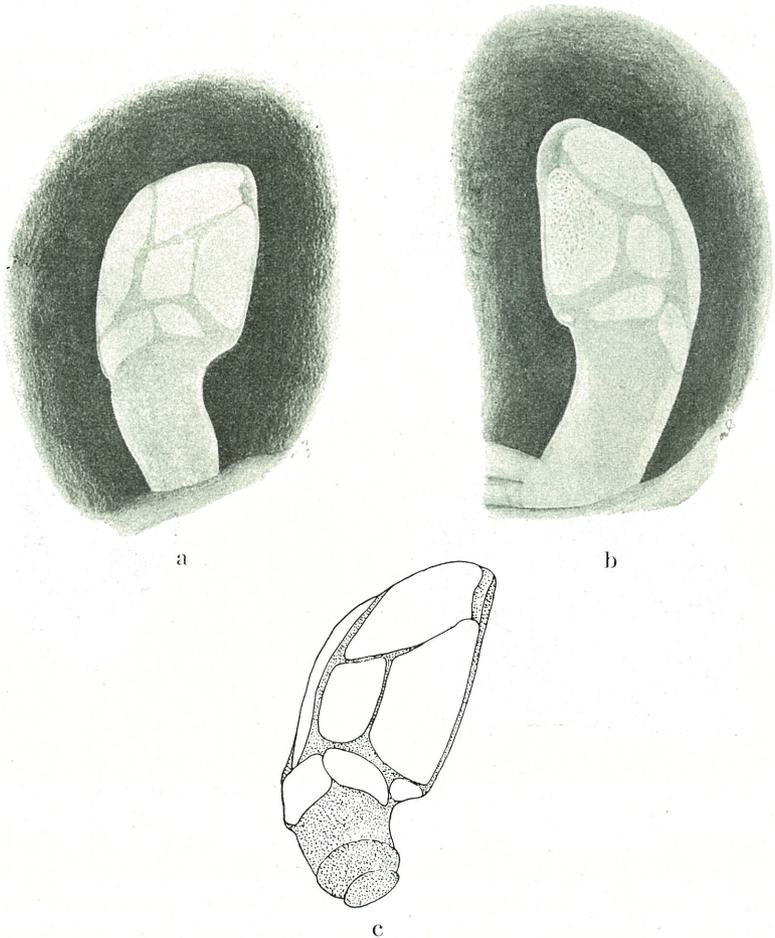


Fig. 2. Entwicklung des Stieles und des Rostrum. a: Stielanlage gleich nach Abwerfen der Cypris-Schale, b: Erste Anlage von Rostrum, c: Individuum mit wohl entwickeltem Rostrum. (Vergr.  $\times 40$ ).

Die nächstfolgenden Stufen in der Entwicklung (Fig. 3) zeigen uns nun, dass die beiden unteren, paarigen Platten, die schon wiederholt erwähnt wurden, nicht als Anlagen der unteren

Reihe von Latera gedeutet werden können. Vielmehr sehen wir jetzt, wie neue Plattenanlagen zwischen ihnen und Scutum und Latus superius auftauchen. In der Ecke zwischen der Carina und dem Latus superius kommt das Latus carinale zum Vorschein, und von unten her zwischen dem Latus superius und dem Scutum eingekeilt entwickelt sich das Latus infra-medium. Zuletzt erscheint endlich auch das Latus rostrale (Fig. 3, b) zwischen dem jugendlichen Latus infra-medium und dem Rostrum an der unteren Seite des Scutum. — Während der Entstehung der unteren Lateren-Reihe wachsen die Terga stärker heran; die

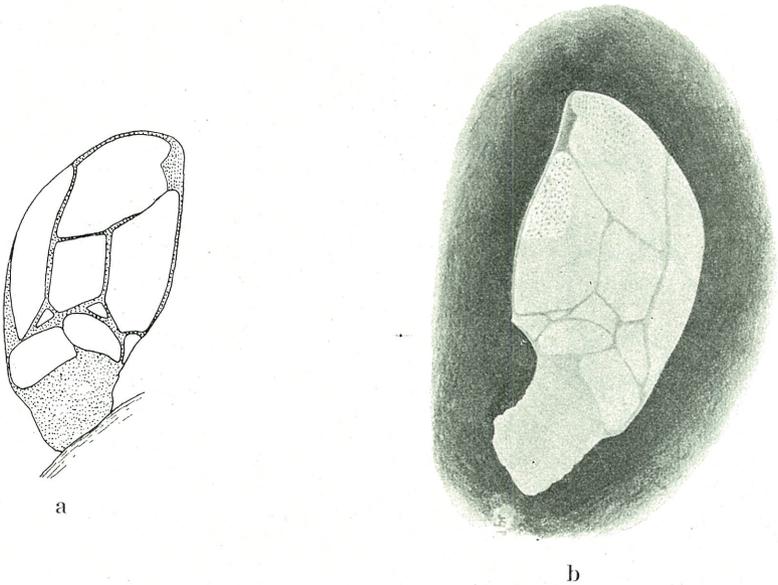


Fig. 3. Entwicklung der unteren Laterenreihe. a: Latus carinale und Latus infra-medium tauchen auf, b: Latus rostrale in seinem ersten Stadium. (Vergr.  $\times 40$ ).

Einbuchtung der ventralen Seite gerade unter dem Apex bleibt auch jetzt bestehen, fällt aber wegen des Wachstums der unteren Partien des Tergum weniger auf. Das Tergum nimmt jetzt seine typische dreieckige Gestalt an, und an der unteren und ventralen Ecke ragt nun auch die apikale Spitze des Scutum etwas über die Kante des Tergum hervor. Wegen der Entwicklung der unteren Latera nimmt das Latus superius nun immer deutlicher seine charakteristische fünfeckige Form an.

Während des folgenden Wachstums, in dem das Capitulum seine endgültige Form annimmt, bekommen wir auch eine Ant-

wort auf die Frage, zu was sich die beiden rätselhaften unteren Platten entwickeln, die schon im Cypris-Stadium angelegt wurden; sie sind nach und nach aus dem Capitulum herausgerückt. Zwischen ihnen und der Lateren-Reihe tauchen immer neue Platten auf (Fig. 4) und die beiden Plattenpaare rücken immer weiter den Stiel herab und entfernen sich gleichzeitig auch voneinander. Sie bilden in der Tat die untersten vier kleinen Schuppen des Stieles und büßen ihr Wachstum ein, sobald weitere Stielschuppen nach der Ausbildung der unteren Lateren-Reihe zum Vorschein kommen. Am erwachsenen Tier (Fig. 5) sind sie als

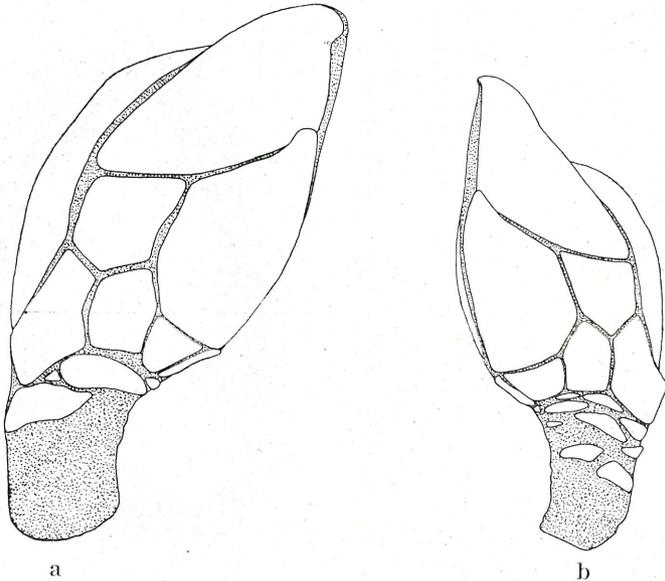


Fig. 4. Entwicklung der Stielschuppen. a: die ersten Anlagen neuer Stielschuppen tauchen unterhalb der unteren Capitulum-Reihe auf. (Vergr.  $\times 40$ ). b: weitere Stielschuppen tauchen während des Wachstums des Stieles auf nachdem das Capitulum seine endgültige Form fast ganz ausgebildet hat. (Vergr.  $\times 20$ ).

die untersten Stielschuppen dorsal am Stiele vorhanden und haben auch hier dieselbe Form wie an den früheren Entwicklungsstufen. Erst die nächsten Stielschuppen, die oberhalb der genannten vier auftreten, haben die typische, flach dreieckige Gestalt aufzuweisen, die die Stielschuppen des *Scalpellum Strömii* kennzeichnet.

Während der Entwicklung der wenigen ersten Stielschuppen, nehmen die Platten des Capitulum ihre endgültige Form an. Die Terga wachsen dreieckig in die Höhe, und der kleine Höcker

des Apex, der in den frühen Entwicklungsstadien sehr auffällig war, lässt sich nunmehr fast nur unter stärkerer Vergrößerung wahrnehmen. Die apicale Spitze des Scutum deckt an der Aussen-seite die ventrale Partie der unteren Kante des Tergum und ragt hier ein wenig hervor. Latus.superius und Latus infra-medium sind fünfeckig geworden, die Zwischenräume zwischen den Platten des Capitulum werden enger und die Carina wächst dorsal oben buckelig hervor.

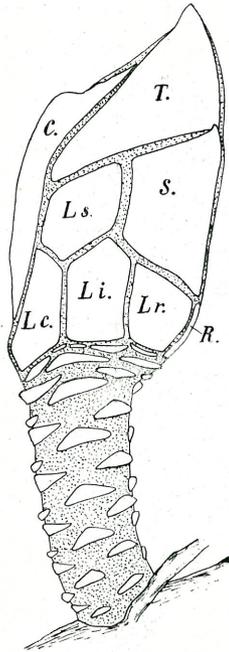


Fig. 5. *Scalpellum Strömii*, ausgewachsenes Individuum mit ausgestrecktem Stiele. (Vergr.  $\times 6$ ). C: Carina, T: Tergum, S: Scutum, Ls: Latus superius, Lc: Latus carinale, Li: Latus infra-medium, Lr: Latus rostrale, R: Rostrum.

Die Untersuchungen zeigen uns somit, dass neue Platten während der ganzen Entwicklung immer nur an der unteren Partie des Capitulum, oder richtiger an dem Übergang zwischen Stiel und Capitulum entstehen. An allen anderen Stellen scheint eine Neubildung von Kalkplatten ausgeschlossen zu sein.

Es wird nun von Interesse sein festzustellen, wie das Wachstum der einzelnen Platten vor sich geht, um zu sehen, ob auch die Ablagerung neuer kalkigen Partien an gewisse Regionen gebunden ist. Das Wachstum der einzelnen Platten lässt sich sehr

gut an dem Panzer erwachsener Individuen beobachten, wenn wir alle organischen Bestandteile entfernt haben. Das Wachstum schreitet nicht während des Lebens gleichmässig fort, sondern es werden dichtere und weniger dichte Zonen gebildet, die eine periodisch auftretende, periferer Grössenzunahme der Platten durch ungleich starke Ablagerung anorganischer Substanz andeuten. Wir wissen nicht, durch welche physiologische Faktoren das Wachstum geregelt wird. Nur so viel können wir bei vorliegender Art aussagen, dass die regelmässig wiederkehrenden,

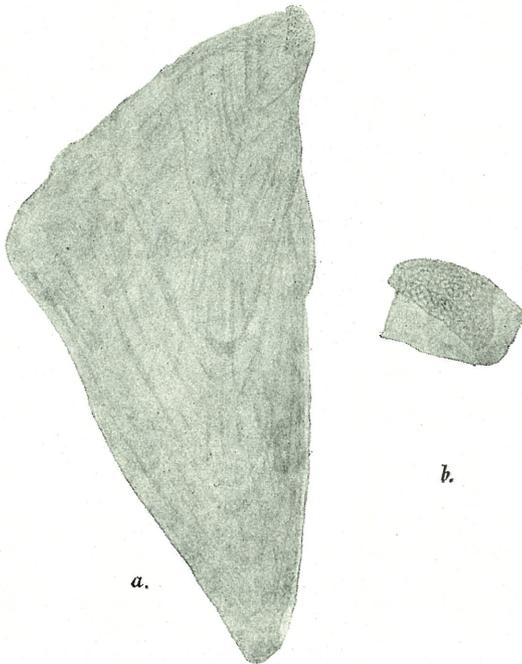


Fig. 6. Tergum eines erwachsenen *Scalpellum Strömii*. a: Die ganze Platte (Vergr.  $\times 20$ ), b: Apex mit der embryonalen Plattenanlage (Vergr.  $\times 60$ ).

grossen Perioden des Jahres nicht für die Bildung der Zuwachszonen bestimmend sind; denn wenn das der Fall wäre, so würden die einzelnen Platten eines Tieres nicht eine verschiedene Zahl von Hauptzonen aufweisen können. — Gehen wir dann zu den einzelnen Platten über.

Ein näheres Studium des Tergum (Fig. 6) eines erwachsenen *Scalpellum Strömii* lehrt uns, dass das Wachstum hier an die untere Kante und an die untere Partie der hinteren (dorsalen)

Kante gebunden ist. Durch diese Lokalisierung des Wachstums wird die dreieckige Gestalt des Tergum hervorgerufen. Die embryonale Platte ist durch ihre eigentümliche netzartige oder löcherige Struktur gekennzeichnet (Fig. 6, b) und sitzt wie ein Nagel oder eine kleine Haube dem Apex auf; an der ventralen Kante ragt sie ein wenig hervor; unter stärkerer Vergrösserung beobachten wir deswegen auch beim erwachsenen Tergum gerade unter dem Apex jene Einbuchtung an der ventralen Kante, die in den frühesten Entwicklungsstadien des Panzers so stark auffällt.

Eine Durchmusterung der übrigen Platten des Capitulum (Fig. 7) zeigt uns, dass jede ihren charakteristischen Wachstumsmodus aufweist, so dass sie hierdurch in isoliertem Zustande immer identifiziert werden können. Die Carina (Fig. 7, a und b) wächst anfänglich so gut wie ausschliesslich nach unten; später erst fängt eine stärkere Kalkablagerung auch an der oberen Kante an, und es ist während dieser Wachstumsperiode, dass die Carina ihre von der Seite gesehen eckige Gestalt annimmt. Die seitliche Grössenzunahme der Carina ist nur äusserst gering. Der Gipfel des Knies oder des Buckels wird von der embryonalen, netzförmig strukturierten Platte gebildet. — Das Scutum (Fig. 7, c) wächst durch Neuablagerungen an der unteren und inneren Kante, d. h. an den den angrenzenden Latera zugekehrten Seiten; es behält deswegen das ganze Leben hindurch seine trapez-ähnliche Form bei. Die embryonale Platte mit ihrer netzartigen Struktur kennzeichnet den Apex. Das Latus superius (Fig. 7, d) wurde unter den schon anfangs auftretenden Platten des Cypris-Stadiums erwähnt. Die Annahme liegt deswegen nahe, dass das Wachstumszentrum oder die älteste Plattenpartie auch hier von einer embryonalen Plattenanlage gebildet werde. Es ist mir aber nie gelungen, eine ähnliche netzartige Struktur an dem Latus superius irgendwo zu beobachten wie diejenige, die die Embryonalanlagen bei der Carina, dem Tergum und dem Scutum kennzeichnen. Diese Tatsache ist von grosser Bedeutung, wie weiter unten dargetan werden wird. Das Wachstum des Latus superius schreitet anfangs nur entlang der unteren und der der Carina zugekehrten Kante fort; später aber setzt ein allseitiges Wachstum der Platte ein. Das Latus superius nimmt eine buckelige Form an mit dem Wachstumszentrum (Umbo) als vorragendem Gipfel. — Das Latus carinale (Fig. 7, e) konzentriert sein Wachstum auf die untere und die vordere (d. h. die dem Latus superius und Latus infra-medium angrenzende) Kante. Der hintere Teil mit dem Wachstumszentrum (Umbo) der Platte ragt gewöhnlich hinter der Carina dorsalwärts und lateralwärts ein wenig hervor. — Das Latus infra-medium

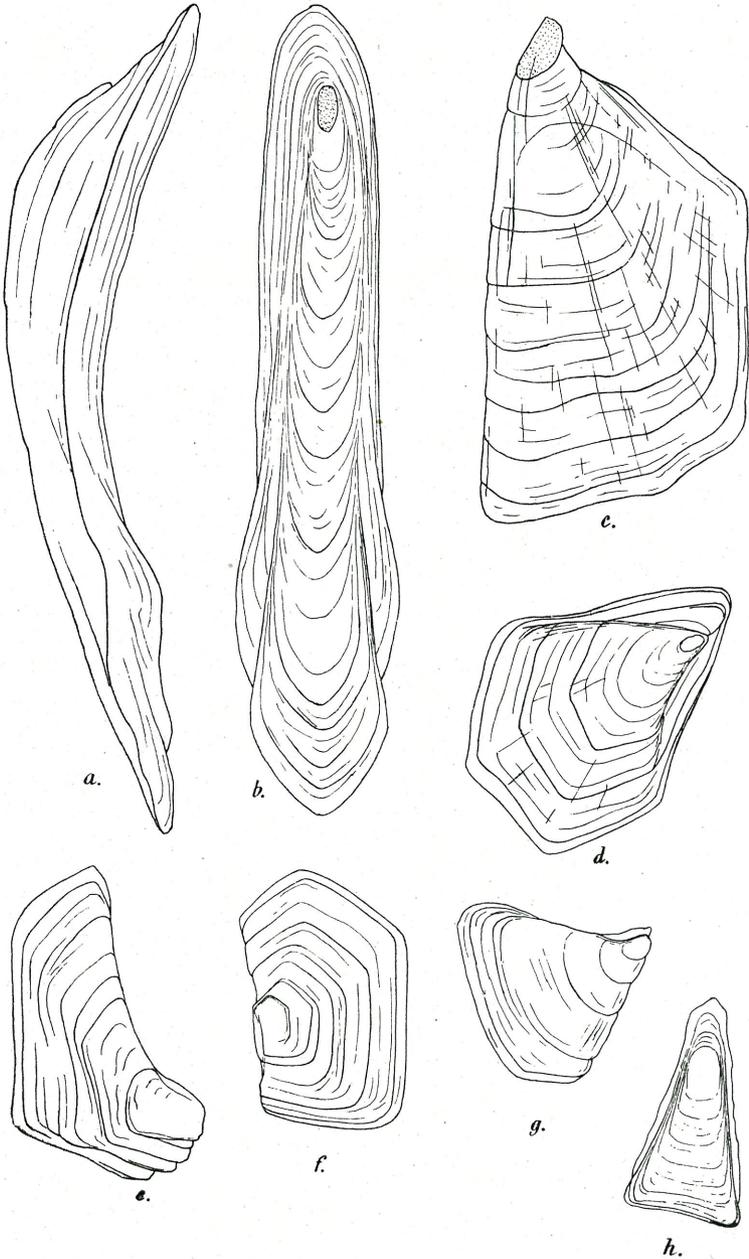


Fig. 7. Platten eines erwachsenen *Scalpellum Stromii*. a: Carina, von der Seite gesehen, b: Carina in Dorsalansicht (embryonaler Teil punktiert), c: Scutum (embryonaler Teil punktiert), d: Latus superior, e: Latus carinale, f: Latus infra-medium, g: Latus rostrale, h: Rostrum. (Vergr.  $\times 20$ ).

(Fig. 7, f) nimmt nach oben, ventral (vorn) und nach unten an Grösse zu, zeigt aber keine Zuwachszonen der dorsalen (hinteren) Seite, die an das Latus carinale grenzt; etwas unterhalb der Mitte der dorsalen Seite finden wir das oft ein wenig vorragende Wachstumszentrum (Umbo). Das Latus rostrale (Fig. 7, g) zeigt nur neue Zuwachszonen entlang der unteren und ventralen (vorderen) Seite; entlang der dorsalen (hinteren) Kante aber, die an das Latus infra-medium stösst, ist ein Zuwachs nur beim fast erwachsenen Tier in der unteren Partie des Latus rostrale zu beobachten. Das Rostrum endlich (Fig. 7, h) nimmt anfangs nach unten an Grösse zu; erst später macht sich auch eine Grössenzunahme des oberen Endes bemerkbar. Das seitliche Wachstum des Rostrum ist nur äusserst gering.

Eine Untersuchung der Stielschuppen zeigt, dass auch hier eine Grössenzunahme durch Ablagerung von kalkigen Zonen festgestellt werden kann. Das Wachstum ist aber hier deutlich begrenzt, und die Grössenzunahme findet ausschliesslich entlang der dem Capitulum zugekehrten Seite statt. Sobald die Schuppen sich von der Bildungszone entfernen, hört ihr Wachstum auf.

Die hier erörterten Befunde zeigen uns, dass die Bildung neuer Kalksubstanz an die Seiten des Capitulum und an die obere Grenze des Stieles gebunden ist. Wir haben früher gesehen, dass die Fähigkeit, neue Platten zu bilden, nur der Übergangszone zwischen Stiel und Capitulum zukommt. Während nun das Wachstum der Stielschuppen nur in der nämlichen Zone vor sich geht und nach Verlagerung der Schuppe aus dieser Zone aufhört, findet der Zuwachs der Platten des Capitulum auch ausserhalb dieser Zone statt. Hier aber ist es interessant zu beobachten, wie die stärkere Grössenzunahme sämtlicher Platten ein Hauptzentrum andeutet, das im Bereich des Latus infra-medium liegt.

Die Entwicklung hat uns gezeigt, dass die Stielschuppen sekundär durch das Wachstum des Stieles nach unten verlagert werden. An denselben Stellen wo die Stielschuppen gebildet werden, entstanden auch die Platten der unteren Capitulum-Reihe, die während des Wachstums in den Panzer des Capitulum sekundär einverleibt zu werden scheinen. Fünf Platten des Capitulum aber entstehen nicht in der Übergangszone, sondern bleiben während der ganzen Entwicklung an derselben Stelle, wo sie entstanden sind; diese fünf Platten sind die unpaare Carina, die paarigen Terga und Scuta. Diese Platten sind, wie schon DARWIN<sup>1</sup> dargetan, durch embryonale, chitinige Platten (»primordial valves«) präformiert und embryologisch betrachtet somit

<sup>1</sup> 1851, p. 217.

von allen übrigen Platten des Tieres fundamental verschieden. Zwar konnte auch das *Latus superius* an den jüngsten, beobachteten Stadien schon deutlich nachgewiesen werden; diese Platte zeigt aber überhaupt keine solche Struktur, die für die »primordial valves« charakteristisch ist, und die Annahme ist daher sehr wohl zu verteidigen, dass an noch früheren Stadien die Entstehung des *Latus superius* innerhalb der Bildungszone der übrigen Platten nachgewiesen werden wird. — Diese Befunde deuten an, dass die Vorfahren des *Scalpellum* Lepadiden gewesen sind, deren Panzer aus Carina, Terga und Scuta bestand. Die übrigen Platten sind erst sekundärer Art und phylogenetisch spätere Erscheinungen.

Diese Annahme stimmt durchaus nicht mit der Theorie HOEK'S<sup>1</sup> überein, dass jene *Scalpellum*-Arten die ältesten seien, die die meisten Platten in der unteren Panzerreihe des Capitulum aufweisen. Nach seiner Theorie sollen die ältesten *Scalpellum*-Arten »derived from *Pollicipes*« sein (l. c. p. 58). Vielmehr geben die Vorgänge der Plattenentwicklung DARWIN'S Annahme (l. e. p. 216) eine weitere Stütze, dass »*Scalpellum* blends through *S. villosum* into *Pollicipes*«. DARWIN'S Untersuchungen haben ihm auch gezeigt, dass *Pollicipes* (l. c. p. 295) erst nachträglich während des Wachstums die hohe Plattenzahl der unteren Capitulum-Reihe erreicht, und auch diese Tatsache widerspricht der Annahme, dass der Plattenreichtum die phylogenetisch ältesten Lepadiden kennzeichnen soll. — DARWIN (l. c. p. 134 und 222) lässt als seine Meinung hervorschimmern, dass die Vorfahren der *Scalpellum*-Arten *Oxynaspis*-ähnliche Formen gewesen sein müssen. Das stimmt auch mit den hier geschilderten Befunden überein. Es leitet uns aber auch zu der Annahme, dass die Sectio *Eu-Scalpellum* HOEK, die ebenso wie *Oxynaspis* eine eckig gebogene Carina besitzt, die ältere in der Gattung *Scalpellum* sein muss.

<sup>1</sup> 1907, p. 57.