

Ueber den Bau ¹⁾ und die systematische Stellung von *Nebalia*, nebst Bemerkungen über das seither unbekannte Männchen dieser Gattung.

Von

Prof. Dr. C. Claus in Göttingen.

Mit Tafel XXV.

Die Auffassung der bekannten und vielfach besprochenen *Nebalia* als Phyllopod und als nächster Verwandter der Apusiden und Estheriden, wurde vornehmlich von M. EDWARDS vertreten und durch die Autorität dieses berühmten Forschers auf lange Zeit zu allgemeiner Anerkennung gebracht. Erst E. METSCHNIKOFF'S Beobachtungen über einige Punkte des innern Baues und besonders über die embryonale Entwicklung von *Nebalia Geoffroyi* brachten wichtige Beweisgründe für die Natur dieser Crustaceengattung als Malakostrake. In erster Linie musste die Anwesenheit eines Kaumagens mit Chitinbewaffnung, sowie die Aehnlichkeit der Embryonalbildung mit der von *Mysis*, die früher schon oftmals ausgesprochene Verwandtschaft von *Nebalia* mit den Schizopoden bekräftigen. Minder schwer fiel die Angabe in die Wagschale, auf welche freilich METSCHNIKOFF für seine Deutung von *Nebalia* als »phyllopodenartiger Decapod« das Hauptgewicht legte, dass *Nebalia* während des embryonalen Lebens nach dem Naupliusstadium noch ein zweites in der Gliedmaassenzahl mit Zoëa übereinstimmendes Stadium zu durchlaufen hat, indem das letztere nach seiner Gliedmaassenzahl — wenigstens nach der von METSCHNIKOFF gegebenen Abbildung (Fig. 44) —

1) Vergl. die vorläufige Mittheilung über diesen Gegenstand in den Nachrichten von den Königl. Gesellschaften und der G. A. Universität zu Göttingen. Nr. 40. 1874.

2) M. EDWARDS, Mémoire sur quelques Crustacés nouveaux. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. XIII 1827, 2. Sér. Tom. III 1828, sowie Histoire naturelle des Crustacés Tom. III 1840.

eher dem jüngsten Stadium der Cyclopsform entspricht, welches ja im Kreise der Entomostraken auch bereits innerhalb der Eihülle auftreten kann (Lernaeopoden).

Unter solchen Verhältnissen erschien eine nochmalige genaue Prüfung des gesammten Körperbaues und der Gliedmaassenbildung erwünscht, und diese hat denn nicht nur die Deutung METSCHNIKOFF's ¹⁾ im Wesentlichen bestätigt, sondern auch, indem sie mich zu der Entdeckung der bislang nicht bekannten männlichen Form führte, durch die an dieser constatirten Besonderheiten überhaupt keinen Zweifel mehr zurückgelassen, dass die alte ursprüngliche Auffassung von *Nebalia* als Malacostrake, wie sie von den Autoren vertreten ist, die richtige ist und als solche in ihr gutes Recht wieder einzusetzen ist.

Wenn man sieht, dass M. EDWARDS in seiner zweiten berichtigen Notiz über *Nebalia Geoffroyi* ²⁾ und KROYER ³⁾ in seiner viel gründlicheren und genaueren Beschreibung von *Nebalia bipes* den Körperbau der Gattung im Allgemeinen richtig beschrieben haben, so begreift man schwer, wie beide zu einer so offenbar verkehrten Deutung gelangen und dieselbe den Autoren gegenüber verteidigen und aufrecht erhalten konnten. Sehr richtig schloss LATREILLE ⁴⁾ freilich auf die Resultate der ersten Arbeit von M. EDWARDS gestützt: Il me paraît évident, que d'après leur mode d'organisation il tendent à établir le passage entre les Mysis et les Apus, und M. EDWARDS konnte entgegen »je ne comprends pas bien comment M. LATREILLE a pu conclure de mes précédentes observations, que les Nebalies doivent prendre place dans sa dernière section des Décapodes Macroures.« Gleichwohl ging die falsche M. EDWARDS'sche Auffassung in die Wissenschaft über und gab wiederum den Paläontologen Veranlassung, die ältesten fossilen Krebsüberreste, wie *Hymenocaris*, *Ceratiocaris*, *Dictyocaris*, vornehmlich wegen ihrer Aehnlichkeit mit *Nebalia* als Phyllopoden zu betrachten, ohne dass sonst welche Beweise für diese allgemein verbreitete und von Einzelnen sogar zu weit tragenden Schlüssen benutzte Meinung beigebracht werden konnten.

Hinreichend bekannt und auch genau genug beschrieben ist die allgemeine Körperform mit ihrer eigenthümlichen, erst ausserhalb der

¹⁾ Sitzungsberichte der Naturforscherversammlung zu Hannover 1865. p. 218, sowie KEFERSTEIN's Jahresbericht 1867. Auch hat METSCHNIKOFF eine grössere russische Abhandlung mit 2 Kupfertafeln über diesen Gegenstand veröffentlicht.

²⁾ Ann. sc. nat. 2. Sér. Tom. III 1835.

³⁾ KROYER, H., *Nebalia bipes*. Fabr. KROYER's Naturhist. Tidsskrift N. R. Tom. II 1849.

⁴⁾ CUVIER, regne animal, 2 Edit. Tom. 4, p. 584.

Eihüllen sich ausbildenden Hautduplicatur des Kopfes, welche wie eine zweiklappige Schale den gesammten kurzgeringelten Thorax und dessen acht Paare phyllopodenähnlicher Füsse, sowie grossentheils auch die vordern Abdominalsegmente umschliesst. Ich will hier nur das bemerken, dass die Schale nach der Existenz zahlreicher verzweigter Canäle und Lacunen zu schliessen, von reichen Blutströmen durchströmt wird, und demnach offenbar als Respirationsorgan fungirt. Erinnern diese Verhältnisse, sowie auch insbesondere die Gestaltung einiger Fusspaare in der That an die Phyllopoden, so tragen doch schon die gestielten zur Seite des beweglichen lanzetförmigen Schnabels vordringenden Augen die Charaktere des Podophthalmenauges (Fig. 4 u. 20c). Auch die beiden Antennenpaare zeigen einen von den Phyllopoden wesentlich abweichenden Bau, schliessen sich dagegen eng theils an die Amphipoden, theils an die Cumaceen an.

Die vorderen Fühler (Fig. 4 u. 5) bestehen aus einem kräftigen viergliedrigen, in der Mitte knieförmig nach hinten umgebogenen Schaft und zwei Geisselanhängen, von denen freilich der eine zu einer breiten borstenrandigen Platte umgeformt an die Schuppe erinnert, welche das zweite Antennenpaar der meisten langschwänzigen Decapoden auszeichnet und für die Schwimmbewegung so wichtige Dienste leistet. Die Hauptgeissel ist schmal, bei *N. GHOFFROY* 10- bis 12gliedrig, und trägt zwischen den Borsten vertheilt Gruppen von »Riechfäden«, die im männlichen Geschlechte in viel dichterem Häufung die hier stark aufgetriebenen Fühlerglieder umlagern (Fig. 5).

Was das zweite Fühlerpaar anbelangt, so ist der Schaft desselben ebenfalls knieförmig gebogen, jedoch nur aus drei Gliedern zusammengesetzt und läuft in eine schmale, etwa 12- bis 17gliedrige Geissel aus (Fig. 6). Im männlichen Geschlechte (Fig. 2 u. 3 b) ist dieselbe wie bei den Cumaceenmännchen ausserordentlich, fast bis an das hintere Körperende, verlängert, und besteht aus ungefähr 80 Gliedern, eine in der That so auffallende Geschlechtsdifferenz, dass man an ihr sofort die Männchen zu erkennen im Stande ist.

Die unter der Oberlippe gelegenen Mandibeln (Fig. 7) tragen in auffallender Weise den Charakter des Coxalgliedes eines Beines zur Schau und gehen in einen grossen 3gliedrigen Taster über, welcher sehr dem Kiefertaster mancher Amphipoden gleicht. Bei keinem wahren Phyllopoden ist bislang ein Mandibulartaster nachgewiesen worden, ein Umstand, der bei Abwägung der Stellung von *Nebalia* schwer in die Wagschale fällt.

Die grossen zweilappigen vordern Maxillen (Fig. 8), von der Mandibel durch eine kleine getheilte Unterlippe getrennt, tragen einen

langen, dünnen und beim Weibchen nach dem Rücken umgebogenen Tasterfuss, welcher an der Innenseite der Schalenhaut sich hinerstreckt und nach seiner Gestalt und dem entsprechend wohl auch seiner Function nach am besten dem sogenannten Putzfuss der Ostracoden verglichen werden darf (Fig. 1 d). An der männlichen Form fand ich diesen langen, dünnen Anhang nicht dorsalwärts umgebogen (Fig. 2 d), sondern nach vorn gerichtet, will jedoch nicht bestimmt behaupten, dass diese Lage eine für das Geschlecht bezeichnende ist.

Die dreilappigen Maxillen des zweiten Paares (Fig. 9) nähern sich in ihrem Bau schon entschieden den nachfolgenden phyllopodenähnlichen Beinpaaren, tragen einen schmalen borstenrandigen Nebenanhang, welcher dem Aussenaste eines Fusses entsprechen würde, und setzen sich vorn in einen langgestreckten 2gliedrigen, den Hauptast repräsentirenden Taster fort.

Auf die Mundtheile folgen in dicht gedrängter Stellung, an ebenso viel kurzen, deutlich gesonderten Segmenten 8 lamellöse Fusspaare, deren vermeintliche Uebereinstimmung mit den Phyllopodenfüssen zu der irrthümlichen Ansicht von der Phyllopodennatur der *Nebalia* Anlass gab. Wenn wir berücksichtigen, dass die Kiefer der Decapodenlarve in ihrem Bau mit dem des Phyllopodenfusses die grösste Aehnlichkeit zeigen, so dürfen wir von vornherein der Eigenthümlichkeit der Fussbildung keinen für die systematische Stellung entscheidenden Werth beilegen. Nun aber ergibt sich weiter bei eingehenderer Betrachtung, dass diese sogenannten Phyllopodenfüsse der *Nebalia* sich doch merklich von den wahren Phyllopodenfüssen entfernen, dagegen bereits zu den Spaltfüssen der Podophthalmen einige Annäherung zeigen. Dieselbe geht sogar soweit, dass wir sämmtliche Theile und Abschnitte der letzteren in dem *Nebalia*fusse vertreten finden.

An jedem dieser 8 Fusspaare (Fig. 10) können wir zunächst einen 2gliedrigen Basalabschnitt ($\alpha \beta$) und einen mehr oder minder deutlich 5gliedrigen Hauptast oder Stamm (γ — \mathcal{S}) nachweisen. Der erstere trägt an der Aussenseite seines Grundgliedes (α) eine grosse 2zipfelige Lamelle ($K A$), welche der Lage und Ursprungsstelle nach morphologisch dem scheibenförmigen Anhang der 5 Greiffüsse der Stomatopoden, sowie dem Kiemenanhang der Amphipoden, Schizopoden und Decapoden entspricht, und auch physiologisch die Bedeutung eines Respirationsorganes besitzt. Diese ergibt sich aus dem Systeme verzweigter Gänge und Blutbahnen im Innern der lamellosen Anhänge. Das zweite Glied des Basalabschnittes trägt ebenfalls an der Aussenseite eine breite lamellöse Platte, in welcher wir morphologisch so gut die zur Bildung des Brutraumes verwandte Lamelle des Amphipoden-

beines, als den äussern Nebenast oder Schwimmfussast der Schizopodenfüsse wiedererkennen. Die randständigen Borsten, die vornehmlich an jüngern und kleinern Exemplaren dicht gedrängt nebeneinander stehen, später aber theilweise verloren gehn, unterstützen diese schon aus der Insertion ableitbare Bedeutung. Physiologisch freilich dient auch dieser Anhang, dessen Mitte von einem starken an der Spitze sich in zwei peripherische Nebenbahnen vertheilenden Blutstrom durchsetzt wird, mit zur Respiration und findet sich in vollkommen gleicher Ausbildung bei der männlichen Form wieder (Fig. 11).

Nach vorn verlängert sich das zweite Glied des Basalabschnittes in den aus 5 Gliedern gebildeten Hauptast, dessen Innenseite ebenso wie die der beiden Grundglieder von einer Reihe dicht gestellter Borsten besetzt wird.

Das erste Glied dieses freilich keineswegs scharf gesonderten, sondern nur durch eine mehr oder minder ausgeprägte Einkerbung abgesetzten Abschnittes erscheint ansehnlich gestreckt und nach oben merklich verjüngt (Fig. 10 γ). Zuweilen beobachtet man in der Mitte seines Innenrandes einen Einschnitt, welches auf ein Zerfallen in zwei Glieder hindeuten würde (Fig. 11). Von den vier kürzern nachfolgenden Gliedern sind nur die drei obern (5, 9) stets scharf als Glieder abgesetzt und mit besondern Muskeln zur Bewegung des Endgliedes versehen. Die Randborsten werden schon am vorletzten Gliede stärker, an dem kräftigen, nach aussen umgebogenen Endgliede aber zu langen befiederten Schwimmborsten vergrössert, welche nach Art eines Fächers auseinandergebreitet liegen und vornehmlich, wie es scheint, zur Unterhaltung einer Wasserströmung im Schalenraum, der als eine Art Bruthöhle fungirt, benutzt. Im männlichen Geschlecht, wo diese Function des Schalenraums hinwegfällt, sind die Fächerborsten der an sich viel schwächtiger entwickelten Füsse verkümmert. Hier erscheint besonders der Hauptast verkürzt und sein Endglied grade gestreckt. Schon dieser Unterschied weist uns auf die hervorgehobene Bedeutung des Borstenfächers als einen für die Entwicklung der hier im Brutraum befindlichen Eier nothwendigen Strudelapparat hin.

Weit umfangreicher als die Brustsegmente sind die Segmente des Abdomens, von denen die vier vordern von der Schale grossentheils überdeckt werden und mächtig entwickelte zweiästige Schwimmfüsse tragen. Diese bestehen, wie die Afterfüsse der Amphipoden aus einem langgestreckten Grundgliede (Fig. 12 α) und zwei schmalen und langen mit starken Dornen und Borsten besetzten Ruderästen, welche sich dem Basalgliede winklig anfügen. Männchen und Weibchen verhalten sich in der Bildung dieser Ruderfüsse vollkommen gleich und tragen an

dem kurzen Grundgliede des Innenastes einen fingerförmigen mit ganz kurzen Häkchen besetzten Anhang, der dazu dient, den Fuss der rechten und linken Seite wie durch eine Art Retinaculum zu einem gemeinsamen Ruderapparat zusammen zu heften (Fig. 12 ♂ ♂). Ganz dieselben Bildungen finden sich, worauf ich bei einer andern Gelegenheit aufmerksam gemacht habe, an den Abdominalfüssen der Stomatopoden.

Die frei aus der Schale hervorstehende hintere Hälfte des Abdomens verjüngt sich allmählich nach dem Ende zu, ihre 4 Segmente sind länger und gestreckter als die vorausgehenden, die beiden vordern tragen noch Extremitäten, und zwar das erste einen 2gliedrigen (Fig. 13), das zweite einen eingliedrigen Fuss (Fig. 14). Das letzte Segment des Abdomens läuft bauchwärts in zwei kurze conische Plattenfortsätze aus, und trägt die stiel förmigen divergirenden Furcalglieder (Fig. 4 F), welche in Form und Bau dem Aussenaste der vordern Schwimmfüsse ausserordentlich ähnlich sind.

Von grossem Interesse erscheint mir der Fund des *Nebalia*-Männchens, dessen sexuelle Charaktere über die systematische Stellung der Gattung Licht verbreiten müssen. Ich entdeckte dasselbe unter etwa vierzig auf den Unterschied in der Gestaltung des Körpers verglichenen Individuen von *N. GROSSROY*¹⁾ in einem ausgezeichnet erhaltenen Exemplare, zu dem ich später, nachdem ich eine noch grössere Zahl von Individuen durchmustern konnte, noch eine zweite, minder gut erhaltene Form auffand. In Grösse und Form des Leibes und der Schale mit den Weibchen einigermaassen übereinstimmend, doch etwas schlanker und gestreckter, zeigt das Männchen die bereits hervorgehobenen Abweichungen der Antennen und blattförmigen Füsse, Abweichungen, welche von den Sexualeigenthümlichkeiten der Phyllopoden wesentlich abweichen, dagegen sich an die Cumaceen und Schizopoden anschliessen.

Vergebens suchte ich nach besondern Copulationseinrichtungen z. B. nach Haken an den phyllopodenähnlichen Beinen, wie sie für die Daphniden und Estheriden so charakteristisch sind. Dagegen gelang es mir, über die Mündungsstelle des männlichen Geschlechtsapparates Aufschluss zu gewinnen und durch die Lage derselben an dem letzten der 8 Thoracalfussegmente eine neue und wichtige Uebereinstimmung mit den Malacostrakentypus darzuthun. Man sieht die Hauptabweichung²⁾ von diesem letztern, welchem die

1) Ich erhielt dieselbe von Herrn MITSCHNIKOFF aus Neapel.

2) In dem Ursprung der Schalenduplicatur am Kopf liegt kein Gegensatz zum Malacostrakenbau, sondern der ursprüngliche für die Zoëa zutreffende und bei den Stomatopoden erhaltene Zustand. (Die Anlage zu dieser Duplicatur gehört

Nebalia nach ihrer innern Organisation, Gliedmaassenbildung und Entwicklung offenbar angehört, beruht auf der vermehrten Anzahl von Hinterleibssegmenten und auf der Gestalt des Schwanzendes.

Anstatt eines 8gliedrigen mit einer Schwimmflosse endenden Abdomens haben wir einen 8gliedrigen Hinterleib, dessen sechs vordere Segmente Gliedmaassen tragen, während das letzte Segment nach Copepodenart *Furca* ähnlich in 2 stabförmige Glieder ausläuft. In letzterer Hinsicht finden wir jedoch auch bei manchen Amphipodengattungen die Schwanzplatte der Länge nach median in zwei Seitenglieder gespalten. Zur Erklärung aber der erstgenannten wichtigen Abweichung dürfen wir uns vorstellen, dass die zuweilen noch gespaltene Schwanzplatte der Malacostraken im Laufe der zeitlichen Entwicklung durch Reduction aus einem grössern eine Reihe von Segmenten umfassenden Abschnitt hervorgegangen ist, den wir noch, wengleich der Gliederzahl nach beschränkt, bei *Nebalia* vorfinden. So hätte man sich vielleicht die Brücke zwischen den niedern Formenreihen der noch durch keine bestimmte Segmentzahl begrenzten Crustaceentypen, denen auch die Phyllopoden angehören, einerseits und den Malacostraken andererseits zu denken.

Bekanntlich betrachtet man die ältesten paläozoischen Crustaceenreste, deren Schalen und Körperform theils an *Apus* erinnert, theils mit *Nebalia* eine grosse Aehnlichkeit zeigt, gerade aus diesem Grunde als Phyllopoden, ohne über die Natur der Gliedmaassen unterrichtet zu sein. Nun aber wird uns der lehrreiche Irrthum, zu welchem die Deutung von *Nebalia* Anlass gab, zu um so grösserer Vorsicht in der Beurtheilung der noch so unvollständig erhaltenen und schlecht gekannten fossilen Reste doppelt mahnen. Auch bei *Ceratiocaris* Salt. haben wir ein grosses *Nebalia* ähnliches Kopfschild, von dem eine Reihe freier Segmente bedeckt werden, ferner einen langen, wohlgesonderten lanzetförmigen Schnabel. Dahingegen weist die Form des Hinterleibes mit der mächtig entwickelten, von Seitenstacheln umstellten Schwanzplatte auf abweichende Gestaltungsverhältnisse hin, welche auch in dem für *C. papilio* Salt. als Antennen oder Thoracalgliedmaassen abgebildeten Anhängen ihren Ausdruck finden. Wenn diese Gebilde wirklich Gliedmaassen entsprechen, so würden sie am meisten an Larvenbeine von Decapoden erinnern. Aehnliches gilt für *Dictyocaris* Salt. und *Dithyrocaris* Scould., wie denn überhaupt die

übrigens schon dem Naupliusstadium an, wie aus zahlreichen von mir mitgetheilten Abbildungen zu ersehen ist. Vergl. C. CLAUS, Die frei lebenden Copepoden. Taf. I, Fig. 3, 4 u. 7. Taf. III, Fig. 9.

Stellung der übrigen Silurischen bisher als Phyllopoden betrachteten Ueberreste (*Hymenocaris*, *Peltocaris*) so lange eine peroblematische bleibt, bis wir nähere Aufschlüsse über die Beschaffenheit der Gliedmaassen erhalten haben.

Höchst wahrscheinlich aber sind alle diese Formen keine wahren Phyllopoden gewesen, sondern haben Crustaceentypen angehört, von denen sich gegenwärtig überhaupt keine Repräsentanten mehr lebend finden, die aber aus niedern, den Entomostraken verwandten Gestaltungsformen die Entstehung des Malacostrakentypus vorbereiteten. Als ein solches in die Jetztwelt hineinreichendes Verbindungsglied haben wir offenbar die Gattung *Nebalia* aufzufassen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

- Fig. 1. *Nebalia Geoffroyi*, Weibchen unter mässiger Vergrösserung.
a Antenne des ersten Paares.
b Antenne des zweiten Paares.
d Tasterfuss der Maxille.
Oc Auge.
R Schnabel.
D Darmcanal.
F Furcalglied.
- Fig. 2. Das Männchen derselben G. Ductus ejaculatorius mit der Geschlechtsmündung.
- Fig. 3. Dasselbe vom Rücken aus betrachtet.
- Fig. 4. Erste Antenne des Weibchens.
- Fig. 5. Dieselbe des Männchens mit dicht gestellten Riechhaaren.
- Fig. 6. Weibliche Antenne des zweiten Paares.
- Fig. 7. Mandibel mit 3gliedrigem Taster
- Fig. 8. Maxille mit Tasterfuss
- Fig. 9. Maxille des zweiten Paares
- Fig. 10. Blattförmiger Brustfuss. *α* Grundglied mit dem zweizipfligen Keimenanhang *K A*, *β* zweites Glied mit dem zu einer Platte umgestalteten Nebenast *N A*. *γ—δ* Glieder des Hauptastes.
- Fig. 10'. Dieselben stärker vergrössert.
- Fig. 11. Der entsprechende männliche Brustfuss.
- Fig. 12. Ein Fuss des Abdomens. *α* Basalglied, *β* Aussenast, *γ* Innenast, *δ* fingerförmiges Retinaculum mit dem der andern Seite verkettet.
- Fig. 13. Fünfter } Abdominalfluss des Weibchens mit obenstehender trigonaler
- Fig. 14. Sechster } Platte von der Bauchseite aus gesehen.

Fig. 1.

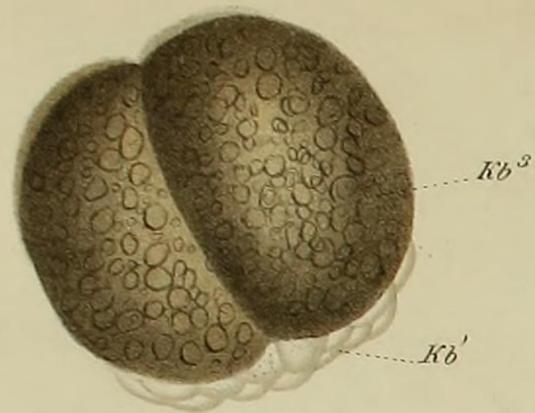


Fig. 2.

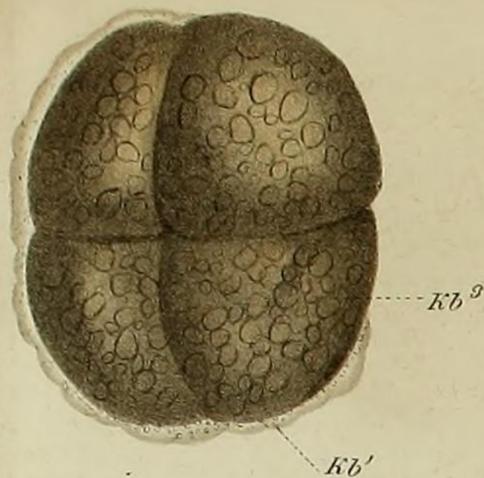


Fig. 3.

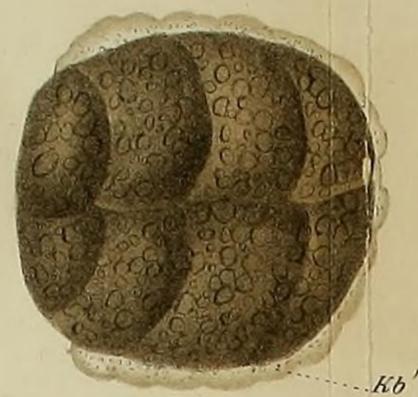


Fig. 4.

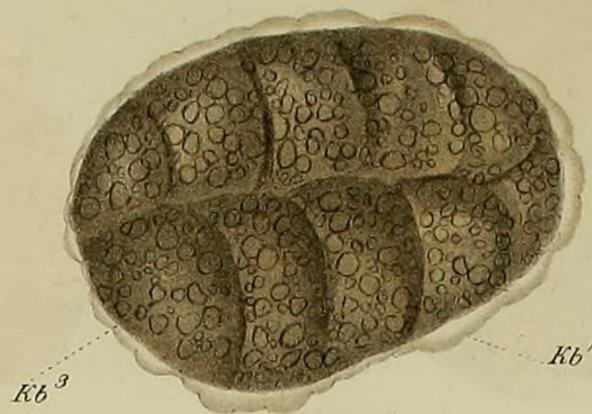


Fig. 5.

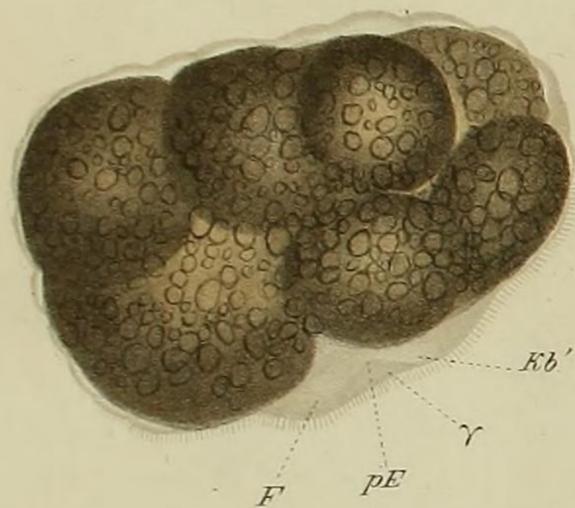


Fig. 6.

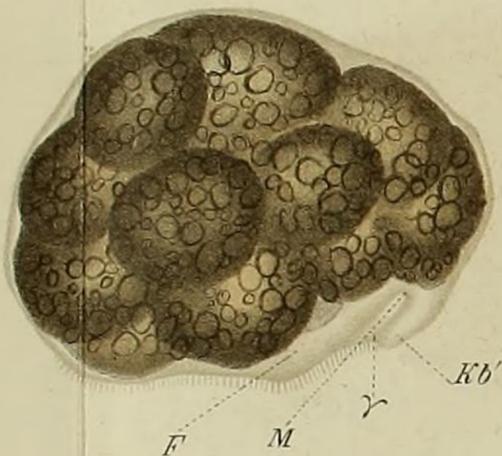


Fig. 7.

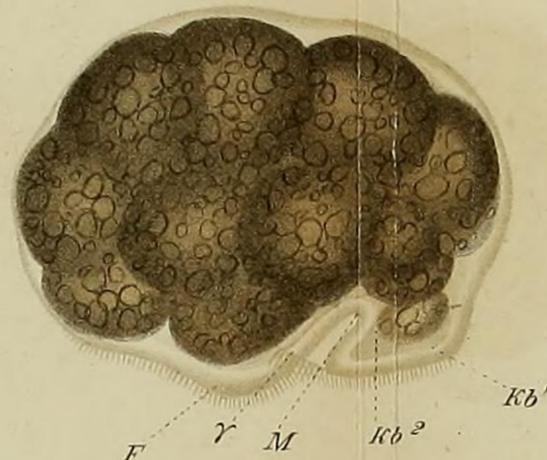


Fig. 8. A.

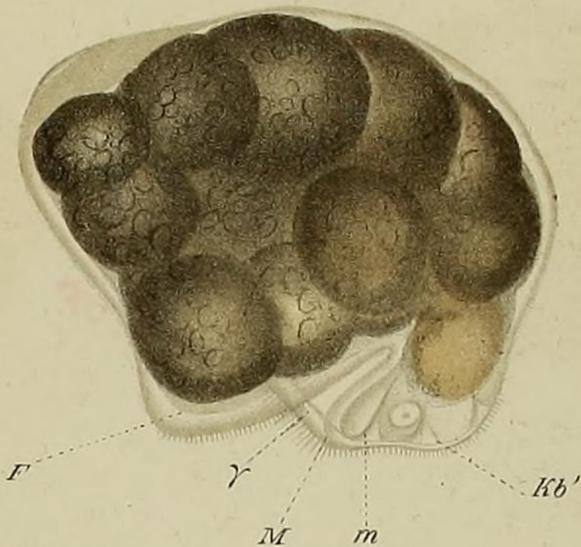


Fig. 9.

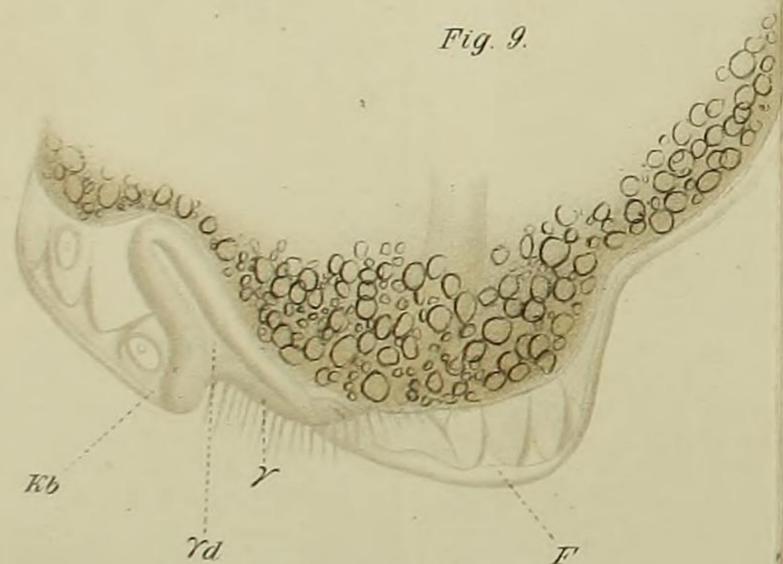


Fig. 10.

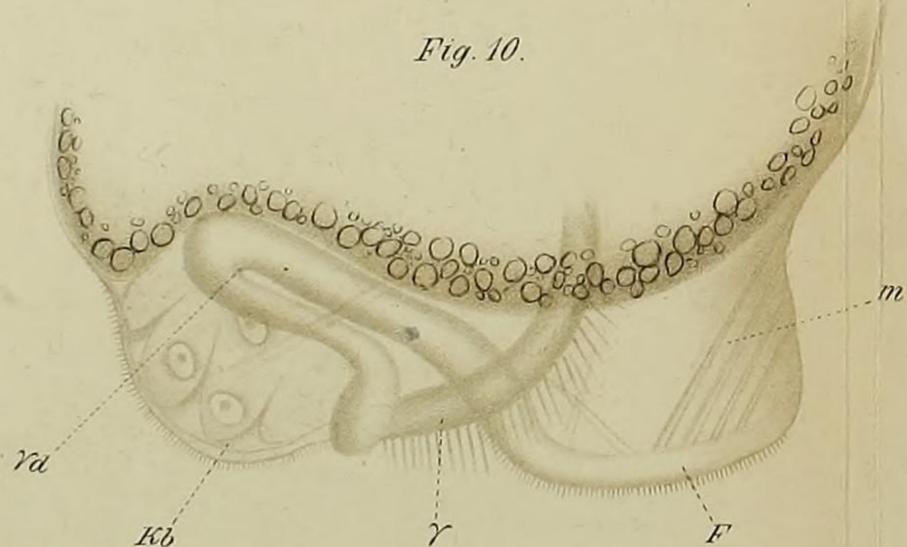


Fig. 11. B.

