

## VII. a

**Enteropneusta**

von C. J. VAN DER HORST, Amsterdam

Mit 7 Abbildungen

**Charakteristik** Bilateral-symmetrische Tiere, mit in drei Regionen gegliedertem Körper, nämlich mit eichelförmigem präoralem Abschnitt, kurzer Kragenregion und langer, wurmförmiger Rumpfreion. Anus terminal.

**Systematik** Aus dem engeren Gebiet der Nord- und Ostsee war seit langer Zeit nur eine Art dieser Klasse bekannt, *Harrimania kupfferi* v. Willemoes-Suhm. Unlängst ist von MEEK aber eine zweite Art, *Glossobalanus marginatus*, beschrieben worden. Da diese Tiere nicht nur dem Untersucher, sondern auch dem Sammler viele Schwierigkeiten bieten, ist es wahrscheinlich, daß die Zahl der Nordsee-Formen sich späterhin noch vermehren wird. Aus dem angrenzenden Gebiet des Englischen Kanals sind drei weitere Arten bekannt und noch wieder zwei von der Westküste der Britischen Inseln. Es wird dem Zweck dieses Werkes wohl besser entsprechen, wenn auch diese fünf Arten berücksichtigt werden.

SPENGLER unterscheidet nach dem Vorgange WILLEYS drei Familien, von denen die eine (*Spengeliiidae*) hier nicht weiter in Betracht kommt, da kein Angehöriger dieser Familie in der Nord- oder Ostsee gefunden ist. Diese Familie, welche durch den Besitz eines wurmförmigen Fortsatzes am Eicheldarm charakterisiert ist, wird hier außer acht gelassen.

**Bestimmungsschlüssel** I. Kiemenskelett mit Synaptikel, Lebersäckchen anwesend . . . . . *Ptychoderidae*.

A. Genitalpleuren ebenso breit wie der Körper, deutlich abgesetzt vom Körper, flügel förmig.

a) Mit kleinen Kiemensporen . . . . . *Balanoglossus*.

b) Mit großen Kiemenspalten . . . . . *Ptychodera*  
(nicht in der Nord- und Ostsee).

B. Genitalpleuren schmal, nicht oder wenig abgesetzt vom Körper, wulst förmig . . . . . *Glossobalanus*.

II. Kiemenskelett ohne Synaptikel, keine Lebersäckchen *Harrimaniidae*.

A. Eichel sehr lang, auch in kontrahiertem Zustande wenigstens zweimal die Länge des Kragens . . . . . *Dolichoglossus*.

- B. Eichel kurz, auch wenn ganz ausgedehnt nicht länger als zweimal die Länge des Kragens.
- a) Gonaden in der Kiemenregion jederseits in zwei Längsreihen, dazwischen die Kiemenporen; hinter der Kiemenregion nur eine Reihe. Eichel, wenn ausgedehnt, fast ebenso breit wie lang . . . . . *Harrimania*.
- b) Gonaden nur hinter der Kiemenregion anwesend und in einer Längsreihe. Eichel, wenn ausgedehnt, zweimal so lang wie breit . . . . . *Protobalanus*.

*Balanoglossus* delle Chiaje.

Nur eine Art dieser sonst ziemlich artenreichen Gattung kommt hier in Betracht, nämlich *B. clavigerus* delle Chiaje. Die zugespitzt eiförmige Eichel ist etwa ebenso lang und halb so breit wie der Kragen, letzterer fast ebenso breit wie lang<sup>1)</sup>.

Vorderer Teil der Kiemenregion überdeckt von den Genitalflügeln, welche nicht miteinander in der Medianlinie, wohl aber mit dem Hinterrande des Kragens verwachsen sind. Kiemenregion 2—3 cm lang, Genitalregion mindestens doppelt so lang. Genitalflügel am Hinterrande allmählich schmaler werdend. Eichel weißlich-gelb, Kragen und Branchio-Genitalregion gelblich-braun, Leber- und Schwanzregion schmutzig-weiß. Gesamtlänge ca. 30 cm. Vorkommen: Mittelmeer und Atlantische Küste Frankreichs bis zu den Kanal-Inseln.

*Glossobalanus* Spengel.

- A. Kiemenregion etwa  $\frac{1}{2}$  der Branchio-Genitalregion. Genitalwülste nicht sofort hinter dem Kragen anfangend *Gl. sarniensis*.
- B. Kiemenregion etwa  $\frac{1}{3}$  der Branchio-Genitalregion. Genitalwülste sofort hinter dem Kragen anfangend. Kiemenfeld von den Genitalwülsten überdeckt . . . . . *Gl. marginatus*.

*Glossobalanus sarniensis* Koehler. Eichel bis 15 mm lang und etwa halb so breit. Kragen ebenso lang wie breit, 7—10 mm. Kragen durch eine seichte Furche vom Rumpf abgesetzt. Kiemenregion 2 cm lang. Die Genitalwülste beginnen etwa beim zwanzigsten Kiemenporus, 4 mm hinter dem Kragen, Branchio-Genitalregion etwa 11 cm lang. Gesamtlänge bis über 50 cm. Vorkommen: Iles Glénans, Insel Herm im Kanal.

*Glossobalanus marginatus* Meek. Eichel etwa 7 mm lang und ebenso breit. Kragen 5 mm lang, 7 mm breit. Kragen durch eine seichte Furche vom Rumpf abgesetzt. Die 15 mm lange Kiemenregion ganz von den Genitalwülsten überdeckt. Genitalwülste am Hinterrande des Kragens beginnend. Branchio-Genitalregion 50 mm lang. Auf jeder Seite der ventralen Medianlinie des Rumpfes eine Reihe dunkler Flecke. Gesamtlänge unbekannt. Vorkommen: bei Farne Island, Küste von Northumberland (55° 33' N 1° 7½' W).

<sup>1)</sup> Die Maße, welche SPENDEL im Text gibt, stimmen gar nicht mit dem von ihm nach dem Leben in natürlicher Größe gezeichneten Exemplar überein.

*Dolichoglossus* Spengel.

- A. Eichel zylindrisch, sehr lang, 6—20mal so lang wie der Kragen . . . . . *D. serpentinus*.  
 B. Eichel kegelförmig, höchstens 8mal so lang wie der Kragen.  
 a) Kragen annähernd so lang wie breit. Bis an 100 Kiemenporen . . . . . *D. kowalevskii*.  
 b) Kragen  $1\frac{1}{2}$ —2mal so lang wie breit. 56—64 Kiemenporen . . . . . *D. ruber*.

*Dolichoglossus kowalevskii* A. Agassiz. Eichel kegelförmig, 5—6mal so lang wie breit, 9—11 mm zu  $1\frac{1}{4}$ —2 mm. Kragen annähernd so lang wie breit und ebenso breit wie die Eichel. Hinterrand des Kragens zu beiden Seiten nach hinten ausgebuchtet, wodurch ein Operculum entsteht, das die vorderen Kiemenporen bedeckt. Gonaden einige mm hinter dem Kragen beginnend, erzeugen zur Rechten und zur Linken des Kiemenfeldes einen langsam mächtiger werdenden, horizontal abstehenden Genitalwulst. Bei großen Exemplaren bis an 100 Kiemenporen. Eichel gelblich-weiß, Kragen lebhaft orange-rot (besonders beim ♂) mit einer weißen Linie am Hinterrande des Operculums, Rumpf orange-gelb, Darm grünlich-gelb durchschimmernd, Genitalregion beim ♀ grau, beim ♂ gelb. Gesamtlänge etwa 10 cm. Vorkommen: Atlantische Küste Nordamerikas, Anse Saint-Martin bei Kap de la Hague im Kanal.

*Dolichoglossus ruber* Tattersall. Eichel kegelförmig, 2—8mal so lang wie der Kragen, je nach dem Kontraktionszustande. Kragen  $1\frac{1}{2}$ —2mal so lang wie breit, Kiemenregion 4mal so lang wie der Kragen. 56—64 Kiemenporen. Eichel rosensrot, vorn heller, hinten dunkler, bisweilen ohne Farbe. Kragen lebhaft rot, Rumpf rotbraun in der Kiemenregion, hellbraun in der Genitalregion, dunkelbraun gefleckt mit lila in der Leberregion. Gesamtlänge unbekannt, doch über 12,5 cm. Vorkommen: Coastguard Point, Ballynakill Harbour (Westküste Irlands).

*Dolichoglossus serpentinus* Assheton. Eichel zylindrisch, 10mal so lang wie breit, 6—8mal und, wenn ganz ausgestreckt, über 20mal so lang wie der Kragen. Eichel wenigstens 25—35 mm lang. Kragen 4 mm lang, 3— $3\frac{1}{2}$  mm breit. Kein Operculum am Hinterende des Kragens. Eichel lebhaft rosensrot, Kragen orange-rot mit hellem Streifen am Hinterrande. Rumpf von orange am Vorderende bis hellgelb in der Kaudalregion. Gesamtlänge über 20 cm. Vorkommen: Sound of Mull (Westküste Schottlands).

*Harrimania* W. E. Ritter.

Nur eine Art kommt in Betracht: *H. kupfferi* v. Willemoes-Suhm (Fig. 1). Eichel kegelförmig, ungefähr ebenso lang wie breit

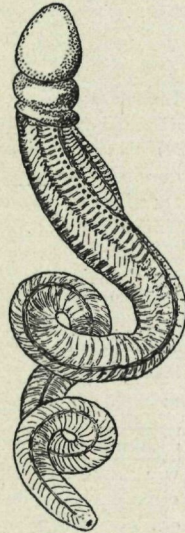


Fig. 1.  
*Harrimania kupfferi*.  
 Nach SPENDEL.  
 (1893, tab. I, fig. 11)  
 Nat. Größe.

(z. B. 7 mm lang,  $6\frac{1}{2}$  mm breit). Kragen halb so lang wie breit ( $3\frac{1}{2}$  mm lang, 7 mm breit). Rumpf scharf abgesetzt vom Kragen. In der Kiemenregion jederseits zwei Längsreihen von rosarot durchscheinenden Gonaden. Zwischen den dorsalen und lateralen Genitalwülsten liegen in einer Furche die querovalen Kiemenporen bis 40 an Zahl. Kiemenregion etwa 15 mm lang, Genitalregion 11 mm. Der hinter der Genitalregion durchscheinende, geschlängelte Darmkanal zeigt im vorderen Teil bräunliche, in der Mitte und nach hinten hin grüne Färbung. Gesamtlänge bis 9 cm. Vorkommen: Öresund (nördl. v. Helsingör, bei Hellebaek); Kattegat (östl. v. Laesö); Grönland (Godhavn, Egedesminde).

*Protobalanus* Caullery & Mesnil.

Nur eine Art ist bekannt: *Pr. koehleri* Caullery & Mesnil. Eichel zweimal so lang wie breit (3 mm lang, 1,25 mm breit), mit sehr dünnem Stiel. Kragen höchstens  $1\frac{1}{2}$  mm lang und ebenso breit. Bis 50 Paare Kiemenporen beim erwachsenen Tier. Gonaden nur hinter der Kiemenregion, Hoden milchweiß, Ovarien rosa durchschimmernd. Durchmesser nach dem Hinterende des Körpers abnehmend bis 0,7 mm. Farbe gelblich. Gesamtlänge bis 6 cm. Vorkommen: Anse St. Martin im Kanal.

Der im vorstehenden gegebene Bestimmungsschlüssel und die Beschreibung der äußeren Erscheinungsform werden genügen, um die verschiedenen Arten mit einiger Gewißheit zu erkennen. Um aber absolut sicher zu gehen, ist es unbedingt nötig, die Tiere in Schnitte zu zerlegen.

**Eidonomie** Die äußere Erscheinungsform der Enteropneusten ist, wie gesagt, besonders charakterisiert durch die Ausbildung dreier aufeinanderfolgender Körperabschnitte, einer Eichel, eines Kragens und eines langen Rumpfes. Der erste, präorale Abschnitt ist, wie schon der Name lehrt, im allgemeinen eichelförmig, nur bei der Gattung *Dolichoglossus* ist er langgestreckt. Mit einem Stiel ist er dorsal von der Mundöffnung dem Kragen angeheftet. Der kurze, annähernd zylindrische Kragen umfaßt die Basis der Eichel trichterförmig. Am vorderen Ende des Kragens befindet sich die Mundöffnung, welche nur von der zurückgezogenen Eichel verschlossen werden kann, sonst aber immer weit offen steht. Der Rumpf läßt sich in einige Abschnitte zerteilen, welche aber nicht immer gleich deutlich hervortreten und auch oft übereinander greifen. Zuvorderst liegt die Kiemenregion, erkennbar an den Kiemenöffnungen, welche an der dorsalen Körperseite in zwei paarigen Reihen zutage treten. Die darauf folgende Genitalregion beherbergt die Geschlechtsdrüsen. Diese erstrecken sich aber für gewöhnlich auch in die Kiemenregion hinein, bei einigen Arten (*Glossobalanus marginatus*, *Gl. minutus*, *Balanoglossus clavigerus*) finden sich sogar die vordersten Gonaden sofort hinter dem Kragen. Deshalb faßt man auch die Kiemen- und Genitalregion als Thorax zusammen. Dieser Thorax ist bei der Gattung *Balanoglossus* (und *Ptychodera*) besonders auffallend durch die breiten, weit abstehenden

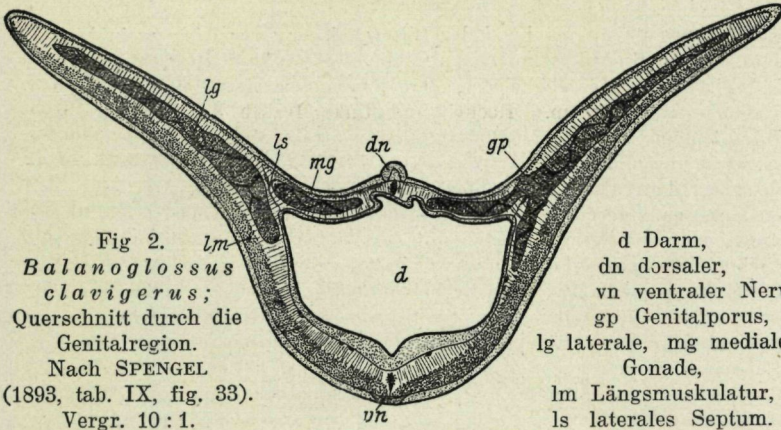
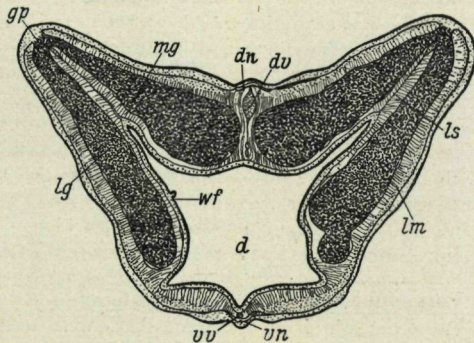


Fig. 2. *Balanoglossus clavigerus*;  
Querschnitt durch die  
Genitalregion.  
Nach SPENGLER  
(1893, tab. IX, fig. 33).  
Vergr. 10 : 1.

d Darm,  
dn dorsaler,  
vn ventraler Nerv,  
gp Genitalporus,  
lg laterale, mg mediale  
Gonade,  
lm Längsmuskulatur,  
ls laterales Septum.

Genitalflügel, welche deutlich vom Körper abgesetzt sind (Fig. 2). Doch bilden die Gonaden auch bei den anderen Gattungen mehr oder weniger ausgesprochene Längswülste an der dorso-lateralen Körperseite, wenigstens beim geschlechtsreifen Tier (Fig. 3). Hinter der Genitalregion liegt die Leberregion, welche aber nur bei den *Ptychoderidae* äußerlich erkennbar ist durch die paarig an der Rückenseite hervortretenden Lebersäckchen. Den *Harrimaniidae* gehen die Lebersäckchen ab, also ist bei ihnen die Leberregion äußerlich nur dann erkennbar, wenn der in dieser Körperpartie oft geschlängelte Darm durch die Haut hindurchschimmert. Da die Lebersäckchen nach hinten hin allmählich verstreichen, ist die Grenze zwischen der Leberregion und der darauf folgenden Abdominalregion oft wenig zirkumskript. Letztere Region ist fast nur ein Schlauch ohne besondere Kennzeichen. Lediglich das hinterste Ende vor dem terminalen Anus ist bisweilen etwas dicker und wird als Kaudalregion unterschieden.

Fig. 3.  
*Glossobalanus sarniensis*;  
Querschnitt durch die  
Genitalregion.  
Nach SPENGLER  
(1893, tab. VI, fig. 17).  
Vergr. 10 : 1.  
dv dorsales, vv ventrales  
Blutgefäß,  
wf Wimperfurche;  
übrige Bezeichnungen  
wie in Fig. 2.



**Anatomie** Entsprechend der Differenzierung des Körpers in Eichel, Kragen und Rumpf ist auch das Cölom in drei Abschnitte geteilt, nämlich ein unpaariges Eichelcölom, ein paariges Kragen- und ein ebenso paariges Rumpfcölom. Rechte und linke Hälfte des Kragen- und Rumpfcölooms sind durch dorsale und ventrale Mesenterien ganz oder teilweise voneinander getrennt. Die *Ptychoderidae* haben außerdem noch ein Lateralseptum in der Branchio-Genitalregion. Das Rumpfcölom ist ganz geschlossen. Eichel- und Kragencölom aber stehen durch die Eichel- und Kragenpforten mit der Außenwelt in Verbindung. Die Eichelpforte, paarig oder unpaar, hat ihre Öffnung an der dorsalen Seite des Eichelhalses, und die beiden Kragenpforten münden gemeinsam mit den ersten Kiemenporen nach außen. Das Rumpfcölom zeigt zwei paarige Vorstülpungen in den Kragen, nämlich die ganz flachen Peripharyngealhöhlen, welche den Darmkanal umhüllen, und die fingerförmigen Perihämälhöhlen, welche zwischen Darmkanal und Kragemark liegen und das dorsale Blutgefäß einschließen. Die Epidermis besteht aus hohen Zylinderepithelzellen mit vielen Drüsenzellen dazwischen. Letztere sondern ein schleimiges Sekret ab und sind besonders im Kragen reichlich entwickelt. An ihrer Basis bildet die Epidermis, wie alle Epithelien, eine Grenzmembran. Durch Verdickung dieser Grenzmembran wird ein Skelett gebildet wie im Kiemendarm und besonders im ventralen Halsteil der Eichel. Dieses Eichelskelett besteht aus einem Körper, zwischen Epidermis und Eicheldarm gelegen, und zwei Schenkeln, welche den Kragendarm umfassen. Der Körper dient wohl als Stütze für den dünnen Eichelhals und die Schenkel helfen, den Mund immer offen zu halten. Eine weitere Verstärkung gewinnt der Eichelhals durch einen eigentümlichen Anhang des Kragendarmes an seiner dorsalen Seite, nahe dem Munde. Über diesen Anhang, den Eicheldarm, ist viel diskutiert worden, und zahlreiche Forscher haben ihn mit der Chorda der Wirbeltiere verglichen. Er ist eine Vorstülpung des Mundhöhlenepithels und besteht aus einem dünnen Stiel im Eichelhals und einem erweiterten Körper mit ventralem Blindsack im basalen Teile der Eichel. Das Lumen ist vielfach teilweise obliteriert, und die blasig geschwollenen Zellen ähneln sehr dem Chordagewebe. Die Muskeln befinden sich vorwiegend in der Außenwand der Cölome. Die Eichel besitzt eine dünne äußere Schicht von Ringfasern und eine starke innere aus Längsfasern, desgleichen der Rumpf, wenn auch hier die Ringmuskeln oft fehlen. Im Kragen sind die Verhältnisse viel verwickelter. Erstens sind die beiden Rumpfcölomabschnitte im Kragen, die Peripharyngeal- und Perihämälhöhlen, fast ganz von Muskeln ausgefüllt. Weiter finden wir hier viele Radiärmuskelfasern, und besonders kräftig sind die Muskeln, welche das Eichelskelett mit dem hinteren Teile der Außenwand des Kragens verbinden. Letztere sind berufen, die Eichel zurückzuziehen, während die verschiedenen Ring-, Längs- und Radiärfasern der grabenden Tätigkeit des Kragens dienen.

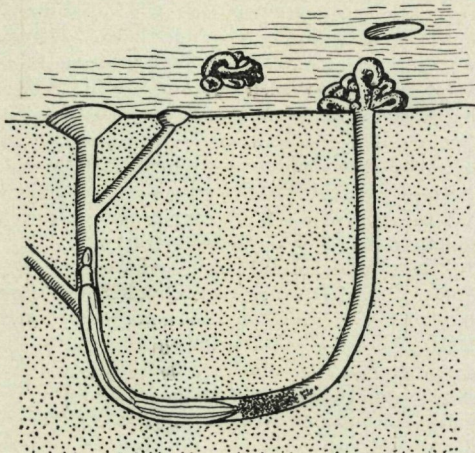
**Vorkommen** Die meisten Enteropneusten leben innerhalb der Gezeitenzone; die beiden Arten aber, welche bis jetzt aus der Nordsee bekannt sind, scheinen tieferes Wasser zu bevorzugen. So wurde

*Glossobalanus marginatus* in einer Tiefe von 52 Faden gedreht. *Harrimania kupferi* wurde von SPENGLER in großen Mengen aus Tiefen von 12—16 Faden heraufgeholt, wo an der Fundstelle der Boden ganz von toten *Mytilus*schalen bedeckt ist. In diesen mit einem sandhaltigen

Fig. 4.

*Balanoglossus clavigerus* in seiner Wohnröhre (30—60 cm tief) im Sande; Höhe der Kothäufchen 3—6 cm.

Nach STIASNY (1910, S. 633) aus R. HESSE (Tiergeographie 1924, p. 194, fig. 22).



Schlamm angefüllten Schalen leben die Tiere. Dieser Umstand macht es möglich, vollständige Exemplare leicht zu erhalten, was sonst bei den im Sande lebenden, sehr zerbrechlichen Enteropneusten eine schwierige Sache ist. Die meisten Arten sind aber aus der Gezeitenzone bekannt, wo sie im Sande vergraben leben. In trefflicher Weise ist dies von STIASNY für *B. clavigerus* beschrieben. Dieser Eichelwurm bohrt U-förmige Gänge, welche mit Schleim austapeziert sind. Bei Ebbe findet man auf dem Sandstrand die trichterförmigen Vertiefungen, welche die eine Öffnung der Gänge darstellen. In einiger Entfernung liegen über der anderen Öffnung die aufgeknäuelten Kothäufchen (Fig. 4). *Gl. minutus* aber lebt, nach SPENGLER, im Wurzelgeflecht der Posidonien, und die westindische *Ptychodera bahamensis* fand ich in großer Zahl zwischen Grünalgen. Da leben sie umhüllt von einem Rohr aus zähem Schleim mit vielen verklebten Sandkörnern.

**Bewegung** In diesem Gange und auch außerhalb desselben im Sande bewegt sich das Tier, wobei die Eichel und der Kragen den Lokomotionsapparat bilden, der Rumpf aber nachgezogen wird. Das Eichelcölom und die Kragencölome stehen durch ihre Pforten mit der Außenwelt in offener Verbindung und durch diese Pforten wird Wasser in das Innere aufgenommen. Besonders die Eichel kann dadurch sehr ausgedehnt und in den Sand eingebohrt werden, wobei der angeschwollene Kragen wohl als Stütze dienen wird. Nach RITTER spielen auch die Wimpern, welche besonders die Eichel bedecken, eine bedeutende Rolle beim Einbohren. Auch ist die Eichel auf ihrem dünnen Hals sehr beweglich, aber doch mittels des Eichelskeletts ziemlich fest mit dem Kragen verbunden.

**Ernährung** Der Mund am trichterförmigen Vorderende des Kragens ist immer geöffnet und das besonders, wenn beim Graben die Eichel lang ausgezogen ist. Wenn es auch nicht ausgeschlossen ist und selbst wahrgenommen wurde, daß ein Enteropneust ein größeres Beutetier verschlingt, so werden doch wohl bestimmt die organischen Bestandteile, welche mit dem Sande beim Graben in den Mund geschoben werden, den Hauptteil seiner Nahrung bilden. Über die Physiologie der Verdauung wissen wir nur soweit etwas, als dies aus der Anatomie hervorgeht. So finden wir viele Drüsenzellen im hohen Epithel der Mundhöhle. Vielleicht handelt es sich hier aber nur um Schleimzellen, deren Exkrete keine verdauende Wirkung haben. Der Darm der Kiemenregion besteht aus einem dorsalen Kiemendarm und einem ventralen Ösophagus. Nur in den letzteren gelangt der Futter enthaltende Sand, während ersterer vom Atemwasser durchströmt wird. Im Ösophagus befinden sich viel weniger Drüsenzellen als in der Mundhöhle. Der Darm der Genitalregion bietet bei den *Ptychoderidae* nichts besonderes dar; bei den *Harrimaniidae* finden wir hier aber die paarigen Darmforten, kurze Kanäle, durch welche der Darm sich an der dorsalen Körperseite nach außen öffnet. Die Bedeutung dieser Pforten liegt vorläufig noch im Dunkeln. Erst hinter der Genitalregion treten erhebliche und für die Verdauung wichtige Änderungen im Darm auf. In dieser „Leberregion“ ist das Darmepithel hoch zylindrisch, und viele Drüsenzellen mit grünlichem bis bräunlichem Inhalt befinden sich zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen. Bei den *Harrimaniidae* ist der Darmkanal dieser Region leicht geschlängelt, bei den *Ptychoderidae* gerade; aber die Drüsenzellen sind bei letzteren namentlich im dorsalen Teil angehäuft, wodurch tiefe Blindsäcke entstehen, welche sich in paariger Anordnung an der dorsalen Körperseite vorwölben. Mit engen, quergestellten Spalten münden diese Lebersäckchen in den Darm. Bei den *Ptychoderidae* befindet sich im Darmlumen der Leber- und Abdominalregion ferner ein Paar (bei der Gattung *Glossobalanus* nur einer) stark bewimperte Epithelstreifen, die Wimperrinnen, welche durch einen Längswulst teilweise überdeckt sind. Die Wimperrinnen liegen ganz nahe den Lebersäckchen (bei *Ptychodera* biegen sie in diese ein und wieder aus) und werden wohl berufen sein, die Nahrung in die Säckchen einzustrudeln. Ob auch die Resorption in den Lebersäckchen stattfindet, muß dahin gestellt bleiben, doch ist es wohl wahrscheinlich. Der Darmkanal der Abdominalregion mit seinem niedrigen Epithel bietet nichts Besonderes.

**Atmung** Die Enteropneusten atmen durch Kiemenpalten, welche denjenigen des *Amphioxus* sehr ähnlich sind. In der Kiemenregion liegen beiderseits des Darmes in großer Anzahl die Kiementaschen, welche durch die ziemlich dünnen Kiemensepten voneinander getrennt sind. Diese Taschen münden nach außen durch kleine Kiemenporen, die an der dorsalen Körperseite in zwei regelmäßigen Reihen sichtbar sind. Nur bei *Ptychodera* sind diese Kiemenporen so groß, daß von Kiemensäcken fast nicht mehr die Rede sein kann und die Kiemenpalten, welche die Verbindung mit dem Darmkanal herstellen,



äußerlich sichtbar sind. Die Kiemenspalten sind langausgezogen U-förmig; denn von der dorso-medialen Wand der Taschen geht ein fingerförmiger Fortsatz, die Kiemenzunge, aus, die bis nahe an die ventrale Wand der Tasche reicht. Septum und Zunge werden gestützt durch das Kiemenskelett, das aus dreizinkigen Gabeln besteht und an der Darmseite sofort unter dem Epithel liegt. Von der dorsalen Seite her geht die mittlere Zinke in ein Septum, die beiden seitlichen gehen in die Zungen, welche gerade vor und hinter dem Septum liegen. Zungen und Septen haben nach der Seite der Kiemenspalten ein hohes Epithel mit kräftigen Wimpern, wodurch ein Wasserstrom aus dem Darm durch die Kiementaschen nach außen unterhalten wird.

**Zirkulation** Die Hauptgefäße des Rumpfes sind ein dorsales und ein ventrales Gefäß, welche in den Mesenterien liegen. Durch das Rückengefäß strömt das Blut nach vorn in den zentralen Blutraum der Eichel, welcher zwischen dem Eicheldarm und dem „Herzbläschen“ liegt. Dieses Bläschen ist allseitig geschlossen und besonders seine ventrale, dem Eicheldarm zugewandte Seite ist muskulös. Diese Seite ist in der Mitte zurückgezogen; hier liegt also der Blutraum, die Seitenränder aber liegen dem Eicheldarm eng an und lassen nur wenige Öffnungen frei, wodurch das Blut nach außen und in den „Glomerulus“ kommen kann. Der Glomerulus ist ein hufeisenförmiges Gebilde auf der Grenze von Eicheldarm und Herzblase, mit reich verästelten Blutgefäßen, bedeckt durch hohes Cölomepithel. Wahrscheinlich hat er eine exkretorische Funktion; die Exkretstoffe würden dann in das Eichelcölom und von dort durch die Eichelporten nach außen befördert werden. Aus dem Glomerulus strömt das Blut durch zwei Gefäße, welche um den Darmkanal des Kragens herum laufen, nach der ventralen Seite und bilden dort am Anfang des Rumpfes das ventrale Gefäß.

**Sinnesleben und Nervensystem** Vom Sinnesleben der Enteropneusten ist sehr wenig bekannt. Auch besitzen sie keine besonderen Sinnesorgane. Wohl liegen in der Epidermis viele Sinneszellen, besonders in der Eichel. Für mechanische Reize sind sie allerdings empfindlich. So zieht nach RITTER *Dolichoglossus pusillus* auch bei leiser Erschütterung des Bodens sofort die Eichel in das Rohr zurück. CROZIER hat gezeigt, daß sich die Tiere vom Licht abwenden, und das Vorderende der Eichel fand er am meisten sensitiv. Auch zeigte er, daß das Leuchtvermögen, das bei Enteropneusten wohl allgemein verbreitet ist, durch das Außenlicht dermaßen beeinflußt wird, daß eine kurze Belichtung das Leuchten für längere Zeit verhindert. Das Nervensystem gehört fast ganz der Epidermis an und ist über die ganze Oberfläche des Tieres verbreitet. Nur an einigen Stellen ist die Nervenfaserschicht der Epidermis bedeutend verdickt. So findet man einen Nervenstamm in der dorsalen und der ventralen Mittellinie des Rumpfes, welche auf der Grenze zwischen Kragen und Rumpf durch einen Ring miteinander verbunden sind. Auch im hintern Teil der Eichel befindet sich eine Konzentration von Nervengewebe, die durch das Kragenmark mit dem

dorsalen Rumpfstamm verbunden ist. Das Kragenmark hat sich aber von der Haut abgetrennt in ganz ähnlicher Weise wie das Zentralnervensystem der Vertebraten. Es bildet ein Nervenrohr, dessen Zentralkanal aber oft ganz oder teilweise obliteriert. Bei den *Ptychoderidae* ist das Kragenmark durch Nervenwurzeln mit der Epidermis in der dorsalen Mittellinie verbunden, den *Harrimaniidae* gehen diese dorsalen Wurzeln ab.

**Fortpflanzung** Die Enteropneusten sind getrennten Geschlechts. Bei einigen Arten (*Gl. minutus*, *D. kowalevskii*, *P. koehleri*) sind die durchscheinenden Gonaden verschieden gefärbt; sonst sind die Geschlechter äußerlich nicht erkennbar. Hoden und Ovarien sind einfache oder

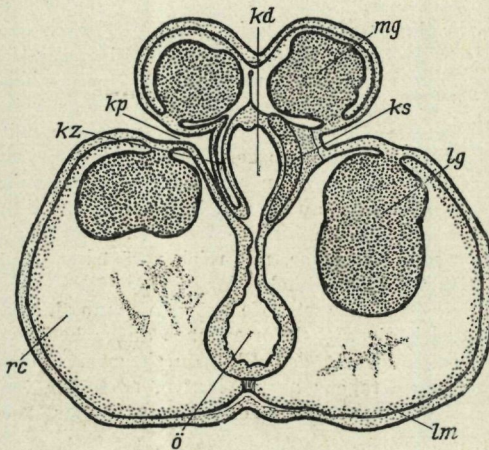


Fig. 5.

*Harrimania kupfferi*. Querschnitt durch die Kiemenregion.

Nach SPENGLER  
(1893, tab. XVI, fig. 50).  
Vergr. 14:1.

kd Kiemendarm,  
kp Kiemenporus,  
ks Kiemenseptum,  
kz Kiemenzunge,  
lg laterale,  
mg mediale Gonade,  
lm Längsmuskulatur,  
ö Ösophagus,  
rc Rumpfcölom.

verzweigte Säcke, welche, jeder für sich, mit einem Porus in der Submedianlinie münden, wo sich auch die Kiemenöffnungen befinden. Sie liegen in der Genitalregion und für gewöhnlich auch in der Kiemenregion an der lateralen Seite der Kiementaschen. *Harrimania kupfferi* hat in der Kiemenregion auch noch eine Reihe von Gonaden an der medialen Seite der Kiementaschen (Fig. 5). Die Eier der *Ptychoderidae* sind klein, die der *Harrimaniidae* groß, besonders bei *H. kupfferi*. Dementsprechend haben erstere eine pelagische Larve, die *Tornaria*, während letztere eine mehr direkte Entwicklung zeigen, allerdings soweit die wenigen Arten, deren Entwicklungsgeschichte genauer bekannt ist, zu dieser Verallgemeinerung Recht geben. Durch totale, äquale Furchung entsteht eine Blastula, aus welcher durch Invagination die Gastrula hervorgeht. Der Blastoporus wird zum After, der Mund bricht später in der ventralen Mittellinie durch. Die Cölomhöhlen, eine vordere unpaare, welche zur Eichelhöhle wird, und dahinter paarig die späteren Kragen- und Rumpfhöhlen, werden aus der Wand des Urdarmes oder aus einer Ansammlung von Mesenchymzellen gebildet. Am Scheitel erscheint ein Schopf langer Wimperhaare, am Hinterende des

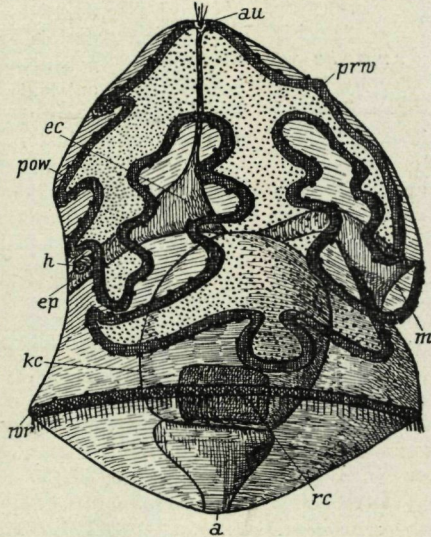
Tieres ein präanaler Wimperring. Nach dem Ausschlüpfen kriechen die jungen Tiere von *Dolichoglossus kowalevskii* im Sande herum und verwandeln sich dort allmählich in erwachsene Tiere. BATESON erhielt die kleinen, eben ausgeschlüpften Tiere in großer Menge, indem er den Schlamm, in welchem sie lebten, aufwirbelte. Nach dem Sinken des Schlammes fand er die Tiere in der Schicht, welche dasselbe spezifische Gewicht hat. — Die freischwimmenden Tornarien haben ebenso wie die Echinodermenlarven ein präorales und ein postorales Wimperband, welche am Scheitel zusammenstoßen. Hier liegt beiderseits des Wimperschopfes ein Augenfleck. Jedes Wimperband hat jederseits der Mittellinie eine longitudinale Ausbuchtung. Die auf diese Weise gebildeten longitudinalen Wimperreihen machen oft wieder Querbuchten oder sind in zahlreiche tentakelförmige Anhänge ausgezogen. Diese Wimperbänder sollen das Futter nach dem Munde schaffen, während der kräftige präanale Wimperring das Lokomotionsorgan darstellt. Tornarien sind von verschiedenen Stellen aus der Nordsee bekannt (Helgoland, St. Andrews, Skagen). Die *Tornaria krohni* (Plymouth) hat longitudinale Wimperbänder mit vielen Buchten (Fig. 6).

Fig. 6.

*Tornaria krohni* von der Seite. Nach SPENGLER (1893, tab. XXII, fig. 8).

Vergr. 55 : 1.

a After, au Auge, ec Eichelcölom, ep Eichelporus, h Herz, kc Kragencölom, m Mund, pow postorales, prw praerorales Wimperband, rc Rumpfcölom, wr Wimperring.



Neuerdings wurde die *Tornaria* von Helgoland durch STIASNY untersucht, der sie von allen anderen *Tornaria* verschieden fand. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die *Tornaria* von St. Andrews identisch ist mit derjenigen von Helgoland, doch ist von ersterer nur ein sehr junges Stadium bekannt (Fig. 7), dessen Merkmale nicht zur Identifizierung ausreichen. Die Merkmale der Helgoländer *Tornaria* sind: Größe 2 mm, ein hoher ventraler Sattel, prae- und postorales Feld mit drei schwachen sekundären Loben und Sätteln besetzt, von denen der mittlere am stärksten entwickelt ist. Die Lateralloben treten frühzeitig auf, liegen schief und sind tief. Cölome

werden spät gebildet, Kiemenspalten treten unmittelbar vor der Metamorphose auf. — Auch hat STIASNY Tornarien erhalten, vom Reichsforschungsdampfer „Poseidon“ in der Nordsee gefischt, welche verschieden

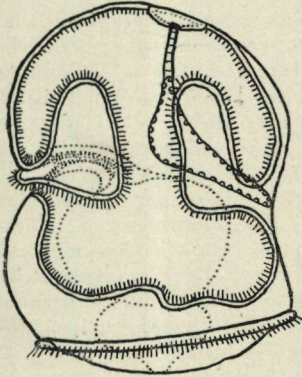


Fig. 7.

*Tornaria* von St. Andrews.

Nach MEEK

(1922. p. 592, Fig. 14.)

Einige der Nordsee-Tornarien kann gewiß zu *Gl. marginatus* gehören, doch liegt die Herkunft der anderen noch ganz im Dunkel, da *Harrimania kupfferi*, die zweite Enteropneustenart aus der Nordsee, mit ihren großen dotterreichen Eiern gewiß eine direkte Entwicklung hat. Die Metamorphose der Tornarien ist in wenigen Stunden vollzogen. Die Wimperbänder sowie der Wimperring und ein Teil der Epidermis zerfallen, die Augenflecken gehen auch verloren. Vor dem Munde entsteht eine Ringfurche, welche die Grenze zwischen Eichel und Kragen bildet. Infolge des Wasserverlustes aus den Geweben ist die Metamorphose mit einer auffallenden Verkleinerung des Körpers verbunden. Der Rumpf ist anfangs sehr kurz und undeutlich vom Kragen gesondert. Doch streckt er sich allmählich, und das jetzt wurmförmige Tier sinkt auf den Boden und gräbt sich dort ein.

### Literatur

ASSHETON, R.: Zool. Anz. **33**. 1908.

CAULLERY, M. & MESNIL, F.: Zool. Jahrb., Anat. **20**. 1904.

— —: Bull. Soc. Zool. France. **41**. 1916.

\*VAN DER HORST, C. J.: West-Indische Enteropneusten. Bijdragen tot de Dierkunde. **23**. 1924.

MEEK, ALEXANDER: Quart. Journ. Micr. Sci. **66**. 1922.

\*SPENGLER, J. W.: Fauna Flora Golf Neapel. **18**. 1893.

STIASNY, G.: Zool. Anz. **35**. 1910.

— —: Zeitschr. wiss. Zool. **124**. 1924.

TATTERSALL, W. M.: Rep. Sea and Inland Fisheries of Ireland for 1902 and 1903. **2**. Sci. invest. 1905.

Amsterdam, Zool. Laboratorium der Universiteit, 24. 12. 1924.

## XI. a

**Pantopoda**

von JOHANNES MEISENHEIMER, Leipzig

Mit 5 Abbildungen

**Charakteristik** Die Pantopoden stellen eine selbständige, bald mehr den Krebstieren, bald mehr den Spinnen verwandtschaftlich nahe gebrachte Gruppe von Arthropoden dar. An ihrem Körper lassen sich unterscheiden Rumpf und Extremitäten. Der Rumpf bildet eine unregelmäßig gestaltete Walze oder Scheibe, die sich normalerweise aus vier Abschnitten zusammensetzt, dazu vorn einen schnabelförmigen Rüssel, hinten ein kleines, zipfelförmiges Abdomen trägt. Von den vier Körperabschnitten entsprechen die drei hinteren je einem echten Körpersegment, der vorderste Abschnitt dagegen ist aus mehreren Segmenten verschmolzen zu denken. Allen Segmenten gemeinsam ist, daß von ihnen nach beiden Seiten hin laterale Fortsätze sich ausziehen, die Ansatzstellen der Extremitäten. Normalerweise sind sieben Paare von Extremitäten zu zählen, von ihnen sitzen die vier ersten Paare dem vordersten Körperabschnitt an, die folgenden je einem der hinteren drei Körpersegmente. Die erste Extremität besitzt in ihrer ursprünglichen Form drei Glieder und eine Schere (Cheliphorus), kann aber in verschieden hohem Maße zurückgebildet werden und schließlich ganz schwinden. Die zweite Extremität ist vielgliedrig (Palpus), sie kann ebenfalls bis zum völligen Schwunde unterdrückt werden. Die dritte Extremität ist ursprünglich zehngliedrig, auch ihre Reduktion kann eine vollständige sein, aber dann nur beim Weibchen, im männlichen Geschlecht sinkt sie niemals unter den fünfgliedrigen Zustand, weil sie hier als Eierträger zu dienen hat (Oviger). Die vier folgenden Extremitätenpaare sind die eigentlichen Gangbeine, alle ganz gleichartig aus acht Gliedern zusammengesetzt, am Ende mit einer Krallen versehen. Ihre Länge schwankt zwischen Körperlänge und einem Mehrfachen derselben. Reduktionen treten bei ihnen niemals ein, im Gegenteil mehrere antarktische Formen weisen sogar ein Gangbeinpaar mehr auf.

**Systematik** Es kommen im Gebiete Vertreter von insgesamt sechs Familien vor, deren kurze Charakterisierung folgendermaßen zu geben wäre:

- I. Fam. *Nymphonidae*. 1. Extr. mit wohlentwickelter Schere, 2. Extr. hoch ausgebildet, 3. Extr. beiden Geschlechtern zukommend. Vertreter des Gebiets: *Nymphon grossipes* Fabr. (Fig. 1), *Nymphon strömi* Kröy., *Nymphon longitarse* Kröy., *Nymphon leptocheles* Sars, *Chaetonymphon spinosum* Goods.

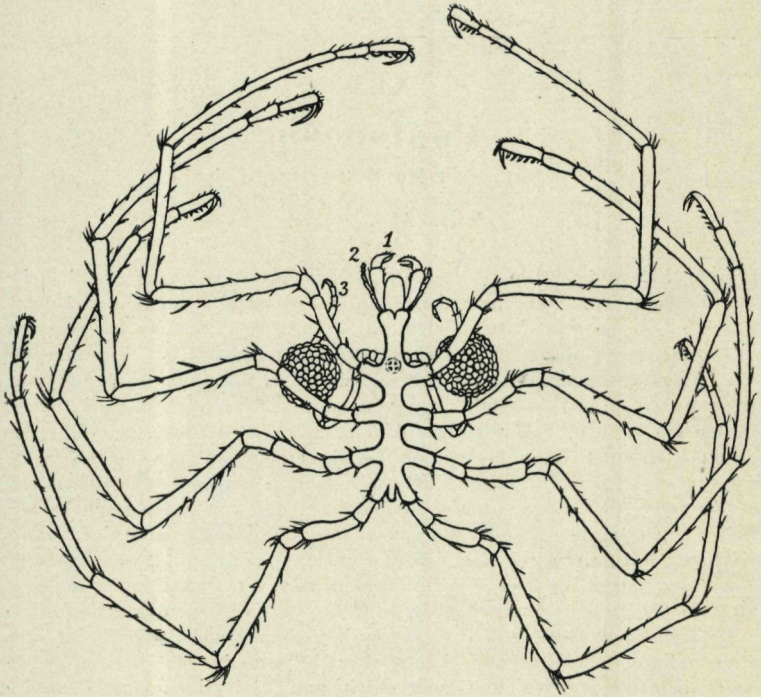


Fig. 1. *Nymphon grossipes* Fabr., Männchen.

1—3 die drei vorderen Extremitätenpaare. (Nach Sars, 1891).

- II. Fam. *Pallenidae*. 1. Extr. mit wohlentwickelter Schere, 2. Extr. verkümmert oder fehlend, 3. Extr. beiden Geschlechtern zukommend. Vertreter des Gebiets: *Pallene brevis* Johnst., *Pallene producta* Sars, *Pseudopallene circularis* Goods.
- III. Fam. *Phoxichilidiidae*. 1. Extr. mit wohlentwickelter Schere, 2. Extr. stets fehlend, 3. Extr. nur im männlichen Geschlecht vorhanden. Vertreter des Gebiets: *Phoxichilidium femoratum* Rathke, *Anoplodactylus petiolatus* Kröy.

IV. Fam. *Ammotheidae*. 1. Extr. schwach ausgebildet, mit verkümmert oder fehlender Schere, 2. Extr. wohlentwickelt und vielgliedrig, 3. Extr. beiden Geschlechtern zukommend. Vertreter des Gebiets: *Ammothea echinata* Hodge (Fig. 2), *Ammothea laevis* Hodge.

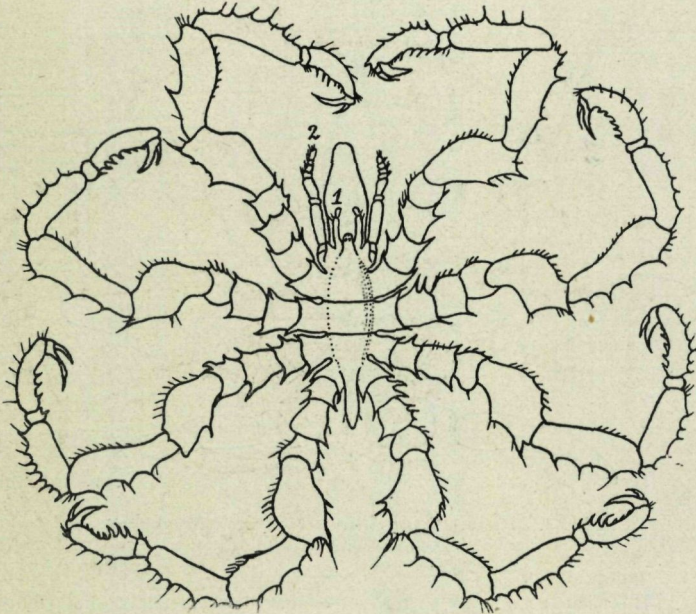


Fig. 2. *Ammothea echinata* Hodge, Weibchen.

1—2 die beiden vorderen Extremitätenpaare. (Nach SARS, 1891).

V. Fam. *Phoxichilidae*. 1. Extr. ganz rudimentär oder fehlend, 2. Extr. stets fehlend, 3. Extr. nur im männlichen Geschlecht vorhanden. Körper und Extremitäten lang gestreckt. Vertreter des Gebiets: *Phoxichilus spinosus* Mont.

VI. Fam. *Pycnogonidae*. 1. und 2. Extr. fehlen, 3. Extr. nur im männlichen Geschlecht vorhanden. Körper und Extremitäten gedrunen. Vertreter des Gebiets: *Pycnogonum littorale* Ström (Fig. 3), *Pycnogonum crassirostre* Sars.

#### Vorkommen

1. Örtlichkeit des Vorkommens. Die meisten Pantopoden sind in den flachen Küstengewässern überall heimisch, doch sind sie keineswegs auf diese beschränkt, da sie gelegentlich auch aus größeren Tiefen von hunderten von Metern erbeutet werden. Viele halten sich direkt in der Gezeitenzone auf, und hier

sind sie dann auf felsigem und steinigem Boden, in größeren Tiefen auch auf Mudd, Schlick und Sand, zwischen Algen und Tang, auf Spongien, Bryozoen, Ascidien, namentlich aber in den Dickichten der Hydroidenstöcke allenthalben anzutreffen.

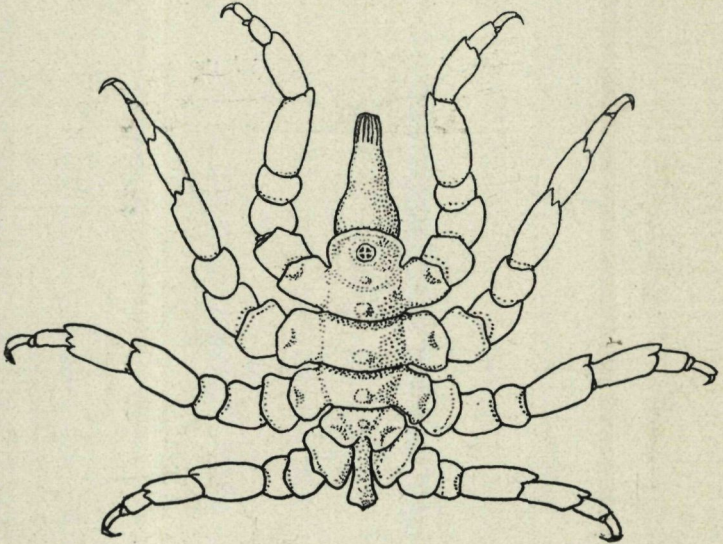


Fig. 3. *Pycnogonum littorale* Ström., Weibchen.  
(Nach Sars, 1891).

2. Horizontale Verbreitung. Dieselbe ist eine ziemlich allgemeine über das ganze Nordseegebiet, und zum mindesten sind die häufigeren Formen überall da, wo nach ihnen gesucht worden ist, auch gefunden worden. Eine ganze Anzahl von Arten kennt man von der Gesamtheit der umschließenden Küstengebiete im Westen und Osten wie im Süden, so beispielsweise *Nymphon grossipes*, *Phoxichilidium femoratum*, *Anoplodactylus petiolatus*, *Pycnogonum littorale* (vergl. die Karte der Figur 4). Bei anderen Arten ist der Verbreitungskreis nicht ganz so vollkommen geschlossen, doch würde es gewagt erscheinen müssen, aus Verbreitungslücken etwa Schlüsse auf Beschränktheit der Verbreitung zu ziehen, sie möchten vielleicht eher Lücken unseres Wissens bedeuten. Immerhin scheint *Nymphon strömii* mehr auf die nördlichen Gebiete sich zu konzentrieren. Umgekehrt mag *Ammothea echinata* eine mehr südliche Form darstellen, sie ist zwar im ganzen Nordseegebiet anzutreffen, fehlt aber in der Arktis, ist indessen zugleich im Mittelmeer heimisch. Und ähnliches gilt für *Phoxichilus spinosus*. — Tiergeographisch von besonderem Interesse ist die Grenze gegen die ausgesüßte Ostsee. Die Verbreitungskarte der Figur 4 zeigt deutlich, wie die Gesamtheit der Pantopoden sich staut in den dänischen



Sunden. Alle häufigeren Formen, wie *Nymphon grossipes*, *Pallene brevirostris*, *Phoxichilidium femoratum*, *Anoplodactylus petiolatus*, *Pycnogonum littorale*, sind auch hier gefunden worden. Aber nur ganz vereinzelt reicht ihr Vorkommen über diese Sunde hinaus. *Pallene*

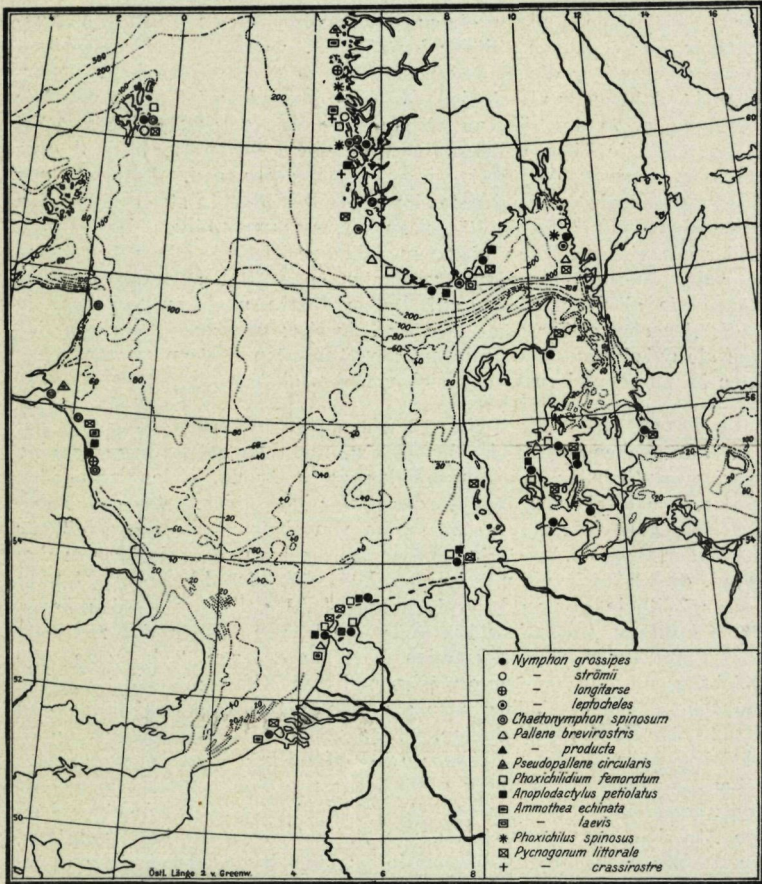


Fig. 4. Verbreitungskarte der Nordsee-Pantopoden, nach ihren bisher bekannt gewordenen Fundorten.

*brevirostris* und *Nymphon grossipes* sind noch bei Kiel angetroffen worden, letztere Art darüber hinaus noch in den Gewässern zwischen Laaland und Fehmarn. Das wären die am stärksten euryhalinen und auch eurythermen Formen, da sie zugleich auch hoch oben im nördlichen Eismeer vorkommen, wie denn überhaupt die Mehrzahl der Bewohner des Gebiets auch in der arktischen Zone zu finden ist.

**Bewegung** Bewegungsformen. Alle Bewegungen werden ausgeführt durch Betätigung der Extremitäten. Dieselben sind in ihren Gelenken so gebaut, daß Bewegungen im wesentlichen nur in der Vertikalebene ausgeführt werden können, der ganze Mechanismus der Fortbewegung also nur in einer ständigen Auf- und Abwärtsbewegung der Extremitäten und in einem damit verbundenen Ein- und Ausschlagen der einzelnen Glieder besteht. Nur ganz gering ausgebildet ist dem gegenüber die Bewegungsfreiheit in der Horizontalen, sie ermöglicht nicht mehr als ein leichtes Vor- und Rückwärtsbewegen. Alle Bewegungen werden überaus träge und langsam ausgeführt, meist findet man die Tiere angeklammert an einen festen Gegenstand, nur hier und da ein Glied streckend, ein anderes beugend. Losgelöst von einem festen Substrat zeigen sie sich überaus hilflos, in steten mähenden Bewegungen ihrer Extremitäten suchen sie nach einem Haltepunkt, finden sie einen solchen nicht, so schlagen sie schließlich die Beine über den Rücken empor und verharren so in Ruhe. Immerhin vermögen sie aber schließlich auf festem Boden auch zu kriechen, ja schließlich sogar über demselben zu schweben und zu schwimmen, indem sie dabei den Boden nur mit den äußersten Spitzen der Extremitäten berühren und ruckweise sich von ihm abstoßen.

**Ernährung** 1. Art der Nahrung. Überaus häufig findet man Pantopoden auf Hydroidenstöcken, und hier ist dann auch eine ihrer wesentlichsten Nahrungsquellen zu suchen. Viele Pantopoden nähren sich direkt von dem Körper dieser Hydroiden. *Anoplodactylus petiolatus* greift die Hydranthen, etwa von *Eudendrium*, an, erfaßt sie mit seinen Scheren, zerrt sie von den Stielen los und schiebt sie in den Mund, dieser Tätigkeit mit solcher Intensität sich hingebend, daß in kurzer Zeit ein ganzer Hydroidenzweig kahl gefressen werden kann. *Phoxichilidium femoratum* bevorzugt die langen Rispen der zwischen den Tentakeln hervorwachsenden Gonophoren von Tubularien, die gleichfalls mit den Scheren ergriffen und dem Munde zugeführt werden. Die Pantopoden erscheinen also als recht gefährliche Schädlinge und Feinde der Hydroidenkolonien. Eine zweite Nahrungsquelle liefern Aktinien, aber ihr Weichkörper wird nicht mit dem Werkzeug der Scheren angegriffen, sondern unmittelbar mit dem Schnabel angebohrt und ausgesaugt. *Pycnogonum littorale* ist häufig in der Nachbarschaft von Aktinien, von *Tealia*-Arten, von *Actinoloba (Metridium) dianthus*, anzutreffen, massenhaft drängen sie sich um den Fußrand einer angefallenen Aktinie, nähren sich von ihrem Weichkörper und konsumieren denselben in beharrlichem Saugen nicht selten restlos.

2. Nahrungsaufnahme und -verarbeitung. Das Organ der unmittelbaren Nahrungsaufnahme ist der rüsselförmige Schnabel. Er trägt an seiner Spitze drei gleichartig ausgebildete Lippen, die durch ein kompliziertes Träger- und Spangensystem gestützt werden. Sie bilden offenbar den eigentlichen Saugapparat, der die zerquetschten Hydroidenteile oder den angebohrten Aktinienkörper unter starken Saugbewegungen aufschlüpft. Es geraten die Nahrungsteile sodann in den Wirkungsbereich eines Reusenapparates, der die ganze hintere

Schnabelhälfte bis zum Oesophagus einnimmt. Hier werden sie zerrieben und geknetet, hier werden die festen Bestandteile zurückgehalten, so daß schließlich im wesentlichen nur die ausgepreßten Säfte in das eigentliche Darmrohr gelangen.

3. *Assimilation.* Das Darmrohr besteht aus dem den ganzen Rumpf durchziehenden Hauptdarm und aus den seitlich davon abgehenden, die Extremitäten erfüllenden Blindsäcken. Der in den Hauptdarm übergetretene Nahrungssaft befindet sich unter dem Einfluß einer peristaltisch arbeitenden Ringmuskulatur in steter hin- und herfließender Bewegung. Zugleich wird dieser Nahrungssaft in gleichmäßigem Rhythmus aus dem Hauptdarm in die Blindsäcke hineingespritzt, hier mehrmals hin- und hergestoßen und schließlich wieder in den Hauptdarm entleert, wobei ein sich stetig öffnender und schließender Muskel die Regelung des Zu- und Abflusses der Nahrungssäfte regelt.

4. *Defäkation.* Die Rollbewegung der Säfte im Innern des Darmrohres bewirkt, daß alle noch vorhandenen festeren, unverdaulichen Teilchen sich zu kugelförmigen Kotbällen zusammenhäufen. Solche erfüllen schließlich prall den ganzen Enddarm, und wenn das geschehen ist, geraten die Levatores ani in nervöse Zuckung, worauf ausgiebige Entleerung der Kotmassen erfolgt.

5. *Exkretion und ihre Organe.* Als Exkretionsorgane hat man besondere Nephrocyten nachgewiesen, die als kompakte Zellmassen an den hinteren Grenzen der Rumpfsegmente, in deren Seitenfortsätzen oder auch zerstreut im ganzen Körper gelegen sind. Sie stellen keine Hautdrüsen dar, sondern bilden rundliche Zellen, deren Plasma zahlreiche Exkretkörner enthält und bei intravitaler Färbung intensiv Karmin aufnimmt.

6. *Atmung und ihre Organe.* Die Art der Sauerstoffaufnahme ist noch nicht völlig aufgeklärt, besondere Hautporen mögen vielleicht daran beteiligt sein. Indessen sind spezifische Atmungsorgane bis jetzt nicht festgestellt.

7. *Organe der Zirkulation und Blut.* Der Herzschlauch liegt in der Mitte des Rückens, vom Augenhöcker bis zum Hinterleib reichend. Kontraktionen seiner Ringmuscularis treiben das Blut mit Kraft nach vorn und durch eine vordere Öffnung in den Körper hinein, nachfolgende Erschlaffung des Herzschlauches läßt dann das Blut durch zwei Paar seitlicher Spaltöffnungen aus dem Körper in das Herz zurückfließen. Bei *Phoxichilidium* findet in jeder Sekunde eine zweifach dreimalige Systole statt. Das Blut stellt eine farblose Flüssigkeit dar, in der verschiedenartige feste Körperchen von amöboider, ballonartiger und scheibenförmiger Gestalt suspendiert sind.

### **Sinnesleben**

Darüber ist nur überaus wenig bekannt. Das auffälligste Sinnesorgan ist das Sehorgan. Vier Augen liegen auf einem besonderen höckerartigen Vorsprung, der sich von der Dorsalfläche des vordersten Rumpfabschnittes erhebt, derart in einer häufig nahezu horizontalen Ebene angeordnet, daß jedem Quadranten ein Auge zukommt. Die Augen selbst sind mehrschichtig gebaut und scheinen sich

am nächsten dem Typus des Arachnoidenauges anzuschließen. Form und Stellung des Augenhügels, Größe der einzelnen Augen sind von rein biologischen Faktoren abhängig, vor allem von der Gewinnung und Erhaltung eines bestimmten Sehfeldes. Rudimentäre sog. Gipfelaugen, die zu beiden Seiten des Augenhügels mitten zwischen den beiden seitlichen Hauptaugen gelegen sind, erscheinen in ihrer Bedeutung ganz unklar.

Unter natürlichen Verhältnissen scheint ein ausgesprochen negativer Heliotropismus zu bestehen, Individuen von *Phoxichilidium* suchen sich stets so tief wie irgend möglich in die Dickichte der Tubularienstöcke, auf denen sie leben, zu verkriechen. Daneben ist aber zugleich bei frei sich bewegenden Tieren (*Anoplodactylus*, *Pallene* und das gleiche *Phoxichilidium*) ein positiver Heliotropismus festgestellt worden, wobei das Auge eine vermittelnde Rolle zu spielen scheint. Abschneiden des Augenhöckers hat jedenfalls ein Aufhören jeglicher phototaktischer Reaktion zur Folge.

### Fortpflanzung

1. Geschlechter und Sexualdimorphismus. Die Pantopoden sind stets getrennten Geschlechts, und überall da sind die Geschlechter leicht voneinander zu unterscheiden, wo den Weibchen das dritte Beinpaar fehlt. Aber dieses Extremitätenpaar bleibt unterscheidendes Geschlechtskennzeichen auch dann, wenn es den Weibchen zukommt, es ist bei diesen dann entweder kürzer und schlanker als bei den zugehörigen Männchen (*Ammonothea*), oder es fehlen ihm spezifisch männliche Höckerbildungen am Ende des fünften Gliedes (*Pallene*). Verwendbare äußere Unterscheidungsmerkmale geben ferner die Geschlechtsöffnungen ab. Dieselben liegen an der Unterseite des jeweiligen zweiten Gliedes der Gangbeine, bei den Weibchen an allen vier, bei den Männchen nur an den drei vorderen und hier in wechselnder Zahl und Gruppierung. Eine Ausnahme macht hinsichtlich der Zahl der weiblichen Geschlechtsöffnungen die Gattung *Pycnogonum*, wo solche nur am vierten Gangbeinpaar zu finden sind. Ein letztes Unterscheidungsmerkmal der Geschlechter hängt mit den Gonaden selbst zusammen. Ovarien wie Hoden senden vom Rumpf aus Aussackungen in die Beine hinein, und die hier sich anhäufenden Geschlechtsprodukte rufen im weiblichen Geschlecht stärkere Auftreibungen von hellweißlicher Färbung hervor.

2. Begattung, Eiablage, Brutpflege. Die Paarungs- und Laichzeit liegt in den Sommermonaten, vor allem im August. Bei der Paarung, wie sie bei *Anoplodactylus* beobachtet worden ist, klettert das Männchen zunächst auf den Rücken des Weibchens, kriecht dann über dessen Vorderende hinweg und gelangt so auf seine Ventralseite, in welcher Lage die Tiere nun Bauch gegen Bauch und mit den Vorderenden entgegengesetzt zueinander orientiert verharren. Die basalen Glieder der Extremitäten des Weibchens bilden sodann unter starker gegenseitiger Annäherung einen förmlichen Behälter heraus, in den die Eier entlassen werden. In ihre Massen greifen die hakenförmig gekrümmten dritten Extremitäten der Männchen hinein, zugleich erfolgt nun wohl auch die Entleerung des Samens und die Befruchtung der

Eier, die somit eine rein äußere sein muß. Es fließt dann endlich hin- zu das Sekret der Kittdrüsen, die beim Männchen, bei ihm allein, im vierten Glied sämtlicher Beine gelegen sind, es werden die Eierballen von einer zähen, schleimigen Klebmasse umhüllt, und wenn das Männchen dann nach einigen Minuten sich vom Weibchen löst, so nimmt es an seinem ventralwärts eingerollten dritten Beinpaar die Eierballen mit sich, sie hier bis zum Ausschlüpfen der jungen Larven verwahrend. Etwas abweichend scheint die Paarung bei *Phoxichilidium* zu verlaufen, das Männchen bleibt hier auf dem Rücken des Weibchens sitzen und senkt seine Eierträger von oben her in die Eiermassen hinein. In der Regel bilden die Eier eines Weibchens wohl nur einen einzigen Eierballen, da man aber in späteren Terminen der Laichzeit die Männchen oft mit mehreren und selbst zahlreichen Eierballen behaftet antrifft, so werden die Paarungen von einem Männchen wohl öfter mit verschiedenen Weibchen wiederholt.

### Entwicklungsgeschichte

1. Embryonalentwicklung. Hinsichtlich des Baues und der frühen Entwicklung der Eier lassen sich drei Gruppen sondern. Bei einer ersten (dazu gehören *Phoxichilidium*, *Anoplodactylus*, *Pycnogonum* und auch noch *Ammothea*) sind die Eier klein und dotterarm, fügen sie sich in großer Zahl freiliegend in die schleimigen Kittmassen der Eierballen ein. Die Furchung ist eine totale. In einer zweiten Gruppe, zu der allein *Nymphon strömii* gehört, besitzen die Eier eine mittlere Dottermenge, sie bilden ziemlich kompakte Eierklumpen, in denen die Eier fest aneinander gepreßt sind, so daß ihre ursprüngliche Kugelform zu einer vielkantigen Form abgeändert wird. Die Furchung ist eine inäquale und führt zur Herausbildung eines Gegensatzes von Mikro- und Makromeren. Die dritte Gruppe, mit *Chaetonymphon spinosum* und *Pallene brevisrostris*, weist sehr große und dotterreiche Eier auf, die so dicht in den Eierballen aneinander gepreßt sind, daß sie gegenseitig starke Deformationen erleiden. Die inäquale Furchung führt zu einer weitgehenden syncytialen Auflösung der Furchungselemente innerhalb der Dottermassen und zur schließlichen Herausbildung eines Keimstreifens.

2. Larvenformen und deren Lebensweise. Die Pantopoden besitzen in der *Protonymphon*larve eine überaus charakteristische Larvenform (Fig. 5 A, B). In ihrer typischen Gestaltung weist sie einen abgeplatteten Körper auf, dem vorn ein kegelförmig gestalteter Schnabel aufsitzt, der seitlich drei Paare von Extremitäten trägt. Die erste Extremität zeigt typische Scherenbildung, dazu sind alle Extremitäten mit Dornen und Krallen ausgerüstet, die häufig zu langen, rankenartigen Fäden ausgezogen sind.

Nach dem Ausschlüpfen verlassen die Larven den Eierballen und gelangen zunächst auf den väterlichen Körper, auf dem sie schwerfällig umherkriechen. Die Durchführung ihrer Ausbildung zum fertigen geschlechtsreifen Tier nötigt sie aber Zutritt zu erhalten zu einem ganz anderen Organismus, nämlich zu Hydroiden, von denen sie auf dem Wege eines Schmarotzertums die zu ihrer Weiterentwicklung not-

wendigen Nährsäfte gewinnen. Zumeist mögen sie wohl von dem väterlichen Körper einfach auf die Hydroidenstöcke abgestreift werden, doch scheinen sie auch durch selbständige Wanderungen ihr Endziel erreichen zu können. Hier heften sie sich dann zunächst mit Hilfe ihrer Scheren, der langen Rankenfortsätze und des Sekrets besonderer Spinnrüden fest. Die Betätigungsformen des Schmarotzertums an dem Polypenkörper sind dann verschiedene. Die Larve von *Phoxichilus spinosus* kriecht mit dem Kopf voran in den Kelch eines Hydranthen von *Obelia* hinein, setzt sich hier im Grunde der Hydrotheca fest, durchbohrt mit ihrem Schnabel die Körperwand des Polypen und schluckt

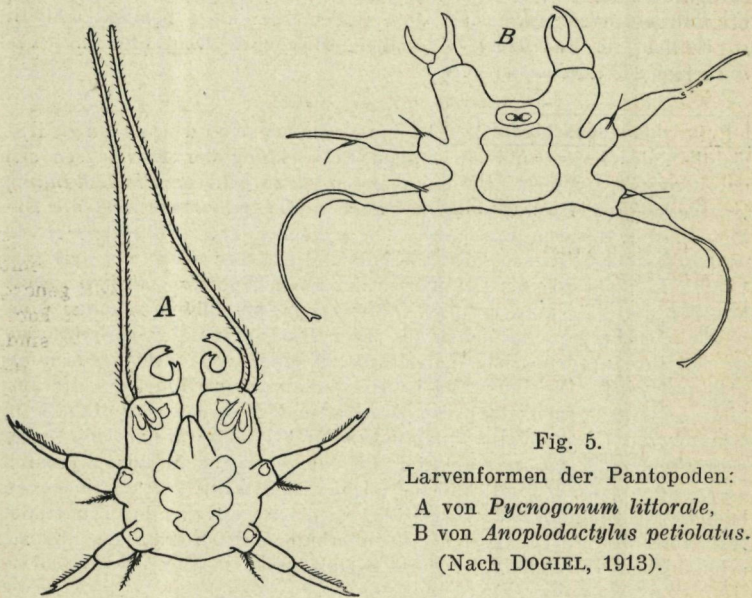


Fig. 5.  
Larvenformen der Pantopoden:  
A von *Pycnogonum littorale*,  
B von *Anoplodactylus petiolatus*.  
(Nach DOGIEL, 1913).

die Nährsäfte seiner Gastralhöhle auf. Es liegt also hier eher Kommensalismus vor. In höherem Maße beansprucht den Körper des Wirtstieres die Larve von *Pycnogonum littorale*. Sie klammert sich von außen her an einen Hydranthen von *Clava multicornis* an, bohrt ihren Schnabel durch das Periderm hindurch und saugt sodann unmittelbar das Gewebe des Polypenkörpers selbst auf. Ähnlich verfährt die Larve von *Ammothea laevis* mit Polypen von *Obelia*. Und aus Ektoparasitismus kann schließlich ein Entoparasitismus werden, bei den Larven von *Phoxichilidium femoratum* und *Anoplodactylus petiolatus*. Beide schmarotzen in *Coryne eximia*, erstere auch in *Bougainvillia*. Auch hier klammern sich die Larven zunächst an den Hydranthen fest, gelangen aber dann auf einem bis jetzt nicht bekannten

Wege in deren Gastralhöhle. Sie durchwandern dieselbe und dringen bis in die Stammteile der Kolonie vor, wo sie stecken bleiben und durch ihr Wachstum cystenartige Ausstülpungen des Stammes hervorrufen. In diesen Cysten machen sie ihre ganze Metamorphose durch, beanspruchen dabei aber nur die Nahrungssäfte des Polypenstockes, zehren nicht an seinen Geweben, etwa dem entodermalen Coenosark. Einfaches Platzen der Cystenwand läßt die jungen Pantopoden frei werden.

Nicht alle Pantopodenlarven weisen eine solche parasitäre Lebensphase auf. Larven, die aus sehr dotterreichen Eiern hervorgehen, wie etwa die von *Chaetonymphon spinosum*, bleiben während ihres ganzen Lebens an den Eierträgern ihres Erzeugers haften, an ihnen fixiert mit Hilfe besonderer, von Drüsen des ersten Extremitätenpaares ausgeschiedenen Spinnfäden. Die Beigabe von Dotter an das Ei ist hier so reichlich, daß sie den Nahrungsbedarf der wachsenden Larve völlig zu decken vermag.

Während des Larvenlebens vollzieht sich die Umbildung der sechsfüßigen Larve zum fertigen Tier. Es treten nacheinander hinzu die Anlagen der vier Gangbeine, es bildet sich das Abdomen aus, es vollziehen sich im Bereiche der vorderen Extremitäten die Umbildungen, bzw. Reduktionen, wie sie für die betreffende Art charakteristisch sind.

3. Regenerationsfähigkeiten. Die Pantopoden besitzen eine sehr starke Lebenszähigkeit gegenüber Verletzungen. Halbiert man den Körper eines Individuums, so vermögen beide Teilhälften noch selbständige Bewegungen auszuführen und sich wochenlang am Leben zu erhalten. Ja, selbst einzelne isolierte Körpersegmente mit nur noch einem einzigen Beinpaar zeigen die gleiche Lebenszähigkeit. Noch leichter ertragen sie natürlich den Verlust einzelner Extremitäten, es scheinen an diesen sogar Stellen geringsten Widerstandes gegen eine Loslösung vorhanden zu sein, gelegen zwischen zweitem und drittem Glied in der hier äußerst zarten und gedehnten Gelenkhaut. Für die Organe, welche in die Extremitäten hinein sich erstrecken, hat das Abreißen einer Extremität keine bedeutsamen Schädigungen zur Folge. Hypodermis und Darmschlauch ziehen sich an der Bruchstelle sofort energisch zusammen und verhindern so ein Ausfließen von Körper- und Darmflüssigkeiten. Einzelne Individuen können so tagelang weiterleben, auch wenn sie alle Extremitäten verloren haben.

Der leichten Verlustmöglichkeit steht eine hohe Regenerationskraft zur Seite. Gar nicht selten begegnet man in der freien Natur Pantopoden mit regenerierten Beinen, wobei die Regenerate zunächst kleiner als die normalen Extremitäten sich anlegen, aber im Verlaufe mehrerer Häutungen in schließlichem Ausgleich die normale Größe erreichen können. Nicht immer freilich führt die Regeneration zu einem vollen Ausgleich, Regenerate können von der Norm abweichende Proportionen ihrer einzelnen Glieder aufweisen, sie können zu ganz regelwidrigen Mehrfachbildungen Veranlassung geben. Die Regenerationskraft ist selbst noch mächtig an halbierten Rumpfen. Vorderstücke sind instande, die verlorenen hinteren Rumpfsegmente neuzubilden, wenn auch vollwertige Neubildungen dabei nicht mehr zustande kommen.

**Beziehungen zur Umwelt**

Die aufgelöste, ins Lockere gedehnte Gestalt der Pantopoden, ihre trägen Bewegungen harmonieren aufs trefflichste mit der Umgebung ihrer Wohnorte, so daß sie aus dem Gewirr der Äste von Hydroidenstöckchen oder Algenpflanzen kaum herauszuerkennen sind. Weißliche, graue, bräunliche Farbtöne herrschen vor, dazu können lebhaftere Farben wie braunrot, purpurfarbig und selbst grün treten, wodurch die Übereinstimmung mit dem Untergrund nicht wenig gefördert wird, zumal wenn anhaftende Fremdkörper Konturen wie Farben verwischen und trüben. Eine Abart von *Anoplodactylus insignis*, einer allerdings nicht in der Nordsee, sondern an den Küsten der Bermuda-Inseln heimischen Form, besitzt sogar eine ganz spezifische Schutzfärbung. Ihr Körper ist ziemlich einförmig rot, die Beine sind mit abwechselnd gelben und roten Bändern geziert. Und die gleichen gelben und roten Farben tragen die Zweige von *Obelia marginata*, auf denen sie ständig sich aufhalten, deren Größendimensionen zugleich wiederholend in dem Durchmesser ihres Körpers und ihrer Beine.

**Literatur**

Für allgemeine Charakteristik und Systematik:

- \*A. DOHRN: Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Neapel. 3. Monogr. 1881.
- \*G. O. SARS: *Pycnogonidea*. The Norveg. North-Atlant. Exped. Christiania 1891.
- \*K. MOEBIUS: Arktische und subarktische Pantopoden. Fauna Arctica. 2. 1901. (Hierin die dem Vorstehenden zugrunde gelegte Synonymie).

Für allgemeine Morphologie:

- \*A. DOHRN, l. c.
  - P. P. C. HOEK: Arch. Zool. expér. génér. 9. 1881.
  - A. KOWALEVSKY: Mém. Acad. Sci. Pétersbourg. (7) 38. 1892.
  - \*E. WIRÉN: Zoolog. Bidrag från Uppsala. 6. 1917.
- Für Ökologie:
- L. J. COLE: Biolog. Bullet. 2, 1901; Proceed. Boston Soc. Natur. Hist. 31, 1904; Zool. Anz. 29. 1906.
  - J. C. C. LOMAN: Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) 10. 1908.
- Für Entwicklungsgeschichte:
- T. H. MORGAN: Stud. Biol. Labor. Hopk. Univ. 5. 1891.
  - J. MEISENHEIMER: Zeitschr. wiss. Zool. 72. 1902.
  - \*V. DOGIEL: Zeitschr. wiss. Zool. 107 1913.
  - W. SCHIMKEWITSCH & V. DOGIEL: Bull. Acad. Sci. Pétersbourg. 1913 (Regeneration).
- Leipzig, 18. 1. 1925.