

X. h₁
Stomatopoda

von H. BALSS, München

Mit 2 Abbildungen

Charakteristik „Malakostraken, bei denen der Carapax die ersten 4 Brustsegmente überdeckt, so daß 4 Segmente frei bleiben; Augen- und Antennensegment sind selbständig, nicht mit dem Reste oder untereinander verwachsen; das Rostrum ist eine bewegliche Platte; die ersten 5 Kormopoden (ohne Exopoditen) dienen als Raubfüße zum Ergreifen der Nahrung, besonders das 2. Paar ist stark entwickelt; die übrigen 3 Brustbeine besitzen neben dem Innen- auch noch den Außenast des Spaltfußes; das Abdomen ist sehr stark entwickelt; die Pleopoden I—V tragen Kiemen, ferner die Appendix interna; zahlreiche verzweigte Leber-Schläuche sind vorhanden; das Herz ist sehr lang.“

Die Entwicklung findet mit Metamorphose statt; das *Nauplius*-Stadium ist in die Embryonalentwicklung verlegt.“

Vorkommen Die Stomatopoden sind eine rein marine, hauptsächlich warme Temperaturen liebende, meist litorale Tiergruppe; daher treten sie in unserem Gebiete nur vereinzelt auf. Wahrscheinlich kommen nur 2 Arten der Gattung *Squilla* in Betracht, nämlich:

Squilla mantis (L.), die bekannte Mittelmeerform, die von Miers 1880 von der SW-Küste Englands erwähnt wird; ferner:

Squilla desmaresti Risso, ebenfalls eine Mittelmeerform, angegeben von der Themsemündung, $51^{\circ} 19' N$ $1^{\circ} 41' O$, etwa 40 m Tiefe (BELL 1902), von der Braunen Bank, etwa $52\frac{1}{2}^{\circ} N$ (VAN BREEMEN 1905), ferner aber auch von S-England (Cornwall, Devonshire), Kanalinseln und Bretagne.

Außerdem sind auch die leicht verschleppbaren Larven gefunden, nämlich die von *Squilla mantis* L. im Kanal (VAN BREEMEN) und von *S. desmaresti* (?) auf der Doggerbank (METZGER, „Pommerania“ 1875; vgl. VAN BREEMEN 1905 und GIESBRECHT 1910), dazu die *Erichthus* und *Alima* genannten Larvenformen (SARS 1906). Erstere Angabe weist auf das Vorkommen von noch einer weiteren Art hin (GIESBRECHT 1910).

Bestimmungsschlüssel Die beiden *Squilla*-Arten unterscheiden sich in erwachsenem Zustande leicht nach folgendem Schlüssel (vgl. GIESBRECHT 1910):

- A. Dorsalseite des Telsons mit submedianem Purpurfleck; vordere Lateralecke des Rückenschildes mit scharfer Spitze; Klauen des Raubfußes mit 5 Zinken (außer dem Enddorne) am konkaven Rande
S. mantis (Linné).
 - B. Telson ohne Purpurfleck; vordere Lateralecken des Rückenschildes abgerundet; Klaue des Raubbeines mit nur 4 Zinken am konkaven Rande
S. desmaresti (Risso).
- Es geht aus den genannten Daten hervor, daß die Stomatopoden in unser Gebiet nur von *S.* vom Kanal her, eindringen.

Eidonomie und Anatomie Der Stomatopodenkörper ist folgendermaßen gegliedert (s. Fig. 1):

1. Das Augensegment } beide bilden zusammen den Vorderkopf (GROBBEN) und liegen frei beweglich
2. Das Antennularsegment } vor dem Cephalothorax.
3. Das Mundsegment, mit der Antenne, der Mandibel } beide und den beiden Maxillen; es ist eng verbunden mit } vom Carapax
4. dem Vorderthorax, der die 5 Maxillarfüße trägt; } überdeckt. dann folgt ein
5. kleines Thoraxsegment, das nur vom 5. Thorakomer (Tergit und hintere Hälfte des Sterniten) gebildet wird.
6. Der Mittelleib (Thoraxsegmente VI—VIII) mit den 3 Pereiopoden.
7. Das Abdomen, dessen 5 vordere Segmente die Pleopoden tragen, während das 6. die Uropoden stützt, die mit dem 7., dem Telson, zusammen den Schwanzfächer bilden.

Der Carapax bedeckt das Mundsegment und den Vorderthorax von oben. Das mediane Tergit und die beiden seitlichen Pleuren sind schwach gelenkig gegeneinander abgesetzt. Das morphologisch zum Carapax gehörige Rostrum ist frei beweglich mit ihm verbunden.

Die Augenstiele sind zylindrisch und tragen bei den bei uns vorkommenden *Squilla*-Arten die Kalotte quer gestellt, so daß das ganze Gebilde ein hammerartiges Aussehen hat.

Die Antennulae haben einen dreigliedrigen Schaft und drei Geißeln, von denen die innerste die Riechhaare (s. S. X. h 4) trägt. Die Antennen besitzen einen zweigliedrigen Schaft, eine kurze Geißel und die Schuppe.

Die Mandibeln haben einen Palpus und an der Lade bauchwärts (*pars incisiva*) eine, dorsalwärts (*pars molaris*) zwei Reihen von Zähnen. Bei den Maxillulae und Maxillen sind Kaufortsätze ausgebildet; im Grundgliede der Maxille mündet die Maxillendrüse. Die folgenden 5 Kormopodenpaare werden konventionell als Maxillarfüße bezeichnet, haben aber keine Kaufunktion. Der vorderste ist als Putzfuß ausgebildet; der 2. ist der starke Raubfuß mit dem taschenmesserartig in den Propodus einklappbaren Daktylus; die 3 folgenden sind ähnlich gebaut, aber kleiner. Die Pereiopoden

bestehen aus einem dreigliedrigen Stamm, dem zwei Äste (Endo- und Exopodit) ansitzen; aus der Coxa des letzten entspringt beim ♂ ein häutiger Penis. Die Pleopoden bestehen aus einem eingliedrigen Schaftgliede, dem zwei flache Blätter ansitzen; die inneren (Endopodite) der beiden Seiten sind median durch Retinacula (Appendix interna) fest miteinander verbunden. Der 1. und 2. Pleopod sind beim ♂ zu einem Hilfsorgan bei der Begattung umgewandelt (Petasma). An den Uropoden ist der Schaft eine in zwei scharfe Zähne auslaufende Platte; der Exopodit ist zweigliedrig, der Endopodit einfach. Das Telson ist eine breite Platte, deren Rand starke Dornen und Stacheln trägt.

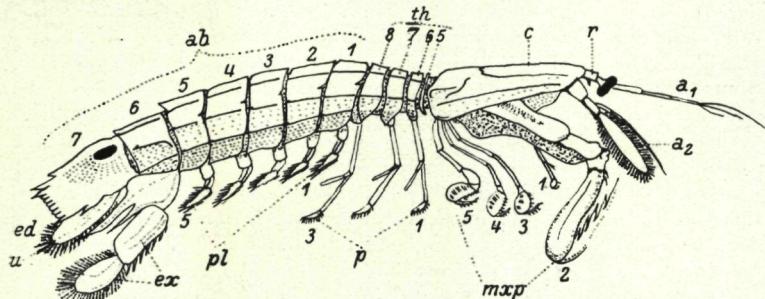


Fig. 1. *Squilla*, von der Seite. — a_1 Antennula, a_2 Antenne, ab Abdomen (1–7; $\hat{1}$ = Telson), c Carapax, ed Endo-, ex Exopodit der Uropoden, mfp Maxillarfüße (1–5), p Pereiopoden, pl Pleopoden, r Rostrum, th freie Thoraxsegmente (5–8), u Uropoden.
Nach CLAUS-GROBBEN, etwas verändert.

Am Verdauungstraktus ist der Vorderdarm mit dem Magen nur kurz; dagegen reicht der Mitteldarm vom 2. Thorakalsegmente bis zum 6. Abdominalsegmente; hinter dem Pylorus münden in einer Ampulle 2 Paare dorsaler Coeca, die in jedem Segmente bis ins Telson Divertikel abgeben („Leber“). Der Enddarm beginnt am 6. Abdominalsegment und mündet auf der Ventralseite des Telsons in dem von einem Sphinkter umgebenen After. Daneben sind noch 2 Analdrüsen unbekannter Funktion vorhanden.

Das Nervensystem besteht aus dem voluminösen, dorsalen Gehirne, dem aus 8 Ganglien verschmolzenen, ventralen Hinterschlundganglion, den 3 paarigen Hinterleibsganglien (für die Pereiopoden) und den 6 paarigen Abdominalganglien. Alle sind durch Konnektive verbunden. Ein dem der Dekapoden ähnliches sympathisches Nervensystem, das den Magen umspinnt, ist vorhanden, ebenso ein vom letzten Abdominalganglion ausgehender, den Enddarm versorgender Teil.

An jedem Auge ist durch eine mittlere Einschnürung eine Zweitteilung hervorgerufen. Da bei *Squilla* die Ommen auf der oberen Hälfte etwas schief nach unten, auf der unteren Hälfte etwas nach oben gerichtet sind, so kann schon das Einzelauge binokular sehen (EXNER). Daneben sind die Ommen auf der medialen und lateralen Seite mehr nach vorne gerichtet, so daß eine Stelle deutlichsten Sehens erzielt wird. Die einzelnen Ommen sind Appositionsaugen, haben eine

dicke Cornea und einen reduzierten Kristallkegel. — Als Organe des chemischen Sinnes sind die Geruchshaare auf der innersten Geißel der Antennula zu deuten; Organe des statischen Sinnes und des Gehöres sind unbekannt.

Das dorsale Herz zerfällt in ein zwiebelartiges Vorderherz in der Maxillarregion und in den langen Herzschlauch, der bis zum Ende des 5. Abdominalsegmentes reicht. Ostien sind 13 Paare vorhanden; sie liegen dorsal. Seitlich entspringen 15 Paare Arteriae laterales, die zu den Gliedmaßen gehen und sich durch Rami communicantes mit der ventralen Arteria subneuralis verbinden. Nach vorn geht vom Herzen die Aorta (zu den Augen, Antennen, zum Gehirn und Rostrum); an der Vorderecke des Herzens entspringt jederseits noch eine Art. lateralis cephalica, zum Schilde, zu den Lippen, Mandibeln und beiden Maxillen gehend. Die Arterienäste münden offen in die Lakunen und Sinus der Leibeshöhle; das Blut gelangt darauf nach Passieren der Kiemen durch den Perikardialsinus und die Ostien wieder ins Herz zurück.

Als Atmorgane fungieren Thorakal- und Abdominalkiemen; jene sind kleine, kreisförmige, gestielte Plättchen, die den 5 Maxillarfüßen ansitzen. Diese entspringen vom medialen Rande der Exopoditen der Pleopoden und bestehen aus einem dünnen Stammgliede, das dünne Schläuche nach der einen Seite hin entsendet.

Exkretionsorgan ist eine Maxillardrüse, bestehend aus gekammertem Zölomsacke, labyrinthartigem Nephridialkanal, ohne Blase. Außerdem wirkt auch die „Leber“ exkretorisch; ferner finden sich blutreinigende Zellen in 5 getrennten Haufen im Abdomen, in den Abdominalkiemen und im Herzen.

Die Geschlechtsorgane liegen größtenteils im Abdomen unter dem Herzen über dem Darme. Der Hoden beginnt als unpaares Rohr im Telson, spaltet sich dann in zwei Schläuche, die jederseits im Penis endigen. Eine akzessorische Drüse unbekannter Funktion liegt im Thorax, beginnt ebenfalls unpaar und mündet in zwei Schläuchen jederseits im Penis. Die Spermien sind rund, ohne Fortsätze. — Die Ovarien beginnen gleichfalls unpaar im Telson und spalten sich darauf in zwei Schenkel, die in der Begattungszeit so breit sind und so eng aneinanderliegen, daß sie wie ein einziges Stück aussehen. Sie geben in jedem Segmente einen Lappen nach der Seite ab. Nach vorne erstrecken sie sich bis zum Magen. Im ersten Mittelleibsringe (Thorakomer VI) gibt jeder einen Ovidukt ab; diese beiden münden zusammen in einem Receptaculum seminis, das (unpaar) in der Mitte des Sternums desselben Segmentes liegt. Die Sekrete der Drüsen, die ventral an den 3 Mittelleibsringen liegen, verkittten die abgelegten Eier zu einem runden Kuchen.

Entwicklungsgeschichte Folgende Perioden sind in der Entwicklungsgeschichte der Stomatopoden zu unterscheiden:

1. Die Embryonalentwicklung (bisher nur bekannt von der japanischen *Squilla oratoria* durch TAKU KOMAI 1924).
2. Die larvalen, freischwimmenden Stadien.

3. Die postlarvalen, am Boden lebenden Stomatopodidstadien, die schon den Bau der definitiven Form zeigen.

Bei der Larvenentwicklung lassen sich nach GIESBRECHT zwei Modi unterscheiden. Zuerst entsteht entweder die *Antizoea*, mit Sitzaugen und ungegliederten Abdomen (nur bei *Lysiosquillinae*, also bei uns nicht vorkommend), oder die *Pseudozoea* (bei *Squilla*, *Gonodactylus*). Diese lebt anfangs in zwei propelagischen Stadien am Meeresboden und wird erst dann frei schwimmend. Sie hat (Fig. 2)

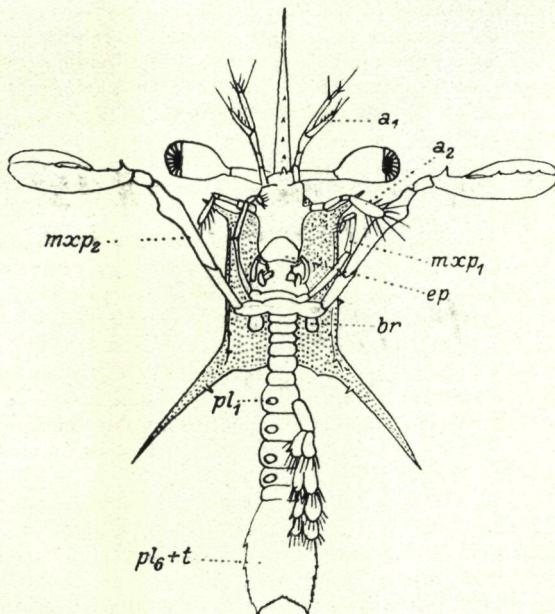


Fig. 2. Jüngstes pelagisches *Pseudozoea*-Stadium von *Squilla*. — a_1 Antennula, a_2 Antenne, br Kieme, mfp Maxillarfüße, pl₁ 1. Abdominalsegment, pl₆ + t 6. Abdominalsegment + Telson.
Nach GIESBRECHT.

Stieläugcn und gegabelte Antennulae; das Abdomen ist segmentiert (nur P 6 und Telson sind noch verwachsen) und trägt 4 bis 5 Paare zweistiger Pleopoden. Von den Kormopoden sind nur die beiden ersten Maxillarfüße vorhanden und besitzen keinen Exopoditen. In der Folge erscheinen die drei nächsten Maxillarfüße, ebenfalls ohne je einen Exopoditen zu tragen, ferner entwickeln sich die Uropoden. Nach 4 bis 5 Stadien ist die *Synzoea* erreicht, die alle Stomatopoden zukommt, und während deren Entwicklung die Pereiopoden und die Pleopodenkiemen sich ausbilden. Sie geht nach weiteren 4 bis 5 Häutungen in das erste litorale Stadium über, das schon die Merkmale der erwachsenen Formen zeigt.

Die Gesamtzahl der Larvenstadien beträgt bei *Squilla desmaresti* 9, bei *S. mantis* 10. Nach anderen Merkmalen hatten frühere Autoren

die Larven in *Alima* und *Erichthus* unterschieden, welche immerhin von systematischem Werte sind. Sie differieren untereinander in folgenden Punkten:

Alima. Am Telson befinden sich zwischen dem zweiten Lateral- und dem Hintereckstachel 4 oder mehrere kleinere Stacheln.

Erichthus. Zwischen dem zweiten Lateral- und dem Hintereckstachel befindet sich nur ein einziger Stachel.

Die *Alima* gehört zu *Squilla*, *Erichthus* zu *Gonodactylus*, *Lysiosquilla* u. a. Beide Larvenformen sind von unserem Gebiete erwähnt, während erwachsen nur *Squilla* (s. S. X. h 1) bekannt ist, so daß künftige Funde wohl noch eine weitere Gattung entdecken werden, worauf bereits GIESBRECHT 1910 aufmerksam machte.

Ökologie usw. Lebensweise. Die erwachsenen *Squilla*-Arten leben auf Sand- oder Schlammkörpern, in den sie sich Röhren graben, wobei sie sowohl die Raubbeine benutzen, wie mit den Pleopoden eine Strudelbewegung erzeugen. Die Larven sind pelagisch im Oberflächenplankton zu finden.

Nahrung. *Squilla mantis* fräß nach GIESBRECHTS Beobachtungen besonders Garnelen und andere Krebse, oder die kleinere *S. desmaresti*, auch frisch gehäutete Individuen ihrer eigenen Art. Sie geht nur im Dunkeln auf Raub aus. Die Beute wird mit den Raubfüßen erfaßt, von den 3 hinteren Maxillarfüßen aufgenommen und an die zerkleinernden Maxillen und Mandibeln weitergegeben. Die Verdauung beginnt nach PETRIEVIC erst im Mitteldarme, wo Eiweiß und Fett spaltende, nicht aber Stärke zerlegende Fermente nachgewiesen werden konnten.

Bewegung. Die erwachsenen Tiere können sowohl schwimmen wie schreiten. Beim Vorwärts schwimmen wirken die 5 Pleopoden als Ruderfüße; die Schreitfüße sind dabei eingeschlagen, die Uropoden unter dem Telson verborgen. Zur Steuerung dienen die Antennenschuppe und die Uropoden. Auch durch starke Schläge mit dem ganzen Hinterleibe können sich die Tiere nach rückwärts fortbewegen. Zum Schreiten dienen die 3 Pereiopoden, wobei diejenigen der beiden Seiten immer gekreuzt wirken, also

rechts:	1	3	2			
links:	2		1	3		usw. (BETHE).

Die Larven schwimmen durch Rudern der Thorakalbeine und der Pleopoden, wobei die starken Stacheln des Carapax durch ihren Reibungswiderstand das Untersinken erschweren.

Bei der Atmung der erwachsenen Tiere sind vor allem die Abdominalkiemen von Wichtigkeit, die auch in der Ruhe meist durch Bewegen der Pleopoden mit frischem Wasser und damit auch mit O₂ versorgt werden.

Auge. Nach DEMOLLS Untersuchungen an *Squilla mantis* beherrschen beide Augen zusammen ein binokulares Sehfeld von etwa 70°. Dem Formensehen dienen nur die Ommen der Zylinderwand, während die Ommen der Kuppe mehr auf Bewegungen reagieren, indem

sie Reflexe auf die Muskeln auslösen. Die Leistungsfähigkeit des Auges wurde dahin bestimmt, daß eine Kugel von 12 mm Durchmesser auf eine Entfernung von 80 cm noch percipiert wird. Eine charakteristische Lichtschutzstellung hat DEMOLL ebenfalls beschrieben; Kompressionsbewegungen der Augenstiele, den verschiedenen Körperstellungen entsprechend, wurden auch beobachtet und müssen nach DEMOLL auf ein bisher noch nicht gefundenes statisches Organ zurückgeführt werden (von v. BUDDENBROCK bestritten).

Fortpflanzung Da der Begattungsvorgang im Leben noch nicht beobachtet ist, so kann er nur aus dem Bau des Tieres erschlossen werden. Wahrscheinlich führen die ♂ das Sperma mit Hilfe des Petasma (Pleopod 1 und 2) in das Receptaculum seminis des ♀, wobei die Penes dazu dienen, das Sperma aus dem Vas deferens auf das Petasma zu übertragen. An der Anwesenheit von Sperma im Receptaculum erkennt man die stattgefunden Begattung. Die Eiablage findet bei *Sq. mantis* im Mittelmeer etwa 3 Monate nach der Begattung, im Frühjahr (bis Sommer) statt. Das ♀ formt mit Hilfe der Kittdrüsen einen flachen Kuchen von etwa 14 cm Durchmesser, den es mit den Maxillarfüßchen dauernd festhält und bewegt, um ihn mit frischem Wasser zu versorgen. Die Embryonalentwicklung dauert etwa 10 bis 11 Wochen.

Beziehungen zur Umwelt Als Schutzmittel gegen Feinde dienen vor allem die großen Scheren der Raubfüße, ebenso Schläge mit dem stacheligen Abdomen. Die „Augen“ auf dem Telson von *S. mantis* werden als Warnfärbung gedeutet. Autotomie wurde nur an den großen Raubbeinen zwischen dem zweiten und dritten Gliede beobachtet.

Geräusche werden von *Squilla* durch Reiben der Uropoden an der Unterseite des Telsons hervorgebracht.

Unter den Feinden der Stomatopoden sind Fische und *Octopus* zu erwähnen.

Wirtschaftlich spielen die Stomatopoden in der Nordsee selbststrend keine Rolle, umso mehr in den Mittelmeerlandern.

Literatur Morphologie, Ökologie usw.:

- *BALSS, H.: *Stomatopoda*; in: KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handb. d. Zoologie, 3 [1926].
- BETHE, A.: Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Centralnervensystems der Arthropoden; in: PFLÜGERs Arch. ges. Physiol., 68, 1897.
- BUDDENBROCK, W. V.: Die Orientierung der Krebsen im Raum; in: Zool. Jahrb., allg. Zool., Physiol., 34, 1914.
- DEMOLL, R.: Über die Augen und die Augenstielreflexe von *Squilla mantis* Linné; in: Zool. Jahrb., Anat., Bd. 27, 1909.
- *GIESBRECHT, W.: *Stomatopoda*; in: Fauna Flora Golf Neapel, 33, Berlin 1910.
- : *Crustacea*; in LANGS Handb. d. Morphologie der wirbellosen Tiere, 4, Jena 1913.

- PETRIEVIC, P.: Der Verdauungstrakt von *Squilla mantis*; in: Zool. Anz., **46**, 1915.
- Vorkommen in Nord- und Ostsee:
- BELL, F. J.: On the occurrence of *Squilla desmaresti* in the North Sea; in: Journ. Mar. Biol. Assoc., Plymouth (2) **6**, p. 387—388, 1902.
- BREEMEN, P. J. VAN: Plankton van Nordzee en Zuiderzee; in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) **9**, p. 218, Leiden 1905.
- LISTER, J. T.: Note on a (stomatopod?) Metanauplius larva; in: Quart. Journ. Mier. Sci. (2) **41**, London 1898 (nach GIESBRECHT [1910, p. 157] keine Stomatopodenlarve).
- METZGER, A.: Crustaceen (*Edriophthalmata* und *Podophthalmata*) der Nordseefahrt; in: Jahresber. Comm. wiss. Unters. d. deutschen Meere, Kiel **2/3** (für 1872/73), Berlin 1875.
- MIERS, ED.: On the *Squillidae*; in: Ann. Mag. Nat. Hist. (5) **5**, London 1880.
- PRUVOT, G.: Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (côtes de la Bretagne), comparés a ceux du golfe du Lion; in: Arch. Zool. Exp. (3) **5**, Paris 1898.
- SARS, G. O.: Catalogue des espèces de plantes et d'animaux observés dans le plankton recueilli pendant les expéditions périodiques depuis le mois d'août 1902 jusqu'au mois de mai 1905; in: Publ. de Circonst.; Cons. Internat. Explor. de la Mer, Copenhague, No. **33**, 1906.
- VARRELL, W.: Notice on the occurrence of *Squilla desmarestii* on the British shores; in: Mag. Nat. Hist. **6**, London 1833.