

X. g<sub>1</sub>**Leptostraca**

von JOHANNES THIELE, Berlin

Mit 6 Abbildungen

**Charakteristik** Die Leptostraken stellen eine Krebsgruppe dar, die charakterisiert ist durch einen großen, zweiklappigen Karapax, der den Kopf, den Thorax und die vordere Hälfte des Abdomen einschließt und vorn ein gelenkig abgesetztes Rostrum trägt; unter diesem ragen die gestielten Augen aus dem Karapax vor; hinter dem Auge inserieren die beiden Antennen, deren vordere (Antennula) außer der Geißel einen ungegliederten Anhang aufweist. Die Mandibel hat einen großen, dreigliedrigen Palpus, die Maxillula einen langen, nach hinten umgebogenen, geißelartigen Taster. Die Maxille ist zweiästig. Der achtgliedrige Thorax trägt an jedem Segment ein Paar Gliedmaßen (Kormopoden), deren proximales Glied ziemlich breit ist, während sich die folgenden Glieder allmählich verschmälern; der Endopodit stellt die Fortsetzung des Protopoditen dar und ist meistens undeutlich in 5 Ringel geteilt, während der Exopodit an der Außenseite des 2. Gliedes am Protopoditen hängt; meistens ist auch ein Epipodit vorhanden. Das Abdomen ist achtgliedrig, die vier vorderen Segmente tragen große zweiästige Ruderbeine, die zwei folgenden kleine einfache, wenig bewegliche Gliedmaßen, während das 7. Glied keinen Anhang und das Endglied ein Paar ziemlich große ungegliederte Fortsätze (Furca) hat.

**Systematik** Von den vier Gattungen der Leptostraken, die gegenwärtig bekannt sind, kommt in europäischen Meeren nur eine, *Nebalia* Leach (Fig. 1), vor. Sie unterscheidet sich von den anderen Gattungen durch folgende Merkmale: Der Karapax ist ziemlich festwandig, das Rostrum in erwachsenem Zustande meistens ohne vordere Spitze; an seiner Unterseite ist eine Verdickung ausgebildet, deren Seiten Längsrinnen aufweisen. An ihrem Grunde werden die Augenstiele von rinnenförmigen, oben spitz ausgezogenen Fortsätzen des Kopfes an ihrer Außenseite bedeckt, deren Innenrand sich in die Rinne der rostralen

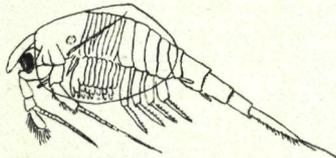


Fig. 1.  
*Nebalia bipes* (O. Fabricius).  
Weibchen, in Seitenansicht.  
Nach GIESBRECHT.

Verdickung einfügt. Der Stamm der Antennula hat an dem verbreiterten 4. Gliede einen schuppenförmigen, borstentragenden Fortsatz und eine mit Riechschläuchen ausgestattete mehrgliedrige Geißel. Die Antenne ist beim ♂ mit einer viel längeren Geißel versehen als beim ♀, ohne Seitenast; der Stamm ist dreigliedrig, da die beiden distalen Glieder anderer Gattungen miteinander verwachsen sind. Mandibeln (Fig. 2) mit gut ausgebildeter, an beiden Seiten verschiedener Kau-

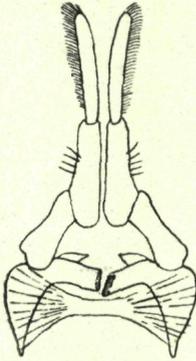


Fig. 2.  
Die durch einen starken Kaumuskel miteinander verbundenen Mandibeln von *Nebalia* mit ihren nach vorn gerichteten Palpen. Ventralansicht.  
Nach G. O. SARRS.

fläche und einem spitzen Schneidenteil, der an der Innenseite eine kammförmige Reihe kleiner, spitzer Zähnchen hat; der Taster ist wohlentwickelt, am Endgliede mit mehreren Borsten. Die Maxillula hat zwei innere Lappen und an dem langen, geißelförmigen Taster eine Reihe langer Borsten (Fig. 3); er ist nach hinten umgebogen und dient als Putzfuß zur Reinigung der Innenfläche des Karapax. Die Maxille (Fig. 4) besteht aus einem zweigliedrigen, verbreiterten Stamm, der an der Innenseite einige borstentragende Lappen bildet und am Ende zwei an Größe wenig verschiedene Äste trägt, deren innerer zweigliedrig ist. Die Segmente des Thorax sind kurz; daher liegen ihre Gliedmaßen dicht

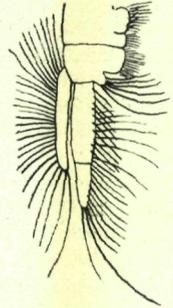


Fig. 4.  
Maxille von *Nebalia*.  
Nach G. O. SARRS.

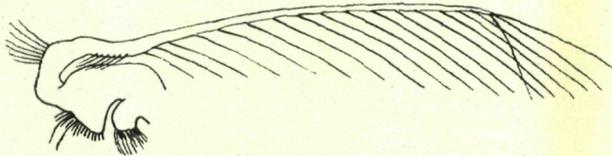


Fig. 3. Maxillula von *Nebalia* mit dem langen Taster (Putzfuß).  
Nach G. O. SARRS.

zusammen und sind proximal verbreitert; der Endopodit ist gegen den Protopoditen nicht abgesetzt, fünfgliedrig, das Endglied der ♀ trägt einen Fächer langer Borsten (Fig. 5), mittels dessen sie die Eier und Larven unter der Brust festhalten; der Exopodit ist blattförmig, der Epipodit sehr groß, blattförmig. Die Segmente des Abdomen sind länger als die des Thorax; die Protopoditen der vier vorderen Pleopoden bestehen aus einem kurzen proximalen und einem längeren distalen Gliede, an dem die ziemlich schmalen Endäste nebeneinander hängen; am Endopoditen ist ein kurzes Proximalglied gesondert, das innen einen am Ende mit Häkchen versehenen Fortsatz (Retinaculum) trägt, durch den jedes Bein mit dem der anderen Seite sich zu gemeinsamer Tätigkeit verbindet. Die Furkalfortsätze sind ziemlich schmal, beim ♂ länger als beim ♀.

**Vorkommen** In der Nordsee ist hauptsächlich eine Art nachgewiesen, die weitverbreitete *Nebalia bipes* (O. Fabricius). Ihr Vorkommen wird erwähnt im W von den Shetland-Inseln bis zum englischen Kanal, im O von den Lofoten und dem Hardangerfjord bis zum Kattegat; doch scheint sie in der Deutschen Bucht zu fehlen. Im allgemeinen lebt sie in geringer Tiefe, doch soll sie im Hardangerfjord bis zu etwa 200 m hinabgehen. Eine kleinere, blinde Art, *Nebalia typhlops* G. O. Sars, ist an den norwegischen Küsten gefunden: an den Lofoten, im Trondhjemsfjord und bei Stavanger, und zwar in Tiefen von 275—350 m; sie ist also auf tiefere Meeresstellen beschränkt.

**Bewegung** Der Körper der Nebalien erinnert in seiner Form an Kopepoden; er ist sehr biegsam, hauptsächlich dorsalwärts, so daß die Furkalanhänge das Rostrum berühren können. Die Schwimmbewegung wird durch die Ruderschläge der vier großen Pleopodenpaare bewirkt. Die geschlechtsreifen ♂ sind am lebhaftesten und machen häufig weite Ausflüge, während die jungen ♂ und die ♀ ziemlich träge auf dem Boden zu liegen pflegen zwischen faulenden vegetabilischen Stoffen, von denen sie sich nähren. Die Kormopoden können nicht zu Ortsbewegungen verwendet werden, sie machen gleichmäßige Schwingungen, die nicht nur der Atmung, sondern auch der Ernährung dienen, indem sie eine vorwärtsgerichtete Wasserströmung innerhalb des Karapax erzeugen, durch die dem Munde Nahrungsstoffe zugeführt werden.

**Stoffwechsel** Die zerfallenden organischen Stoffe, die der *Nebalia* zur Nahrung dienen, werden durch die zwischen der beträchtlich vorragenden Oberlippe und der in der Mitte geteilten Unterlippe eingreifenden Mandibeln zerkleinert und gelangen durch einen kurzen, aufsteigenden Schlund in den Kaumagen. Dieser zeigt im wesentlichen dieselben Merkmale wie bei Malakostraken. In seinem vorderen kardiakalen Teil befindet sich ein Paar walzenförmiger Erhebungen (Kardiakalkiefer), deren Oberfläche feine quere Chitinverdickungen aufweist; zwischen ihnen erhebt sich an der Dorsalwand des Magens ein unpaarer Längswulst, der nach hinten in eine scharfe mediane Leiste ausläuft, und an der rechten Seite eine wenig vorspringende, aber mit langen Borsten besetzte Leiste. Aus diesem kardiakalen Teil gelangen die Nahrungsstoffe in den oberen Abschnitt des pylorikalen Teils, der durch stark vortretende und mit kräftigen Borsten besetzte Seitenwülste vom unteren Teil getrennt ist. Diese Borsten bilden einen Filtrierapparat, der die festen Bestandteile der Nahrung im dorsalen Teil zurückhält, während die flüssigen Stoffe allein in den ventralen Teil ge-

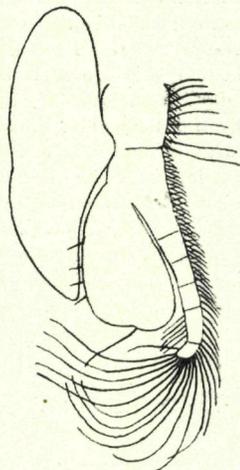


Fig. 5.  
Fünfter Kormopod von  
*Nebalia*; Weibchen.

langen, um von hier in die Verdauungsdrüse aufgenommen zu werden. Die Seitenwülste laufen nach hinten in je einen kleineren, mehr ventralen und einen größeren, darüberliegenden, nach hinten gerichteten, borstentragenden Zipfel aus; diese schließen den hinteren Teil des Kaugmagens nebst einem langen, nach hinten zugespitzten, rinnenförmigen Fortsatz der Dorsalwand ab und führen die meistens in Menge aufgenommenen unverdaulichen Stoffe dem Darm zu. Aus dem hinter den Zipfeln gelegenen Teil entspringen die Schläuche der Verdauungsdrüse, und zwar jederseits ein vom oberen Teil der Seitenwand abgehender, nach vorn gerichteter und in den Vorderkopf reichender Schlauch, ein kurzes ventrales, nach vorn gerichtetes Säckchen und drei mit gemeinsamer Öffnung in den Magen mündende, lange, nach hinten gerichtete Schläuche, die weit in das Abdomen hineinreichen. Diese hinteren Schläuche sind von einem Epithel bekleidet, dessen Zellen Fettkügelchen enthalten und die Verdauung der abfiltrierten Nahrung besorgen; das Epithel der vorderen Schläuche ist hoch, ohne Fettkügelchen und dürfte eine andere Funktion haben. Der gerade Darm bildet vom vierten Abdominalsegment an eine dorsale, von hohem Epithel bekleidete Falte, die am Ende des vorletzten Segmentes sich ablöst, um im letzten Segment einen nach hinten gerichteten Blindsack zu bilden. Der Enddarm mündet an der Ventralseite des Endsegmentes zwischen zwei dreieckigen Fortsätzen des Integumentes.

Als Exkretionsorgane dienen eine wohlentwickelte Antennendrüse und eine schwach ausgebildete Schalendrüse. Jene liegt im Proximalgliede der Antenne und stellt einen innerhalb einer Blutlakuve gelegenen, zusammengedrückten Drüsen Schlauch dar, der distal in einen engen emporsteigenden Ausführungsgang umbiegt. Die kleine Schalendrüse ist ein kleines Säckchen unterhalb des Schließmuskels des Karapax, deren enger Ausführungsgang in die Basis der Maxille hinabreicht. Außerdem sind an der Außenseite der acht Kormopoden in deren Koxalgliedern exkretorische Drüsen vorhanden, die von dem äußeren Epithel gebildet werden, deren innere Enden einen Blutraum rinnenförmig umgeben. Daß diese aus dem Blut Urate aufnehmen, ergibt sich nach Fütterung der Tiere mit Indigokarmin, durch das sie ähnlich wie die Antennen- und Schalendrüse intensiv blau gefärbt werden.

Der Atmung dienen die blattförmigen Anhänge der Kormopoden, die kleineren Exopoditen und die beträchtlich größeren Epipoditen, außerdem der Karapax, hauptsächlich an der Innenseite, deren Reinhaltung eine Aufgabe des Palpus der Maxillula ist. Durch die Schwingungen der Kormopoden wird das Wasser von hinten nach vorn in Bewegung gesetzt.

Das Herz der *Nebalia* stellt einen in der dorsalen Mitte gelegenen muskulösen Schlauch dar, der von der Maxillargegend durch den Thorax und die vordere Hälfte des Abdomen verläuft. Seine hintere Hälfte hat keine venösen Spalten; das größte Ostienpaar liegt im 6. Thoraxsegment. In der vorderen Hälfte sind noch sechs Paare kleinerer Ostien vorhanden, und zwar je eins an der dorsalen Seite des Herzens im 2., 4. und 5. Brustsegment und drei mehr seitliche, die

zum 1. Brustsegment und den beiden vorhergehenden Segmenten gehören. Das Vorder- und Hinterende des Herzens endet mit einer durch ein paariges Klappenventil verschlossenen Öffnung zum Austritt des Blutes. Wenngleich die größeren Bluträume durch eine bindegewebige Begrenzung  $\pm$  deutlich als Gefäße erscheinen, sind sie doch durchweg Teile eines einheitlichen Hämocoels. Das Herz wird von einem Perikardialsinus umgeben, der den Raum zwischen dem Herzen und der dorsalen Muskulatur einnimmt; in ihn gelangt das Blut vor seinem Eintritt in die Ostien des Herzens, im Thorax von vorn, im Abdomen von hinten, so daß er ähnlich einer Vorkammer des Herzens fungiert. Unter dem Darm ist ein ventraler Sinus vorhanden, der das Bauchmark und das perienterische Bindegewebe ernährt und hauptsächlich das Blut aus den Gliedmaßen aufnimmt. Das aus der vorderen Öffnung des Herzens ausströmende Blut tritt in die Anhänge des Kopfes und des Thorax sowie den Karapax ein, während die hintere Hälfte des Abdomen und seine Gliedmaßen versorgt.

**Sinnesleben** Die Augen von *Nebalia bipes* sind wohlentwickelt, während die von *N. typhlops* infolge von Anpassung an ihr Leben in größerer Tiefe rückgebildet sind. Bei der ersteren nehmen sie den vorderen Teil der beweglichen Augenstiele ein, während deren hinterer Teil das Augenganglion enthält (Fig. 6). Der Bau des Auges ist ähnlich wie bei podophthalmen Krebsen: es hat deutliche Korneafazetten, unter denen je ein Paar Hypodermiszellen liegt. Unter jeder Fazette befindet sich ein vierteiliger Kristallkegel und weiter ein Ommatidium, dessen Rhabdom von einer Gruppe langgestreckter, flacher Retinulazellen und sieben roten Pigmentzellen umgeben wird. An der oberen Seite des Augenstiels fällt besonders beim ♂ ein kleiner Höcker auf, zu dem ein Nerv verläuft; das ist ein Sinnesorgan von unbekannter Funktion, wie es in verschiedener Ausbildung bei podophthalmen Malakostraken vorhanden ist. Die Geißel der Antennula ist hauptsächlich beim ♂ mit dünnwandigen Riechschläuchen ausgestattet, die den Rändern der einzelnen Ringel neben den Borsten in größerer oder kleinerer Zahl anhängen; bei erwachsenen ♂ erreicht die Gesamtzahl der Schläuche etwa tausend, und bei ihnen trägt auch die sehr lange Geißel der Antenne ähnliche Anhänge, die hier aber nicht zylindrisch, sondern messerförmig sind. Nach einer Fütterung der Tiere mit Lackmus wird der Inhalt der Schläuche blau gefärbt, während in den zu ihnen verlaufenden Nervenfasern rote Körnchen auftreten. Statozysten fehlen den Leptostraken.

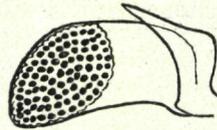


Fig. 6.  
Auge von *Nebalia bipes*; in  
Seitenansicht.  
Nach G. O. Sars.

**Fortpflanzung** Die Keimdrüsen stellen in beiden Geschlechtern langgestreckte Schläuche dar, die beiderseits von der Dorsalseite des Darmkanals liegen und sich bei jugendlichen Tieren in den hinteren Brust- und vorderen Abdominalsegmenten anlegen, bei Geschlechtsreife aber vorn bis zum Kaumagen, hinten  $\pm$  weit ins Abdomen reichen, so daß sie von der Segmentierung des Körpers unabhängig sind. Beim ♂

geht von jedem Hodenschlauch ein kurzer Samenleiter ab, der auf einem Zapfen am Koxalgliede des hintersten Kormopoden ausmündet, während beim ♀ die Eileiter ungemein schwer erkennbar sind; sie dürften an der Ventralseite des 6. Brustsegmentes am Grunde der Kormopoden sich öffnen. Begattungsorgane sind nicht vorhanden.

Die ♂ sind seltener als die ♀; sie sind mehr gestreckt, auch die Furkalglieder länger, die vier vorderen Pleopoden kräftiger, die Antennula mit zahlreicheren Riechschläuchen versehen, die Geißel der Antenne viel länger, die Augen größer, dagegen die Kiefer und Kormopoden schwächer, die letzteren ohne große Borsten am Endgliede.

Wenn die Eier aus den Ovidukten ausgetreten sind, werden sie nicht abgelegt, sondern unter der Brust von den Kormopoden mit ihren Borstenfächern festgehalten. Dadurch werden diese gezwungen, ihre Bewegungen bis auf geringe Schwingungen einzustellen, infolgedessen hört die Strudelung fast ganz auf; es häufen sich Schlammteile an den Beinen an, und wegen der herabgesetzten Nahrungsaufnahme werden die Fettmassen im perienterischen Bindegewebe zur Erhaltung des Stoffwechsels verbraucht. Die ♀ scheinen nach einmaliger Bruterzeugung nicht zu sterben, sondern nach einer Ruhepause von neuem fruchtig zu werden.

**Entwicklung** Die dotterreichen Eier erfahren eine meroblastische Furchung. Die eine Hälfte wird dann von einer becherförmigen Schicht heller Zellen umgeben, in der sich durch eine Einbuchtung zwei Vorrugungen ausbilden, die dem Vorder- und Hinterende des Embryos entsprechen. Beiderseits von der Einbuchtung erscheinen drei quere Wülste als Anlagen der beiden Antennenpaare und der Mandibeln. In diesem Stadium entspricht der noch von der Eihaut umgebene Embryo dem *Nauplius* anderer Krebse. Weiterhin treten die Anlagen der nächstfolgenden Gliedmaßen auf, während sich der Embryo stärker krümmt und durch Bewegungen des Hinterendes die Eihaut sprengt; doch bleibt er auch weiterhin von einer dünnen Haut umschlossen, in der er sich streckt und eine schwache Dorsalkrümmung annimmt. Der Kopfteil ist vom Dotter noch beträchtlich aufgetrieben, dieser wird dann allmählich aufgezehrt, während die Gliedmaßen sich weiter ausbilden und die Ränder des Karapax auswachsen. Erst wenn das Tierchen die Form der *Nebalia* erreicht hat, verläßt es den mütterlichen Brutraum; die Geißeln beider Antennenpaare sind nun dreigliedrig, und das 4. Pleopodenpaar ist noch nicht funktionsfähig.

**Beziehungen zur Umwelt** Auf *Nebalia bipes* sind eigenartige Parasiten gefunden worden, allerdings zumeist im Mittelmeer: die der Familie *Seisonidae* angehörenden Rotatoriengattungen *Seison* Grube, *Paraseison* Plate und die noch ungenügend bekannte *Saccobdella* P. J. van Beneden & C. E. Hesse, letztere in der Nordsee vorkommend. Außerdem hat REPIACHOFF zwei unbenannte rhabdozöle Turbellarien, die auf *Nebalia* leben, beschrieben. Von entozoischen Parasiten hat CLAUS selten einen jugendlichen *Echinorhynchus* im Leibe von Nebalien wahrgenommen.

**Ökologie**

Die weiblichen Tiere leben an zusagenden Stellen des Meeresbodens, wo sie im Detritus reichliche Nahrung finden, häufig in größerer Zahl beisammen; die abgestorbenen Tiere der Art werden von ihnen bis auf Hautreste verzehrt. Die Nebalien zeichnen sich durch große Lebensfähigkeit aus; in völlig verdorbenem Seewasser bleiben sie länger als alle anderen Tiere am Leben. Auch gegenüber der Temperatur des Wassers sind sie sehr wenig empfindlich und kommen bis weit ins arktische Gebiet hinein vor, so daß die Verbreitung der Gattung durch alle Breitengrade hindurchgeht. Dieser Anspruchslosigkeit mag die kleine Gruppe der Leptostraken es verdanken, daß sie sich aus sehr alten Zeiten bis in die Gegenwart erhalten hat.

**Phylogenetisches**

Unter den Malakostraken sind den Leptostraken am nächsten verwandt die *Euphausiacea*, deren Kormopoden eine Weiterentwicklung derjenigen von Leptostraken darstellen; sie sind wie bei diesen zweiästig, und beide Äste haben sich beträchtlich verlängert, der Exopodit ist geißelförmig geworden und wird durch eine kräftige Muskulatur im distalen Gliede des Protopoditen lebhaft bewegt, während der Endopodit langgestreckt und deutlich gegliedert ist, mit einer Muskulatur in den einzelnen Gliedern, so daß er zum Kriechen verwendet wird und die Kormopoden nicht nur als Ganzes bewegt werden können, wie es bei Leptostraken der Fall ist. Ein Epipodit, der bei *Nebalia* Leach bedeutende Größe erlangt hat, ist bei anderen Leptostraken-Gattungen nicht so entwickelt, bei *Paranebalia* G. O. Sars ist er nur klein und fehlt bei *Nebaliella* Thiele völlig; er ist auch bei Euphausiaceen vorhanden und zu einer Kieme ausgebildet. Das Abdomen der letzteren ist nicht achtgliedrig, wie bei Leptostraken, sondern sechsgliedrig, an allen Gliedern mit zweiästigen Pleopoden versehen, am Ende ohne Furcalanhänge.

Diese Ansicht, daß die Leptostraken mit Malakostraken nächstverwandte sind, ist von CLAUS ausführlich begründet, während früher die Meinungen darüber auseinandergingen. Besonders G. O. SARS wollte nähere Beziehungen zu Kopepoden, und später zu Phyllopoden nachweisen; indessen ist die Gliederung der Kopepoden wesentlich verschieden, und auch die Phyllopoden mit ihren durchweg gleichartigen Gliedmaßen, deren Endopoditen kurz und ganz ungliedert sind, stehen den Leptostraken bei weitem nicht so nahe, wie SARS angenommen hat; daher ist die Bezeichnung der letzteren als *Phyllocarida* mit der von SARS gegebenen Begründung fallen gelassen worden.

Schon aus kambrischer Zeit sind Reste von Tieren bekannt, die den rezenten Leptostraken ähnlich waren und wahrscheinlich derselben Entwicklungsreihe angehörten. Nach ihrer ganzen Organisation kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Leptostraken den Ausgangsformen der Malakostraken am nächsten stehen, von denen sie hauptsächlich durch das bewegliche Rostrum, die noch unvollkommene Gliederung der Endopoditen der Kormopoden und den Besitz einer Furca verschieden sind.

**Literatur**

- CLAUS, C.: Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken; in: Arb. Zool. Inst. Wien, **8**, 1888.
- GIESBRECHT, W.: *Crustacea*; in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften, **2**, 1912.
- JORDAN, H.: Die Phylogese der Filtervorrichtungen im Pylorusmagen der *Malacostraca*; in: Verh. Deutsch. Zool. Ges., **19**, 1909.
- PLATE, L.: Über einige ectoparasitische Rotatorien des Golfes von Neapel; in: Mith. Zool. Stat. Neapel, **7**, 1887.
- REPIACHOFF, W.: Über eine neue an Nebalien lebende Turbellarie; in: Zool. Anz., **7**, 1884.
- : Noch eine an Nebalien lebende Turbellarie; in: Zool. Anz., **11**, 1888.
- SARS, G. O.: Fauna Norvegiae; **1**: Descriptions of the Norwegian Species at present known belonging to the Suborders *Phyllocarida* and *Phyllopoda*. Christiania 1896.
-