

VII. b

Chaetognatha

von W. KUHL, Frankfurt a. Main

Mit 9 Abbildungen

32651

Charakteristik Die Chaetognathen oder Pfeilwürmer sind durch das Vorhandensein eines echten Cöloms (einer sekundären Leibeshöhle) ausgezeichnete, segmentierte, langgestreckte, glasartig durchsichtige, hermaphrodite marine Organismen, die fast in allen Meeren in relativ geringer Arten-, aber in sehr hoher Individuenzahl im Plankton verschiedener Meerestiefen vorkommen. Die Körperlänge schwankt für die einzelnen Arten (etwa 30) zwischen wenigen Millimetern und mehreren Zentimetern. Der Name dieser Tiergruppe, „Borstenkiefer“, rührt von den charakteristischen, sensen- oder hakenförmigen, lateral am Kopf befindlichen Greiforganen her, die in typischer Ausbildung ein konstantes Merkmal aller Gattungen bilden. Am bilateral-symmetrischen Körper lassen sich 3 Regionen abgrenzen, die durch 2 innerliche Septen (Dissepimente) hervorgerufen werden: Kopf-, Rumpf- und Schwanzregion. Am Kopf außer den Greifhaken meist noch 2 Reihen Zähnnchen, eine sehr komplizierte Muskulatur im Dienste der Fangbewegungen der Hakensysteme, ein oberes Schlundganglion (Gehirn), das mit dem ventral im Rumpfe gelegenen Bauchganglion durch lange Schlundkonnektive verbunden ist, zwei dorsal gelegene Augen; Mundöffnung subterminal angeordnet. Am Übergang vom Kopf in den Rumpfabschnitt ist das Körperepithel häufig mehrschichtig (Collerette). Charakteristisch für den Kopf ist ferner die sogenannte „Kopfkappe“ oder das Präputium, eine zurückziehbare, faltenähnliche Bildung der Körperwand, die bei der Ruhestellung der Fanghakensysteme den Kopf fast ganz einhüllt.

Der Rumpfabschnitt weist 2 dorsale und ventrale Längsmuskelbänder auf; er enthält den geradegestreckten, an Mesenterien aufgehängten Darmkanal, der dicht vor dem Rumpf-Schwanzseptum durch den ventral gelegenen After mündet, den weiblichen Geschlechtsapparat und das ventrale Bauchganglion. Tasthügel, aus Sinneszellgruppen bestehend, liegen über die ganze Körperoberfläche verstreut. Ein merkwürdiges Organ findet sich auf der Dorsalseite des hinteren Kopf- und vorderen Rumpfabschnittes, die Corona ciliata, eine in sich zurücklaufende, für jede Art eine typische Figur bildende „Flimmerschlinge“, deren Funktion noch unbekannt ist. Der durch das Rumpf-Schwanzseptum abgeteilte Schwanzabschnitt beherbergt den männlichen Geschlechtsapparat und trägt distal die horizontal eingestellte Schwanzflosse; außer dieser sind in der Rumpffregion noch die lateralhorizontalen

Vorder- und Hinterflossenpaare vorhanden (manchmal auch nur ein Paar); sämtliche „Flossen“ stellen durch besondere Strahlen gestützte Hautfalten dar.

Die Eiablage erfolgt meist einzeln ins Wasser, die Entwicklung ist eine direkte ohne Larvenstadien. Lebensweise fast durchweg freischwimmend; Vorkommen in fast allen Meerestiefen.

Systematik Die Stellung der Chätognathen im System ist trotz genauer Kenntnis ihrer Morphologie und Ontogenie keine eindeutig klare. Im Laufe der Geschichte der Erforschung dieser Tiergruppe findet man die Pfeilwürmer den verschiedensten systematischen Abteilungen der Metazoen eingereiht, je nach den Ähnlichkeitsverhältnissen der zur systematischen Charakterisierung verwandten Merkmale mit typischen morphologischen oder ontogenetischen Eigentümlichkeiten der Vergleichsgruppe. So wurden die Chätognathen in Beziehung gebracht zu den Cölenteraten (O. HERTWIG), zu den Nematoden, den Anneliden, sogar den Mollusken; ferner wurde versucht, sie mit den Echinodermen, Brachiopoden und Enteropneusten unter der Bezeichnung „*Ambulacralia*“ zu vereinigen (METSCHNIKOF). GRASSI nahm eine Verwandtschaft mit den Arthropoden an, MEISNER mit den Vertebraten; JOURDAIN vereinigte die Gruppe der Chätognathen mit den Enteropneusten und Tunikaten unter dem Oberbegriff der „*Provertebrata*“. Ob auf Grund weiterer Untersuchungen dieser in sich scharf charakterisierten marinen Tiergruppe eine Klärung der systematischen Beziehungen erwartet werden darf, die die einwandfreie Zuordnung zu einer der bestehenden großen systematischen Einheiten ermöglicht, erscheint zweifelhaft. Es bleibt daher vorläufig noch am zweckmäßigsten, die Chätognathen als A n h a n g zu den eigentlichen Vermes zu behandeln.

Nach VON RITTER-ZÁHONY läßt sich die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen der Chätognathen in 6 Gattungen und 27 sichere Arten gliedern. In der Nord- und Ostsee kommen nur sehr wenige Arten vor, die fast alle dem Genus *Sagitta* Quoy & Gaimard zuzuordnen sind. Die Gattung *Sagitta* umfaßt Pfeilwürmer von sehr verschiedener Körperlänge und verschiedenem Habitus. Zur systematischen Kennzeichnung werden benutzt:

- 1) Die relative Länge des Schwanzteiles; diese ist beim Genus *Sagitta* bei älteren Tieren stets geringer als bei jungen.
- 2) Anzahl und Habitus der Flossen: Die Arten der Gattung *Sagitta* haben 2 Paar Seitenflossen und eine meist abgerundet-dreieckige Schwanzflosse.
- 3) Form und Anzahl der Greifhaken: Beim Genus *Sagitta* weisen die Fangorgane Sensenform auf; ihre Spitze ist meist nicht einwärts gekrümmt.
- 4) Außer den Greifhaken treten jederseits 2 Reihen von Zähnen auf, Vorder- und Hinterzähne; ihre Zahl schwankt.
- 5) Die sogenannten „Vestibularorgane“, deren Funktion noch unsicher ist, sind bei der Gattung *Sagitta* lateral am Kopf gelegene, mit

Papillen versehene, wulstartige Gebilde; „Vestibulargruben“ sind vorhanden.

- 6) Eine mehrschichtige Epidermis im „Halsabschnitt“ — ein Collette — ist meist nachweisbar.
- 7) Die Form der Corona ciliata, der dorsalen Flimmerschlinge, wechselt.
- 8) Darmdivertikel im vorderen Rumpfabschnitt können vorhanden sein.
- 9) Eine Transversalmuskulatur fehlt dem Genus *Sagitta*.
- 10) Das im Rumpfabschnitt gelegene, dem Ovarium aufgelagerte Receptaculum seminis zeigt meist schlauchförmige Gestalt.
- 11) Die Form der Vesiculae seminales schwankt.
- 12) Die Eier werden frei ins Wasser abgelegt; die Lebensweise ist freischwimmend.

Die folgende Zusammenstellung soll die Bestimmung der in der Nord- und Ostsee vorkommenden Chätognathen erleichtern; sie folgt der Bearbeitung der Pfeilwürmer von R. VON RITTER-ZÁHONY im „Tierreich“.

1. Gattung: *Sagitta* Quoy & Gaimard 1827.

1. *Sagitta setosa* J. Müller.

(Die Zahlen für die Kopfbewaffnung [Greifhaken und Zähne] gelten nur für eine Körperseite.)

Länge (mm):	Schwanz (0/0):	Greifhaken:	Vorderzähne:	Hinterzähne:
10 bis 14	25 bis 16	9 bis 7	4 bis 8	9 bis 16
7 bis 9	27 bis 19	8 bis 9 (10)	3 bis 6	8 bis 12

Charakteristik: Kopf. Die Vorderzähne sind etwas medial gerichtet, sie überlagern sich teilweise; beide Reihen bilden einen spitzen bis rechten Winkel. Die Vestibularorgane stellen seitlich vorspringende Wülste mit abgerundeten, oft undeutlichen Papillen dar. Die Corona beginnt dicht hinter dem Gehirn (Fig. 2); sie ist langgestreckt und mehr als zweimal so lang wie der Kopf. Das Collette ist nur wenig ausgeprägt.

Rumpf. Der Darmkanal ist geradegestreckt und zeigt keine seitlichen Divertikel. Die Seitenflossen sind voneinander getrennt, abgerundet und vollständig von Flossenstrahlen durchsetzt. Die Vorderflossen variieren in der Länge, sind aber stets kürzer als die Hinterflossen. Diese liegen zum größeren Teile am Rumpfe als am Schwanze. Der weibliche Geschlechtsapparat ist kurz und kolbenförmig.

Schwanz. Die Samenblasen (Vesiculae seminales) haben eine längliche, umgekehrt birnförmige Gestalt; sie reichen bis nahe an die Hinterflossen oder berühren diese. Von der Schwanzflosse liegen sie etwa um die Hälfte des Betrages ihrer eigenen Länge entfernt. Körper schlaff, aber schlank.

2. *Sagitta elegans* Verrill.

Diese Art zerfällt in 3 Subspezies.

a) *Sagitta elegans elegans* Verrill.

Länge (mm):	Schwanz (‰):	Greifhaken:	Vorderzähne:	Hinterzähne:
25 bis 30	20 bis 16	9 bis 10	7 bis 8	15 bis 19
20 bis 24	22 bis 16	9 bis 11	6 bis 8	13 bis 19
15 bis 19	24 bis 16	9 bis 11	5 bis 8	9 bis 18
10 bis 14	25 bis 17	8 bis 10 (11)	3 bis 7 (8)	8 bis 16
5 bis 9	26 bis 22	8 bis 9	3 bis 4	6 bis 12

Charakteristik: Kopf. Die Vorderzähne sind leicht lateral gerichtet, sie überlagern einander zum Teil; beide Reihen bilden einen spitzen bis rechten Winkel. Die Vestibularorgane bestehen aus seitlich vorspringenden Wülsten mit abgerundeten Papillen. Das verdickte Collerette reicht ungefähr ebenso weit wie die *Corona ciliata*. Diese zeigt langgestreckte Form, beginnt dicht hinter dem Gehirn und ist ungefähr doppelt so lang als der Kopf.

Rumpf. Die Vorderflossen beginnen hinter dem Bauchganglion in einer Entfernung, die der zwei- bis dreifachen Länge des Ganglions entspricht. Die Hinterflossen sind nur wenig länger als die Vorderflossen, sie liegen nur zu $\frac{1}{3}$ ihrer Länge im Schwanzabschnitt. Seitliche Darmdivertikel sind vorhanden. Der weibliche Geschlechtsapparat zeigt kolbenförmige Gestalt; er ist langgestreckt.

Schwanz. Die *Vesiculae seminales* sind konisch; vom hinteren Ende der Hinterflosse sind sie um mehr als den Betrag ihrer eigenen Länge entfernt. Sie berühren den vorderen Rand der Schwanzflosse. Körperstruktur kräftig und straff.

b) *Sagitta elegans arctica* Aurivillius.

Länge (mm):	Schwanz (‰):	Greifhaken:	Vorderzähne:	Hinterzähne:
40 bis 44	19 bis 15	10 bis 12	6 bis 9	19 bis 25
35 bis 39	19 bis 15	10 bis 12	7 bis 10	18 bis 23
30 bis 34	19 bis 15	10 bis 12(13)	7 bis 9	17 bis 23
25 bis 29	20 bis 16	10 bis 11	6 bis 9	13 bis 21
20 bis 24	20 bis 16	10 bis 11	5 bis 8	12 bis 16
15 bis 19	20 bis 16	9 bis 10	5 bis 7	9 bis 14
10 bis 14	25 bis 17	9 bis 10	2 bis 7	5 bis 11
6 bis 9	27 bis 21	8 bis 9	2 bis 3	1 bis 4

Charakteristik: Die Subspezies *Sagitta elegans arctica* läßt sich nicht scharf von *Sagitta elegans elegans* abtrennen; sie ist im all-

gemeinen größer und zeigt kontinuierliche Übergänge zur letzteren. Zur Diagnose ist die Untersuchung eines größeren Materials erforderlich mit Messungen und Zählungen gemäß vorstehender Tabelle.

c) *Sagitta elegans baltica* Ritter-Záhony.

Länge (mm):	Schwanz (‰):	Greifhaken:	Vorderzähne:	Hinterzähne:
19 bis 20	13 bis 10	9 bis 8	6 bis 5	14 bis 15
16 bis 18	16 bis 12	10 bis 9	4 bis 6	12 bis 15
14 bis 15	16 bis 13	8 bis 10	4 bis 5	11 bis 13

Charakteristik: Gegenüber der *Sagitta elegans elegans* weist *S. elegans baltica* einen schlafferen Habitus auf. Die Flimmerschlinge (*Corona ciliata*) ist etwas kürzer, desgleichen die relative Länge des Schwanzabschnittes; Vorderflossen etwas kleiner.

3. *Sagitta maxima* Conant.

Länge (mm):	Schwanz (‰):	Greifhaken:	Vorderzähne:	Hinterzähne:
70 bis 80	20 bis 19	7 bis 5	6 bis 5	8 bis 5
60 bis 69	23 bis 19	7 bis 6	6 bis 5	8 bis 5
50 bis 59	24 bis 20	8 bis 6	7 bis 5	5 bis 8
45 bis 49	24 bis 21	8 bis 6	5 bis 7	5 bis 7
40 bis 44	26 bis 21	8 bis 6	5 bis 6	5 bis 7
35 bis 39	26 bis 22	9 bis 7	5 bis 6	5 bis 7
30 bis 34	28 bis 23	9 bis 7	5 bis 6	5 bis 7 (8)
25 bis 29	28 bis 23	9 bis 8	5 bis 6	5 bis 7
20 bis 24	29 bis 24	10 bis 9	4 bis 6	3 bis 6
15 bis 19	30 bis 26	11 bis 10 (9)	4 bis 5	2 bis 4
10 bis 14	32 bis 26	10 bis 11	3 bis 4	1 bis 2

Charakteristik: Kopf. Dünne, seitlich gerichtete, oft leicht gekrümmte Vorderzähne, die sich nicht überlagern. Die Vestibularorgane stellen lateral vorspringende „Kämme“ dar mit papillären Bildungen. Die *Corona* weist einen birnförmigen Habitus auf und reicht bis auf den Hals.

Rumpf. In der Halsregion keine Epithelverdickung (*Collerette*). Vorderdarm ohne seitliche Divertikel. Die Analöffnung berührt das Rumpf-Schwanzseptum nicht. Die Seitenflossen stoßen fast zusammen; sie sind durch ein homogenes, stützstrahlenfreies Stück miteinander verbunden. Vorderflossen sehr lang, nach hinten verbreitert; Hinterflossen dreieckig; Ovarien schlank, langgestreckt.

Schwanz. Die *Vesiculae seminales* berühren die Hinterflossen; sie sind eiförmig und haben von der Ansatzstelle der Schwanzflosse einen Abstand, der ihrer eigenen Länge ungefähr entspricht.

2. Gattung: *Eukrohnia* Ritter-Záhony 1909.

Das Genus *Eukrohnia* umfaßt nur 2 Arten, die sich durch die Form und Lage der Corona ciliata und durch die Art der Ausbildung des Augenpigmentes unterscheiden. Die wesentlichen Unterschiede von der Gattung *Sagitta* sind die folgenden:

Es ist nur ein Paar Seitenflossen vorhanden, die etwas vor dem Bauchganglion beginnen und annähernd bis zur Mitte der Schwanzregion reichen. Die größte Breite der Seitenflossen liegt in der Region des Rumpf-Schwanzseptums. Flossenstützstrahlen sind nur im hinteren Drittel vorhanden. Die jugendlichen Tiere haben „primäre“ Haken mit einem Zähnenkamm an der Hakenschneide. Eine Reihe zahlreicher Zähne ist vorhanden. An Stelle der Vestibulargruben finden sich verstreute Drüsen im Epithel. Die Ausbildung eines Collerette unterbleibt, desgleichen fehlen die Darmdivertikel. In der dorso-lateralen Epithelregion des Rumpfes findet sich ein wahrscheinlich mit Drüsenzellen ausgekleideter Kanal von unbekannter Funktion. Außer der Rumpflängsmuskulatur kommen im vorderen Teil des Rumpfes Transversalmuskeln vor.

Die Eier werden nicht frei abgelegt, sondern durch eine gallertähnliche Kittsubstanz zu einer Art „Eiersäckchen“ verklebt. Diese Eipaketten werden unter Zuhilfenahme der Seitenflossen eine gewisse Zeit vom Eltertier in der Region des Rumpfschwanzseptums auf dem Rücken mitgeführt.

Die reifen Spermien werden ebenfalls von besonderen Hüllsubstanzen zu „Spermasäckchen“ zusammengeballt. An der Ausmündungsstelle der Samenleiter bleiben diese Samenpakete kurze Zeit haften.

1. *Eukrohnia hamata* Möbius.

Mit den Merkmalen der Gattung.

Länge (mm):	Schwanz (%):	Greifhaken:	Zähne:
30 bis 43		9	28 bis 17
25 bis 30		10 bis 9	17 bis 28
20 bis 25	22 bis 31	9 (10)	12 bis 21
15 bis 20		9 (10)	7 bis 15
10 bis 15		9 bis 10	2 bis 13
8 bis 10		8 bis 10	0 bis 4

Charakteristik: Greifhaken sehr wenig gebogen, Spitzen nach innen geknickt; ovale Augen ohne Pigment, dicht dem Gehirn benachbart. Corona ciliata weist flaschenförmige Gestalt auf; sie beginnt schmal zwischen den Augen, das breite Ende liegt in der Rumpfregion; Corona nicht länger als der ganze Kopf.

*

Die systematische Diagnose der Arten kann leider auf tabellarische Daten nicht verzichten; die Zusammensetzung der Kopfbewaffnung ist nicht für die gesamte Dauer des individuellen Lebens konstant; die

älteren, zuerst gewachsenen Zähne und Greifhaken fallen nämlich im höheren Lebensalter der Tiere aus. Für jede Art ist eine bestimmte maximale Anzahl von Zähnen konstant, die nicht überschritten wird. Das Ausfallen der älteren Haken und Zähne wird durch Hinzuwachsen neuer zum Teil kompensiert; allerdings hält das Nachwachsen im höheren individuellen Alter nicht mehr genau gleichen Schritt mit dem Ausfallen. Diese Eigentümlichkeit erschwert die eindeutige Artumgrenzung in hohem Maße. Eine genauere Durcharbeitung der anatomischen Verhältnisse des Chätognathenkopfes wird vielleicht neue, konstantere Merkmale für die Systematik liefern können.

Technik der Untersuchung

Lebendbeobachtung am zweckmäßigsten unter sehr großen Deckgläsern mit hohen Eckfüßchen aus Plastilin; durch allmählichen Druck können die Tiere gerade unbeweglich gemacht werden. Zur Sichtbarmachung feinerer anatomischer Strukturen empfiehlt sich die Anwendung einer schwachen Lösung von Neutralrot (nach EHRlich) in Seewasser (filtrieren!). Bereits wenige Minuten nach Zusatz einiger Tropfen dieser Lösung zum Präparat tritt die Corona ciliata deutlich hervor. Desgleichen färben sich vital die Begrenzung des Präputiums und andere Strukturen des Kopfes. Schwache Lösung von Methylgrün in Seewasser erweist sich häufig ebenfalls als günstig. Fixierung für feinere histologische Untersuchungen am besten mit Sublimat-Seewasser oder dem Gemisch nach PETRUNKEWITSCH; für die Erhaltung der äußeren Form genügt Formol 4%. Färbung zweckmäßig mit sehr schwacher Hämalaunlösung nach MAYER (+ 2% Essigsäure).

Eidonomie und Anatomie

Die äußere Erscheinung der Chätognathen ist durch fast völlige Durchsichtigkeit des Körpers charakterisiert; nur der Kopf erscheint im Leben etwas weißlicher, infolge der dort konzentrierten Muskelmassen, und die hintere Rumpf- und Schwanzregion, wegen der dort gelegenen Geschlechtsorgane. Besondere Fär-

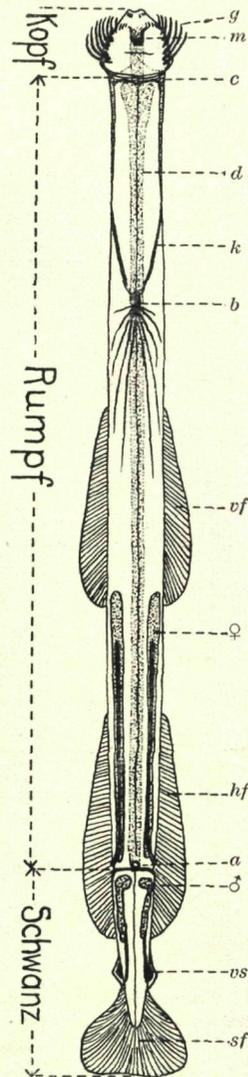


Fig. 1. *Sagitta elegans elegans* von der Ventralseite. — Etwa 5:1. a After; b Bauchganglion; c Collerette; d Darm; g Greifhaken; hf Hinterflosse; k Hauptkonnective; m Mund; sf Schwanzflosse; vf Vorderflosse; vs Samenblasen. Nach von RITTER-ZÁHONY, verändert.

bungen einzelner Organsysteme treten nicht in Erscheinung. Die Bezeichnung „Pfeilwürmer“ trifft gut das Eigentümliche der Gestalt und des pfeilartigen Vorschnellens dieser Organismen (Fig. 1).

Kopf. — Hier interessieren vor allem die für die Erbeutung der Nahrung in mechanischer Hinsicht hervorragend durchgebildeten Greifhakensysteme. Seitlich am Hinterkopf beweglich angeordnet bieten die Hakensysteme, je nach dem Grade ihrer Spreizung, am konservierten und lebenden Objekt ein sehr verschiedenes Bild dar (s. Fig. 2, 3, 5 und 6). Am einzelnen sensenförmigen Haken unterscheidet man, nach KRUMBACH, den Schaft, dessen konvexe Seite Rücken, dessen konkave Schneide genannt wird. An der Hakenbasis finden sich Verbreiterungen, die sogenannten Rücken- und Schneidenpfeiler (durch Mazeration des Kopfes am isolierten Haken zu untersuchen), die der Muskelinsertion dienen. Im Schaft wird der durch maschiges Gewebe ausgefüllte Hohlraum Pulpa genannt; außer der freieren, helleren Hakenspitze ist der Schaft von einem feinen kutikularen Häutchen überzogen. Der Aufbau der Vorder- und Hinterzähne (Fig. 2, 3; *vz*, *hz*) entspricht dem der Greifhaken im Prinzip. Die äußerst kräftig entwickelten Muskelmassen zur Bewegung der Haken erfahren noch eine gewisse Stütze durch die sogenannten Lateralspannen (Fig. 4; *lsp*); es sind das spangenartige, aus ziemlich fester Substanz bestehende, subkutikuläre „Skeletteile“, die vom hinteren lateralen Rande des Kopfes in Richtung auf die Mediane schräg nach vorn verlaufen und mit der Begrenzungslinie der Kopfbasis ein gleichseitiges Dreieck bilden. Bei der Ruhestellung der Kopfmuskulatur ragen die Lateralspannen am vorderen Kopfe oft ein wenig nach außen vor (Fig. 2; *lsp*). Diese Skelett-Elemente führen bei der Fangtätigkeit der Haken sehr komplizierte, winkelhebelartige Bewegungen aus — bzw. werden passiv bewegt — und bewirken zum Teil eine mechanische Spreizung der einzelnen Haken. Während die Hakensysteme zum Ergreifen der Beutetiere und zum „Hereinstopfen“ der Nahrungsobjekte in das der Mundöffnung vorgelagerte Vestibulum dienen, haben die Vorder- und Hinterzähne vielleicht nur die Funktion von Widerhaken, die das Herausgleiten der Beute verhindern sollen. Die Lage dieser Zahnbildungen ist nach der Ergreifung der Beute eine wesentlich andere als in der Ruhestellung (Fig. 5, 6; *vz*, *hz*).

In der Ruhestellung wird der ganze Kopf bis auf eine kleine, kreisförmige, ventral gelegene Öffnung (Fig. 8; *a*) durch die Kopfkappe, oder das Präputium, eingehüllt. Diese durch je einen Muskel zurück- und vorziehbare Falte der Körperwand ist auf der Ventralseite ungefähr in der Gegend des Kopf-Rumpfseptums angewachsen (Fig. 6; *krs*), also am Übergang zwischen Kopf und „Hals“ (s. auch Fig. 2, 5 und 6; *kk*, *krs*), auf der Dorsalseite dagegen in Form eines spitzen Winkels, dessen Öffnung kaudalwärts gerichtet ist (Fig. 5; *kk*). Die Art der Befestigung der Kopfkappe läßt sich am besten an Objekten mit gänzlich zurückgestreiftem Präputium beobachten (Fig. 5 und 6). Über die funktionelle Bedeutung der Kopfkappe läßt sich vielleicht die Vermutung aussprechen, daß sie durch die allseitige Umhüllung der Greifhaken, Zähne und sonstigen Unebenheiten des Kopfes beim ruckartigen

Schwimmen stark reibungsverringern wirkt. Das plötzliche Zurückstreifen mag auch vielleicht das Spreizen der Hakensysteme unterstützen. Zur ventralen Mundöffnung (Fig. 3 und 6) gelangt die ergriffene Nahrung durch das trichterförmig eingesenkte Vestibulum.

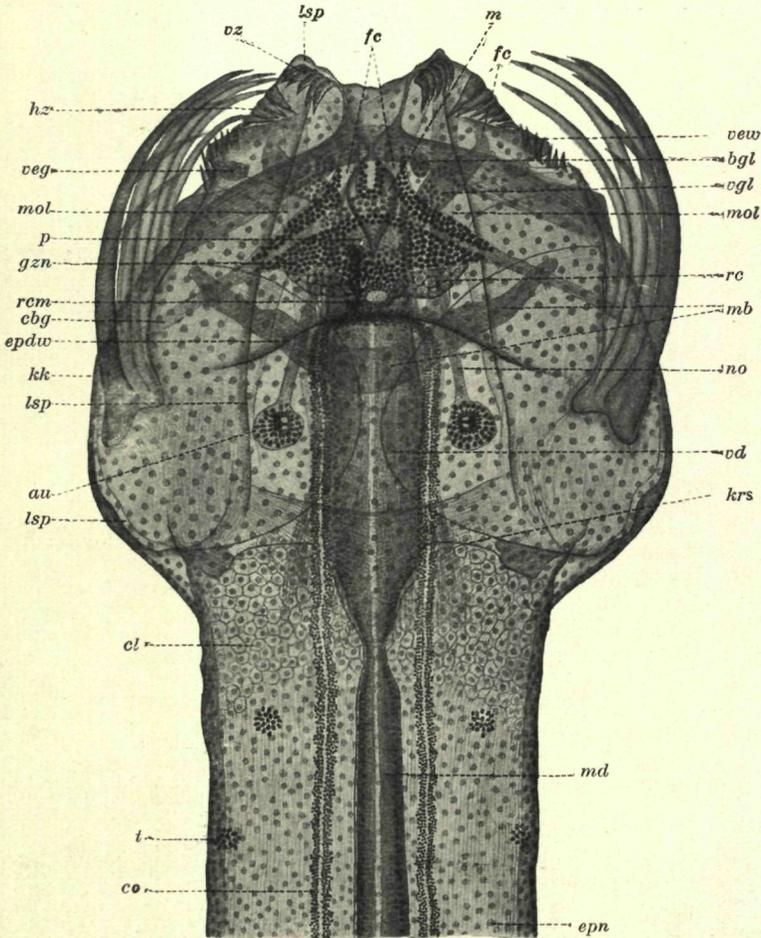


Fig. 2. Kopf und Hals der *Sagitta setosa*, von der Dorsalseite gesehen; Greifhaken mäßig gespreizt. — Etwa 126:1. Zeichenerklärung im Text. — Nach Kuhl.

Am Rande dieser ventralen Einsenkung liegen auf jeder Seite, der Funktion nach noch unbekannte, Organe, die Vestibularwülste und die Vestibulargruben (Fig. 2, 5 und 6; *vw*, *veg*); es handelt sich um epitheliale Bildungen von wahrscheinlich drüsiger Natur.

Auf der Dorsalseite des Kopfes, dicht unter dem Körperepithel, liegt das Oberschlundganglion (Gehirn); bei der Seitenansicht (Fig. 3) erkennt man, daß es einen dorsalen Wulst bildet, der sich kaudalwärts (ungefähr in der Mitte des Kopfes) mit einer \pm scharf ausgeprägten Epidermisfalte (*epdw*) emporwölbt. Unmittelbar hinter dem Gehirn, in der Ruhestellung des Kopfes gerade an

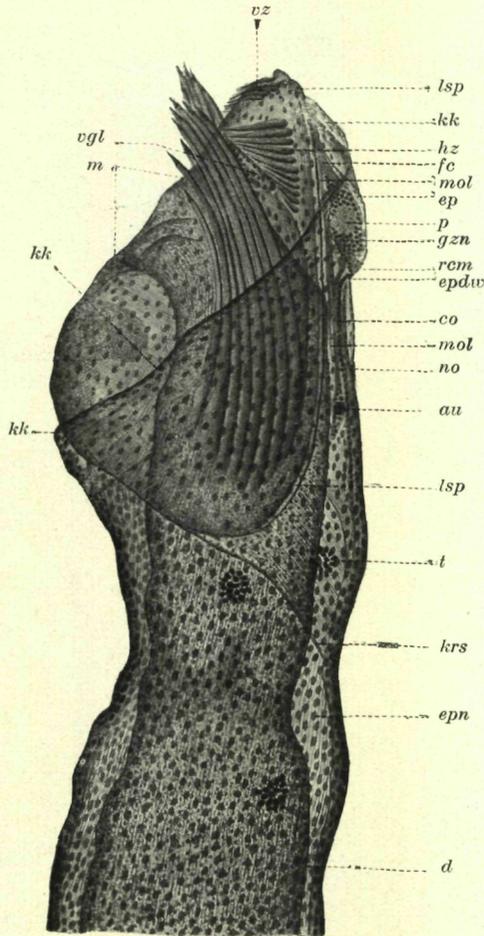


Fig. 3. Kopf und Hals der *Sagitta setosa*, von der linken Seite gesehen; Präputium zum Teil zurückgestreift. Etwa 126.1. Zeichenerklärung im Text. — Nach Kuhl.

der Umbiegung des Wulstes, liegt die Ausmündung des der Funktion nach noch unbekanntes Retrocerebralgans (Fig. 2 und 3; *rcm*); das Organ selbst besteht aus je einem dem Bau nach offenbar

drüsigen Anteil hinter dem Gehirn (Fig. 2; *rc*). Am lebenden Objekt sind diese feineren anatomischen Verhältnisse nicht leicht zu erkennen. Bei sehr vielen Chätognathen berührt der vordere Rand der Corona ciliata gerade die Ausmündung des Retrocerebralgorgans (Fig. 2, 3; *co*, *rcm*).

Am Oberschlundganglion selbst unterscheidet man leicht die zentral gelegene Punktsubstanz (Fig. 2; *p*) von den peripher gelegenen Ganglienzellen, bzw. deren Kernen (Fig. 2 und 3; *gzn*). Vom Gehirn gehen mehrere Nervenpaare aus; am kräftigsten sind die Hauptkonnective (Fig. 2; *cbg*), die zum ventral im Rumpf gelegenen Bauchganglion führen (Fig. 1). Nach vorn verlaufen zwei ebenfalls kräftige Nerven, die Frontalkonnective (Fig. 2; *fc*), von denen 2 lateral vom Munde angeordnete Ganglien versorgt werden, die untereinander durch die ventrale Schlundkommissur verbunden sind. Vom hinteren lateralen Rande des Gehirns nimmt jederseits ein Nervus opticus seinen Ursprung, den man auch am lebenden Objekt gut bis zum Auge verfolgen kann (Fig. 2; *no*). Weiter nach der Medianen zu liegen die die Corona ciliata innervierenden Nervi coronales. Die Augen heben sich durch die tiefschwarze Pigmentanhäufung (Fig. 2; *au*) deutlich vom dorsalen Kopfepithel ab.

Rumpf. — Innerlich wird die Kopfregion von der Rumpfregeion durch das vom Vorderdarm (Fig. 2; *vd*) durchbohrte Kopfrumpfsseptum (Fig. 2 und 3; *krs*) getrennt. Für den Übergang zwischen Kopf und Rumpf, den Halsteil, ist eine Verdickung des Körperepithels charakteristisch, das Collette (Fig. 2; *cl*). Hier findet man sehr große, oft polygonal abgeplattete Epithelzellen, die häufig sogar in mehreren Schichten auftreten. Es ist anzunehmen, daß diese kragenförmige Verdickung funktionell als Widerlager für die erheblichen mechanischen Beanspruchungen der Halsregion bei den intensiven Bewegungen der Kopfmuskulatur während des Fangaktes dienen.

Die Corona ciliata (Fig. 2, 5 und 6; *co*) reicht oft noch weit in die dorsale Rumpfregeion hinein, so bei den Chätognathen der Nord-

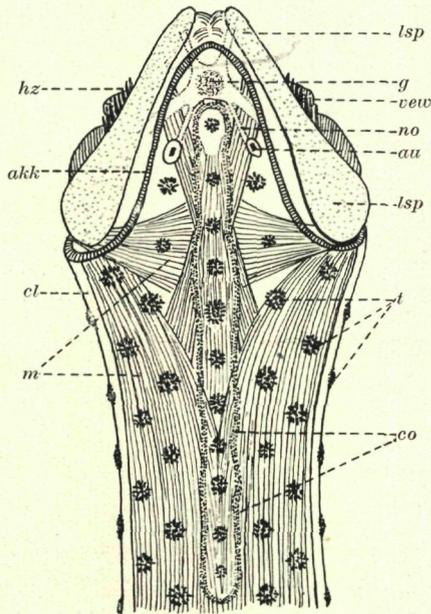


Fig. 4.

Kopf und Hals der *Sagitta elegans elegans* von der Dorsalseite; Präputium und Greifhaken entfernt. — Etwa 22.5:1. — *akk* dorsale Ansatzlinie der Kopfkappe; übrige Zeichen im Text erklärt.
Nach von RITTER-ZÁHONY; verändert.

und Ostsee. Bei manchen Formen ist die Flimmerschlinge sehr kurz, manchmal seitlich eingebuchtet (Fig. 6; *Sagitta enflata* Grassi) oder birnförmig verdickt (Fig. 5; *Sagitta hecaptera* Orbigny). Die die Flimmerschlinge zusammensetzenden Zellen gleichen sehr den Elementen, aus denen die vielen Tastsügel (Fig. 2 und 3; *t*) auf der Körperoberfläche gebildet werden.

Über die funktionelle Bedeutung dieser in sich zurücklaufenden Reihe von Flimmerepithelzellen kann vorläufig noch nichts Bestimmtes ausgesagt werden; die häufig gegebene Deutung als „Geruchsorgan“ erscheint fraglich. Am lebenden Objekt ist das Flimmern der Coronazellen bei den kleinen Nordseeformen (*Sagitta setosa*, *S. elegans*) nur gut in schräger Seitenlage des Tieres (Profilansicht) zu beobachten (Vitalfärbung mit Neutralrot!).

Der auf den kurzen Vorderdarm oder Schlund folgende Mitteldarm (Fig. 2, *md*) endet mit der ventral gelegenen Afteröffnung bereits in der Rumpfregion, und zwar dicht vor dem Rumpf-Schwanzseptum. Bei den 3 Unterarten der *Sagitta elegans* zeigt der Anfangsteil des Mitteldarmes seitliche Falten, die Darmdivertikel.

Das Bauchganglion (Fig. 1; *b*), meist am Ende des ersten Rumpfdrittels, ist in das Körperepithel sattelförmig eingelagert; von vorn empfängt es die Hauptkonnektive, seitwärts und nach hinten strahlen mehrere Nerven aus.

Von den für das Genus *Sagitta* typischen zwei Paar Seitenflossen liegt das vordere Paar ungefähr in der Mitte des gesamten Körpers (z. B. *Sagitta elegans*; Fig. 1). Die Seitenflossen stellen vom Körper senkrecht abstehende, durch besondere Stützstrahlen gefestigte horizontale Stabilisierungsflächen dar, die ähnlich wirken wie die Schlingerkiele der Schiffe. Ihre Stellung am Körper und ihre relative Länge ist systematisch von Bedeutung. Die Insertionslinie der Hinterflossen greift auf die Schwanzregion über.

Die Rumpfmuskulatur zeigt keine Ausbildung als Hautmuskelschlauch; es sind lediglich je 2 dorsale und ventrale Längsmuskellagen vorhanden, die sich seitlich meist nicht berühren und hier die sogenannten (nur vom Epithel gebildeten) „Seitenfelder“ bilden, an denen die Seitenflossen sich befestigen. Transversale Muskelzüge, die das Rumpfzölom schräg durchsetzen, kommen bei der Gattung *Sagitta* nicht vor. Der Darmkanal ist an einem zarten Mesenterium aufgehängt.

Organe der Blutzirkulation konnten bisher für die Pfeilwürmer nicht nachgewiesen werden; desgleichen scheinen besondere exkretorische Organe zu fehlen.

Der weibliche Anteil des zwittrigen Geschlechtsapparates der Chätognathen ist im Cölom des hinteren Rumpfabschnittes gelegen (Fig. 1; ♀). Die Länge der beiden lateralen Ovarialschläuche hängt von dem Grade der geschlechtlichen Reife des Tieres ab. Außen liegt der weiblichen Keimdrüse ein englumiger Kanal dicht an; in seinem Lumen beobachtet man am lebenden Objekt meist große Massen von lebhaft sich bewegenden Spermien. Der Kanal ist somit, wenigstens in

seinem hinteren Abschnitt, als Receptaculum seminis anzusprechen. Außerdem soll dieser Gang der Ausführung der abgereiften Eier dienen, also als Ovidukt.

Schwanzabschnitt. — Der konisch nach hinten spitz auslaufende dritte Körperabschnitt eines Pfeilwurms ist durch das Rumpf-Schwanzseptum völlig von dem übrigen Körper abgetrennt. Da der Darmkanal bereits im Rumpfssegment endet, läuft in der Schwanzregion das Mesenterium ununterbrochen von der Dorsal- zur Ventralseite. Die verschiedene Gestalt aufweisende Schwanzflosse zeigt, in gleicher Weise wie die Seitenflossen, horizontale Einstellung (Fig. 1). Die Stützelemente der Schwanzflosse sind radiär ausstrahlend angeordnet.

An inneren Organen enthält die Schwanzregion nur die männlichen Geschlechtsorgane nebst deren Ausführungsgängen. Die eigentlichen Hoden liegen in der Nähe des Rumpf-Schwanzseptums; im Schwanzcöloin sieht man meist verschiedene Stadien der Spermio-genese in eigenartig zirkulierender Bewegung. Die eigentlichen Samenleiter stellen lateral gelegene, kurze Gänge dar. Aus ihnen gelangen die reifen Spermien zur Zeit der Geschlechtsreife in die dem Schwanz äußerlich anhaftenden, oft halbkugelig vorgewölbten Vesiculae seminales (Samenblasen; Fig. 1; *vs*).

Geweblicher Aufbau. — Als histologische Besonderheit für eine Evertbratengruppe ist die stellenweise (am Collerette) auftretende, Mehrschichtigkeit der Epidermis anzusehen; aus diesem Befund wurden verwandtschaftliche Beziehungen der Chätognathen zu den Vertebraten hergeleitet.

Erwähnenswert ist noch die Tatsache, daß die Kopf- und Rumpfmuskulatur eine typisch ausgeprägte Querstreifung aufweist; die blitzschnellen Bewegungen der Pfeilwürmer verdanken ihre Möglichkeit dieser histologischen Differenzierung der kontraktile Elemente.

Vorkommen und Verbreitung Über die Verbreitung und Abgrenzung der in unserem Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Arten läßt sich nach dem augenblicklichen Stande unserer Kenntnis kaum ein zusammenfassender Überblick geben. Weitere planmäßige tiergeographische Untersuchungen in ökologischer und regionaler Hinsicht wären in Anbetracht der großen Bedeutung der in allen Meeren so häufigen Chätognathen für die praktische Meeresforschung sehr erwünscht.

Noch nicht abgeschlossene Arbeiten in dieser Richtung werden in absehbarer Zeit von der Staatlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland herausgebracht. Sehr erschwert wird die Bearbeitung großer Fänge durch die oben geschilderten Schwierigkeiten der schnellen systematischen Diagnose. In den älteren Arbeiten herrscht daher noch eine große Unklarheit in der Nomenklatur, durch die eine Vergleichbarkeit der Resultate fast unmöglich gemacht wird. Die folgenden wenigen Angaben lehnen sich an die Arbeiten von APSTEIN, RITTER-ZAHONY und MIELCK an. (Für Beifügung einer Verbreitungskarte ist der Stand der Untersuchungen noch nicht reif genug.)

1. *Sagitta setosa* J. Müll. — Häufig im Kanal, in der gesamten Nordsee, ferner im Skagerak und Kattegat. Im allgemeinen Oberflächenform.

2. *Sagitta elegans elegans* Verrill. — Bis S von Island nachgewiesen; Kanal, Nordsee, Skagerak; außerdem im Atlantik und vielleicht auch im Pazifik bis zum Eismeer; in der Ostsee bis Brüsterort bekannt. Für die deutsche Nordsee berechnete APSTEIN ein Minimum an Individuen für den V., ein Maximum für den XI.; Hauptzeit von VIII. bis II. Verbreitung von der Oberfläche bis zur Tiefe (ältere Tiere mehr in der Tiefe).

3. *Sagitta elegans arctica* Aur. — Ihre Abgrenzung von *S. elegans elegans* ist schwierig (s. S. VII. b 4). Vorkommen wahrscheinlich von $81^{\circ} 14' N$ bis zum Skagerak und nördlichen Kattegat. Meist in tieferen Wasserschichten, aber auch an der Oberfläche.

4. *Sagitta elegans baltica* Ritt.-Zäh. — MIELCK fand diese Ostseeform ausgewachsen nur in Tiefenschichten. Die unterste Grenze des Salzgehaltes, bei dem *S. elegans baltica* noch nachgewiesen wurde, liegt bei 11.47‰ (Danziger Bucht).

5. *Sagitta maxima* Conant. — Diese kosmopolitische Form wurde vereinzelt in der Norwegischen Rinne und im westlichen Skagerak gefunden. Sie lebt in größeren Tiefen, jedenfalls unterhalb der Lichtgrenze.

6. *Eukrohnia hamata* Möb. — Kosmopolitische Art. In unserem Abschnitt nachgewiesen im Skagerak, in der Norwegischen Rinne und in der tieferen nördlichen Nordsee. Sie fehlt in der übrigen flachen Nordsee, im Kanal und O vom Kattegat an. *E. hamata* ist eine Kaltwasserform; in wärmeren Meeren lebt sie in der Tiefe, nur in polaren Regionen (arktisch und antarktisch) kann sie an die Oberfläche emporsteigen.

Alle Angaben über horizontale und vertikale Verbreitung, die Verteilung der einzelnen Altersstufen auf die verschiedenen Tiefen sind noch zu vereinzelt, um allgemeine Schlußfolgerungen ziehen zu können.

Bewegung Die einzelnen Bewegungsphasen des Chätognathenkörpers lassen sich sehr gut makroskopisch an frisch gefangenen Tieren, z. B. an der bei Helgoland so häufigen *Sagitta setosa* (auf die sich die nachstehenden, bisher unveröffentlichten Beobachtungen beziehen), beobachten. Die Mehrzahl der Tiere befindet sich meistens im Wasser schwebend in Ruhestellung; je nach der Zeit, die nach dem letzten aktiven Bewegungsimpuls verstrichen ist, liegen die Pfeilwürmer — horizontal oder in verschieden stark geneigter Einstellung zur Horizontalen — völlig ruhig, geradegestreckt, im Wasser, oder sie zeigen noch Resterscheinungen des vorausgegangenen Zusammenschnellens in Gestalt langsam ausklingenden Vorwärtsgleitens nach vorn, schräg aufwärts oder schräg abwärts. Der Körper der Chätognathen zeigt, je nach der Art, verschieden starke Rigidität infolge des Binnendruckes der Leibeshöhlenflüssigkeit und des Grades der Ausbildung der Muskulatur („schlaffe“ und „straffe“ Arten).

Die Starrheit des Körpers, unter Wahrung einer gewissen Elastizität, spielt bei der eigenartigen Bewegungsart der Pfeilwürmer eine große Rolle. Tiere in völliger Ruhelage sinken im allgemeinen langsam ab, da sie etwas schwerer sind als das sie umgebende Wasser. Die Absinkungsgeschwindigkeit ist abhängig von der Stellung des Körpers nach Aufhören der Wirkung des letzten Bewegungsimpulses. Individuen, die nach der letzten Längsmuskelkontraktion und nach Abklingen des dem Körper verliehenen Schwunges zufällig senkrecht oder \pm schräg im Wasser schweben, sinken naturgemäß schneller zu Boden als bei Beginn der Ruhelage horizontal liegende Tiere, da die die Absinkungs-

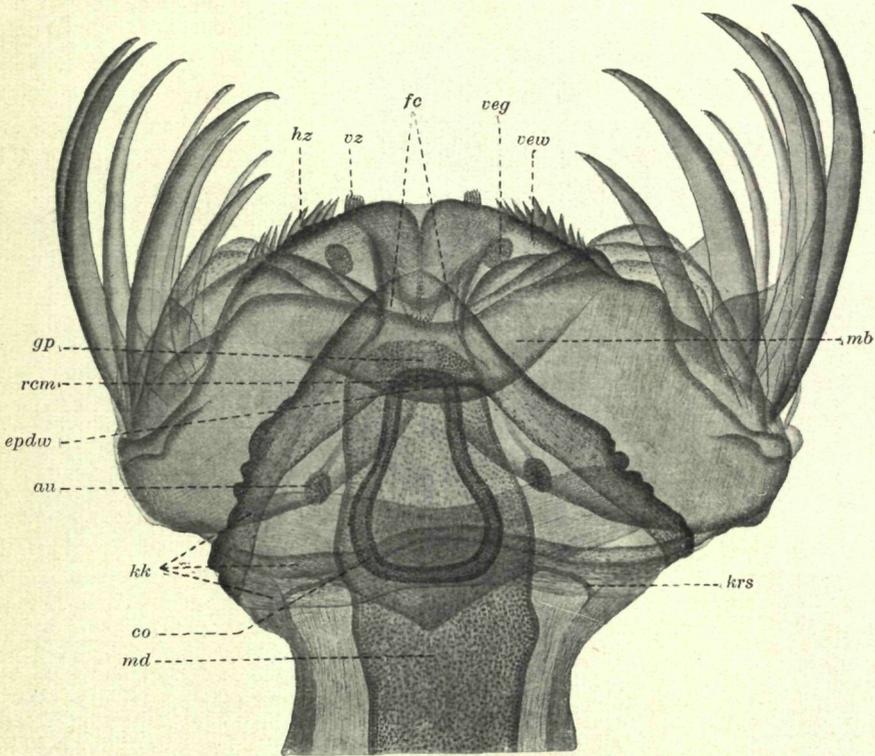


Fig. 5. Kopf und Hals der *Sagitta hexaptera* (Mittelmeer), von der Dorsalseite; Präputium ganz zurückgestreift; Greifhaken in Fangstellung; Kopfbasis durch Drehung der Lateralspangen verbreitert. — Etwa 57:1. Zeichenerklärung im Text. — Original.

geschwindigkeit wesentlich abbremsenden Flossen nicht zur Wirkung kommen können. Beginnt das bewegungslose Absinken aus der horizontalen oder annähernd wagerechten Lage, so ändert sich die Körperlage fortwährend langsam, weil die das Niedersinken aufhaltenden Flossensäume (Stabilisierungsflächen) in der hinteren Körperregion

liegen oder doch wenigstens in den beiden letzten Körperdritteln. Das stabilisierungsflächenfreie Vorderende mit dem relativ schweren Kopf hat das Bestreben, schneller abwärts zu sinken; es resultieren also Drehbewegungen mit dem Kopf nach unten, gleichgültig, ob in der Ausgangslage die Dorsal- oder Ventralseite nach oben gekehrt war.

Geht das Absinken aus der Vertikalen vor sich, so wird die Körperlage nicht verändert, da die Flossen dann ja keine Druckwirkung auf das umgebende Medium ausüben können. In dieser Stellung erfolgt die Abwärtsbewegung wohl gleich oft mit dem Kopf oder mit der Schwanzflosse voran.

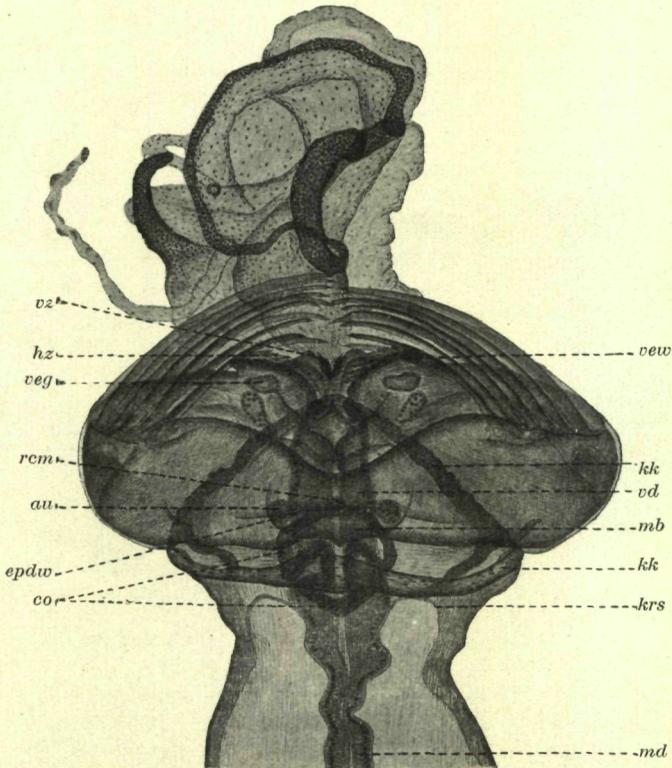


Fig. 6. Kopf und Hals der *Sagitta enflata* (Mittelmeer), von der Ventralseite gesehen; stark verbreiterte Kopfbasis infolge der Fangbewegungen: die Greifhaken haben eine Meduse ergriffen und sind in das Beuteobjekt eingeschlagen. Etwa 57:1. Zeichenerklärung im Text. — Original.

Der Körper der Chätognathen zeigt, abgesehen vom Kopf, Torpedoform, die als sehr gute Anpassung an das pfeilartige Vorwärtsschnellen durch das Wasser erscheint. Bewegungshemmende Vorsprünge des Körpers finden sich nur am Vorderende, am Kopf (die Vesiculæ semi-

nales kommen kaum in Betracht): seitlich die großen Muskelwülste und die Greifhaken, dorsal der das Gehirn enthaltende Epidermiswulst (Fig. 3; *epdw*). Wie Fig. 8 A zeigt, überzieht die Kopfkappe (Präputium) bei der Ruhestellung der Greifhakensysteme das Vorderende des Kopfes völlig; sie läßt nur ventral eine kleine, kreisförmige Öffnung frei (Begrenzung durch den sphinkterförmigen *Musc. protractor praeputii*). Es ist eine wesentliche Funktion der Kopfkappe, das Vorderende des Chätognathenkörpers möglichst glatt zu gestalten und bewegungshemmende Vorsprünge zu überdecken.

Alle durch die alternierenden Kontraktionen der dorsalen und ventralen Längsmuskelbänder in der Vertikalebene hervorgerufenen, wellenförmigen Bewegungen des Körpers bewirken immer ein Vorwärts-schnellen mit dem Kopfe voran. Die Muskelkontraktionen erfolgen so schnell, daß ihr genauer Verlauf mit bloßem Auge nicht verfolgt werden kann. Das Auge nimmt nur ein \pm intensives Zittern des Körpers und Schwingen des Vorder- und Hinterendes um eine oder mehrere Ruhelagen (Knotenpunkte) wahr. Nach der Dilatation der dorsalen und ventralen Längsmuskelbänder stellt der Körperturgor die geradegestreckte Ruheform wieder her.

Sämtliche Bewegungen erfolgen ruckartig und stellen sich als schnell aufeinanderfolgende Zuckungen dar. Obwohl infolge des starken Binnendruckes und der damit verbundenen Prallheit des Körpers kein eigentliches Schlingeln zustande kommen kann, liegt doch eine wellenförmige Bewegungsart vor, und zwar charakterisiert durch sehr große Wellenlänge und sehr geringe Wellenhöhe.

Das Resultat der Bewegung ist ein kurzes, sprunghaftes Vorwärts-schnellen des Körpers. Es lassen sich unschwer verschiedene Intensitätsgrade der Bewegung unterscheiden:

- 1) Ein kurzes, einmaliges, ruckartiges Auf- und Abschnellen des Hinterendes; Resultat: Vorwärtsbewegung des Tieres um einen geringen Betrag, ungefähr $\frac{1}{2}$ bis 1 cm. Diese kurzen, wenig intensiven Kontraktionen, vorwiegend des Hinterendes, folgen häufig in Abständen von wenigen Sekunden. Sie kompensieren das langsame Absinken und halten also in ihrer Gesamtheit das betreffende Individuum ungefähr in gleicher Wassertiefe. Ist das Tier beim Absinken in eine Lage mit dem Kopf nach abwärts geraten (s. S. VII. b 16), so wird durch diese kleinen Ausgleichbewegungen geringer Intensität nach 2 bis 3 Schlägen oft wieder eine Einstellung mit dem Kopf nach aufwärts (schräg oder senkrecht) erzielt.
- 2) Starke Kontraktionen der Körpermuskulatur. — Sie erfolgen in größeren Zeitintervallen und bewirken eine bedeutendere Ortsbewegung, bei jüngeren Individuen von *Sagitta setosa* z. B. bis 5 cm, bei älteren bis ungefähr 8 cm. Diese intensiven Bewegungsimpulse werden auch beim Fang der Beute angewandt.

Für aktive horizontale Wanderungen ist den Bewegungsmöglichkeiten des Chätognathenkörpers keine Bedeutung beizumessen. Tägliche vertikale Bewegungen in Abhängigkeit von Helligkeitswechsel sind für einige Arten festgestellt und bereits genauer untersucht worden.

So stellte MICHAEL Untersuchungen über die täglichen vertikalen Wanderungen der *Sagitta bipunctata* (Quoy & Gaimard) der San Diego-Region an. Die optimalen Bedingungen liegen für diese Art unter den dort obwaltenden Verhältnissen bei einer Tiefe von 27 bis 36 m. Es ließen sich aufsteigende Bewegungen dieser Art zur Wasseroberfläche feststellen sowohl bei Sonnenuntergang als auch bei Sonnenaufgang, weil eben zu diesen Zeiten an der Oberfläche eine ähnliche Lichtintensität herrscht wie in der optimalen Tiefe von 27 bis 36 m während des ganzen Tages. Ein Verweilen der Tiere in größerer Zahl an der Meeresoberfläche kann eintreten, wenn hier hinsichtlich der Temperatur und des Salzgehaltes annähernd die Bedingungen des Tiefenoptimums vorliegen (15.9 bis 17.5° C und Salzgehalt von etwa 33.6‰). Der periodischen täglichen Änderung der Lichtintensität scheint für die vertikale Wanderung eine größere Bedeutung zuzukommen als der Temperatur und dem Salzgehalt.

Physiologie Die Pfeilwürmer sind in Bezug auf ihre Beuteobjekte wenig wählerisch; Nahrungslieferanten finden sich in sehr verschiedenen Tiergruppen. Am häufigsten werden Kopepoden, die Larven von Dekapoden und viele andere planktonisch lebende Organismen der

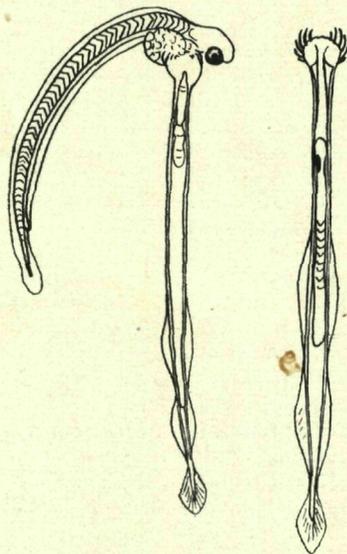


Fig. 7.
Sagitta bipunctata, beim Ergreifen (links)
und Verdauen (rechts) von Heringslarven.
Nach M. LÉBOUR.

kräftigen Mundbewaffnung der Räuber zum Opfer fallen. Der Freßvorgang kommt relativ selten zur Beobachtung; Fig. 6 zeigt eine soeben mit den Greifhaken erfaßte kleine Meduse (*Sagitta enflata* Grassi); Fig. 7 demonstriert die Ergreifung und weitere Verarbeitung sehr großer Beutetiere, nämlich junger Heringslarven.

Die Bewegungen der Greifhakensysteme haben sehr starke Gestaltveränderungen des ganzen Kopfes zur Folge; am konservierten Material findet man meist nur das Stadium der eben zurückgezogenen Kopfkappe (Fig. 2). Am lebenden Objekt lassen sich die komplizierten Bewegungen der Kopf Muskulatur leicht durch Zusatz von einigen Tropfen stark verdünnter vitaler Farbstofflösung, z. B. Methylgrün, hervorrufen. Die Fig. 2, 5 und 6 zeigen 3 verschiedene Phasen der Greifhaken-tätigkeit und der damit verbundenen Kopfdeformierungen, allerdings bei 3 verschiedenen Arten. Fig. 5 zeigt die Hakensysteme in voller Bereitschaft, ein Beuteobjekt zu ergreifen; das Präputium ist bereits ganz zurückgestreift (*kk*). Man beachte die Anordnung der Haken-

spitzen in einer sehr regelmäßigen Kurve (KRUMBACH), etwa vergleichbar den gespreizten Fingern der etwas geöffneten Faust. Diese Art der Hakenspreizung stellt in mechanischer Beziehung ein Wirksamkeits-Optimum dar. In Fig. 5 sind die Muskelmassen an der Hakenbasis schon leicht nach außen verlagert, und die Lateralspangen bilden schon mehr als einen rechten Winkel miteinander. Fig. 6 zeigt die nach der Ergreifung der Beute wieder dicht zusammenliegenden Hakensysteme, sie sind nach der Mundöffnung zu eingeschlagen. Der Kopf ist infolge der nunmehr fast in einer Geraden liegenden Skelettplatten und der ihren Bewegungen folgenden großen Muskelmassen an der Basis mächtig verbreitert und weist ein völlig anderes Aussehen auf als in der Ruhestellung (Fig. 2).

Die weitere Bewältigung der Beute geschieht nun derart, daß die sensenförmigen Greifhaken mit der gefaßten Beute bis in das Vestibulum

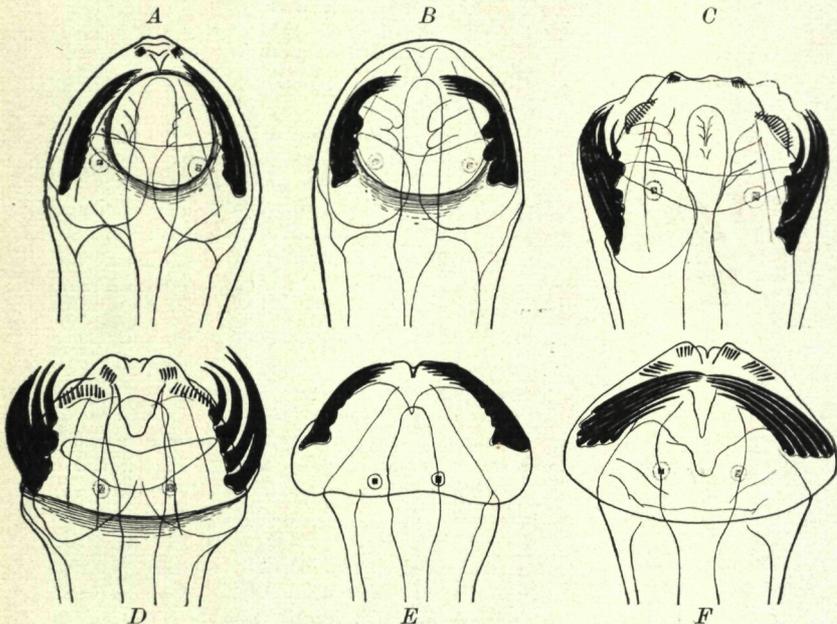


Fig. 8. *Sagitta setosa*. Sechs verschiedene Stadien (A bis F) der Greifhakenbewegungen und des Zurückstreifens der Kopfkappe: Haken schwarz. — Nach dem Leben skizziert. Original.

eingeschlagen werden, wodurch das Nahrungsobjekt gewissermaßen in den Mund „hereingestopft“ wird. Ein Entrinnen aus dem Zugriff der spitzen Hakenapparate dürfte um so weniger gelingen, als die Reihen der Vorder- und Hinterzähne in der Endphase der Bewegung durch ihre ebenfalls veränderte Stellung als *Widerhaken* wirken (Fig. 6; *vz*, *hz*): sie lassen die Beute wohl durch die erweiterte Mundöffnung eindringen, verhindern aber das Hinausgleiten.

Die Dehnungsfähigkeit des Mundes und des Vorderdarmes muß recht beträchtlich sein, wenn die Sagitten Beutetiere verschlingen, die ihre eigene Körpergröße erreichen (s. in Fig. 7 die Heringslarve) oder sogar überschreiten. Das Verzehren von jüngeren Artgenossen ist ebenfalls berichtet worden.

Der genauere Ablauf der Bewegungsphasen der Kopfbewaffnung ist in den Skizzen Fig. 8 A bis F nach dem lebenden Objekt (*Sagitta setosa*) dargestellt (es liegt nicht überall das gleiche Individuum vor). Die sehr schnellen Bewegungen erschweren die Wiedergabe der einzelnen Stadien sehr. Fig. 8 A zeigt die völlig (bis auf eine kreisförmige Öffnung) über den Kopf gezogene Kappe. Die Konturen der Hauptmuskeln, durch RITTER-ZÁHONY im einzelnen genau durchgearbeitet, des Vorderdarmes, der Augen und des Colletterie sind angedeutet; Haken und Zähne sind tiefschwarz dargestellt.

1) Ruhephase: Fig. 8 A;

2) Phase des Zurückstreifens des Präputiums: Fig. 8 B und 8 C;

3) Phase des Spreizens der Hakensysteme Fig. 8 D (es kommt vor, daß die Haken und Skelettplatten [Lateralspangen] einer Seite für sich gespreizt und eingeschlagen werden);

4) Phase des Einschlagens und wieder Schließens der Haken mit gleichzeitiger Kopfverbreiterung: Fig. 8 E und 8 F.

In Fig. 9 ist *Sagitta setosa* in halbschräger Seitenansicht dargestellt, um die fast ganz zurückgestreifte Kopfkappe zu zeigen und die hier auf der linken Seite stärker geförderte Spreizung der Haken.

Über die Physiologie der Verdauung, Verdauungsdrüsen usw. ist nichts bekannt. Anhangsorgane des Darmes fehlen.

Die Aufnahme des im Seewasser gelösten Sauerstoffs erfolgt durch die ganze Körperoberfläche; besondere Organe der Atmung sind nicht vorhanden; desgleichen ist ein besonderes Zirkulations- und Exkretionssystem nicht nachgewiesen.

Am Chätognathenkörper harren noch eine ganze Reihe von Organen der Klärung ihrer funktionellen Bedeutung; hierher gehören die

Vestibularorgane (Vestibularwülste und Vestibulargruben), die Corona ciliata und das dicht hinter dem Gehirn gelegene Retrocerebrorgan (Fig. 2, 3; *rc*, *rcm*).

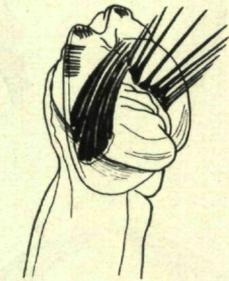


Fig. 9.

Kopf und Hals der *Sagitta setosa*, halbschräg von der rechten Seite.

Die Greifhaken der linken Seite sind stärker gespreizt als die der rechten; Präputium fast ganz zurückgestreift. — Skizze nach dem Leben. — Original.

Sinnesleben

Die dorsal hinter dem Gehirn, dicht unter dem Körperepithel gelegenen Augen fallen am lebenden Objekt durch die für jede Art typische Anordnung des tiefschwarzen Pigmentes auf. Der komplizierte Bau wurde von HESSE näher untersucht (an *Sagitta hexaptera*). Es handelt sich jederseits um 5 verschmolzene, nach verschiedenen Richtungen des Raumes orientierte invertierte „Pigmentbecherzellen“, die

von einer gemeinsamen Hüllmembran umschlossen werden. Sehzellen, Stäbchen, Neurofibrillen und zu einem Nervus opticus zusammen-tretende Nervenfasern sind nachgewiesen (Fig. 2). Ein „Bild“ kann von diesen Augen nicht erzeugt werden; wohl können aber verschiedene Lichtintensitäten und die Richtung der auftreffenden Strahlen unterschieden werden.

Das übrige Sinnesleben der Chätognathen ist noch sehr wenig bekannt; es ist vorläufig verfrüht, die oben genannten Organe unbekannter Funktion mit irgendwelchen Sinnesgebieten in hypothetische Beziehung zu bringen.

Fortpflanzung Die Fortpflanzung der Chätognathen ist eine rein geschlechtliche. Rumpf- und Schwanzcölom der zwittrigen Tiere sind zur Zeit der Geschlechtsreife oft prall von den stark angeschwollenen Keimdrüsen (Ovarien, Hoden) angefüllt.

Für die Gattung *Sagitta* ist freie Eiablage charakteristisch. Sagitteneier (Größe um 0.4 mm) finden sich häufig in großen Mengen im Plankton verschiedener Tiefen. Es scheint innere Befruchtung vorzuliegen; genauere Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Chätognathen stehen noch aus. Über die Eiablage von *Eukrohnia* s. S. VII. b 6.

Entwicklungsgeschichte Die runden, durchsichtigen, ziemlich dotterreichen Eier der Pfeilwürmer zeigen eine Dottermembran und eine äußere „Gallertschicht“. Trotz des reichlichen Gehaltes an im Leben sehr klaren, rundlichen Dotterkugeln macht die befruchtete Eizelle eine total-äquale Furchung durch. Die Blastula weist sehr regelmäßige Gestalt auf und ist durch hohe prismatische Zellen gekennzeichnet. Durch einen typisch verlaufenden Invaginationsvorgang, der die Furchungshöhle bis auf einen sehr feinen Spalt zusammendrängt, entsteht die Gastrula; schon sehr bald fallen am Grunde des Urdarms 2 große Zellen auf (dem Blastoporus gerade gegenüber), die die Anlage der späteren Geschlechtsorgane darstellen. Diese beiden Zellen teilen sich später, so daß 4 aus der Urdarmwandung nunmehr in die Urdarmhöhle verlagerte Genitalzellen vorliegen, die Anlagen der beiden Ovarien und der beiden Hoden.

Zu den wichtigsten Kennzeichen des Entwicklungsverlaufes gehört weiterhin die Entstehung des mittleren Keimblattes (des Mesoderms) durch Abfaltung vom Urdarm, eine Bildungsart der sekundären Leibeshöhle, wie sie auch dem *Amphioxus* und den Vertebraten zukommt. Die beiden von vorn nach hinten auswachsenden Urdarmfalten schieben die Anlage der Geschlechtsorgane vor sich her; es erfolgt eine Streckung des Embryos in der Längsrichtung, der Urmund schließt sich, und am vorderen Ende bricht die definitive Mundöffnung durch (Deuterostomie!) unter Bildung einer ektodermalen Vorderdarneinstülpung. Der mittlere der 3 durch die beiden Urdarmfalten gebildeten Divertikel bekommt als Mitteldarmanlage auf diese Weise eine Verbindung mit der Außenwelt. Auf die weitere Entwicklung kann hier nicht eingegangen werden; sie enthält noch mancherlei zu klärende Phasen, z. B. die endgültige Diffe-

renzung des Cöloms im Kopf, die Bildung des Rumpf-Schwanzseptums und die Entstehung der Ausführgänge der Keimdrüsen.

Das die Eihüllen verlassende junge Tier zeigt schon eine fast fertige Ausbildung; es handelt sich also bei den Chätognathen um eine direkte Entwicklung ohne typische Larvenstadien.

Leider ist durch die bisherige Erforschung der Ontogenie der Pfeilwürmer keine Verminderung der systematischen Schwierigkeiten erfolgt; ob diese von der weiteren Analyse der postembryonalen Entwicklung erwartet werden kann, erscheint zweifelhaft.

Verschiedenes Aus den bisher bekannt gewordenen Daten über allgemeines Vorkommen und regionale Verbreitung lassen sich zusammenfassende Schlußfolgerungen über jährliche Periodizität des schwarmweisen Auftretens der einzelnen Arten noch nicht ziehen.

Da die Systematik sich immer noch mit nur wenigen charakteristischen Artmerkmalen begnügen und sich auf relative Maße usw. beschränken muß, so läßt sich Sicheres über Standorts- und Lokalvarietäten und Rassenbildung im allgemeinen vorläufig noch nicht aussagen. Bereiten doch schon die 3 Unterarten der *Sagitta elegans* hinsichtlich ihrer Trennung in den Übergangsbereichen große Schwierigkeiten. Verständlich ist es daher, daß über die Variabilität der einzelnen wirklich gut definierten Arten noch keine Angaben vorliegen; es ist ja oft schwer genug, die Jugendstadien gemeinsam vorkommender Arten auseinanderzuhalten, weil nicht einmal die Mundbewaffnung usw. in ihrer zahlenmäßigen Zusammensetzung im Laufe der Ontogenie konstant bleibt.

Variationstatistische Untersuchungen, verbunden mit eingehender Korrelationsanalyse, könnten viel zur Klärung der systematischen Schwierigkeiten beitragen; leider ist diese Methodik für die Praxis zu umständlich und zeitraubend.

Über den phylogenetischen Ursprung der systematisch so isoliert dastehenden Gruppe der Chätognathen herrscht, wie aus dem historischen Überblick S. VII. b 2 hervorgeht, noch keine Einmütigkeit; weitere hypothetische Spekulationen werden diese Fragen kaum fördern können.

Hal tung. — Die Chätognathen sind sehr empfindliche Organismen; im Aquarium lassen sie sich meist nur 1 bis 2 Tage lebend erhalten. Die Hauptschädigung erfahren die Tiere wohl schon während des Fanges durch längeres Verweilen in der konzentrierten Organismenmasse im Eimer des Planktonnetzes. Nach WULFF scheinen sie sich im Dunkeln längere Zeit (bis zu 14 Tagen) zu halten; wahrscheinlich spielt die Temperatur ebenfalls eine große Rolle.

Beziehungen zur Umwelt In nicht allzu seltenen Fällen lassen sich in der Leibeshöhle der Chätognathen parasitische Wurmlarven feststellen. Meist handelt es sich um Entwicklungsstadien von Saug-, Band- oder Rundwürmern.

Larvenstadien eines Nematoden (*Ascaris* spec. [jetzt Gattung *Contracecum* Railliet & Henry]) scheinen relativ am häufigsten vor-

zukommen; sie konnten für verschiedene Arten der Gattung *Sagitta* im Rumpfcölole nachgewiesen werden und erreichten maximal fast die halbe Länge des Wirtes. Der Endwirt ist unbekannt.

Parasitische Trematodenlarven wurden bereits 1858 von LEUCKART & PAGENSTECHEK im Körper der *Sagitta bipunctata* aufgefunden; es handelt sich hier um Jugendstadien der Trematoden *Derogenes varicus* (O. F. Müller) und *Pharyngora bacillaris* (Molin). *Derogenes* ist im ausgewachsenen Zustand sehr häufig im Magen vieler Fische zu finden. Es ist von Interesse, daß seine Larve, außer in *Sagitta bipunctata*, noch im Körper des polychäten Anneliden *Harmothoe imbricata* L. vorkommt. Der Parasit sichert seine Fortpflanzung demnach durch 2 verschiedene Zwischenwirte: einen Flachwasserbewohner (den Anneliden) und eine Form des tieferen Wassers (die *Sagitta*).

Pharyngora bacillaris ist ein häufiger Parasit der Makrele (*Scomber scomber* L.). Auch dieser Trematode wird mit seinen Larvenstadien (Cercarien) außer in *Sagitta* noch in anderen Zwischenwirten gefunden, so z. B. in Rippenquallen und in Medusen; außerdem sind freischwimmende planktonische späte Larvenstadien nachgewiesen (LEBOUR) mit charakteristischen Borsten am langen Ruderschwanz. In einem einzigen Fall wurde im Mitteldarm einer *Sagitta* (spec. ?) *Trypanoplasma* bis zu 100 μ Länge gefunden (HOVASSE).

Die Chätognathen sind große Räuber unter den Planktonten; nachgewiesen ist, daß sie auch junge Fischlarven verzehren. Der geringe Schaden an der Fischbrut, den sie hierdurch anrichten, wird sicherlich weitgehend durch den Nutzen kompensiert, den sie selbst infolge ihres so zahlreichen Vorkommens als Nahrungsquelle für Fische bilden.

Schluß Die vorstehenden zusammenfassenden Ausführungen über die wichtigsten Organisationsverhältnisse des Chätognathenkörpers und die Lebensweise dieser Tiere mußten in vielen Punkten lückenhaft bleiben, es mußte sehr oft auf zukünftige Untersuchungen vertröstet werden.

Was die feinere Anatomie und Histologie betrifft, so sind weitere Arbeiten über die ihrer Funktion nach unbekanntem Organe erwünscht: Corona ciliata, Vestibularorgane, Retrocerebrallorgan. In physiologischer Hinsicht stellt die Erforschung der Verdauung, der Exkretion und des Sinneslebens noch weitere interessante Aufgaben.

Die ontogenetische Entwicklung ist vom Gastrulastadium ab unter neueren Gesichtspunkten nachzuprüfen, unter besonderer Beachtung der Organbildung und der Cöloleverhältnisse.

In systematischer Beziehung ist die interessante Sondergruppe der Chätognathen reif zu völliger Neubearbeitung, die sich auf eindeutige — allerdings erst noch aufzufindende — Artmerkmale stützen müßte; erst dann kann eine erfolgreiche Erforschung der tiergeographischen Verhältnisse und der jeweiligen horizontalen und vertikalen Artverbreitung einsetzen.

Literatur

- *BURFIELD, S. T.: *Sagitta* (Liverpool Marine Biology Committee), L. M. B. C. Mem. **28**; 1927.
- *GRASSI, B.: I Chetognathi; in: Fauna Flora Golf Neapel, **5**; 1883.
- HERTWIG, O.: Die Chaetognathen, eine Monographie; in: Jena. Zs. Naturw., **14**; 1880.
- *KRUMBACH, TH.: Über die Greifhaken der Chaetognathen; in: Zool. Jahrb. (Syst.), **18**; 1903.
- KUHL, W.: Das Retrocerebralorgan der Chaetognathen, Untersuchungen an *Sagitta setosa* und *elegans arctica*; in: Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., **38**; 1923.
- MICHAEL, E. L.: Vertical Distribution of the *Chaetognatha* of the San Diego Region in relation to the question of Isolation and Coincidence; in: Americ. Naturalist, **47**. 553; 1913.
- SCHNEIDER, K. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena: G. Fischer 1902.
- VON RITTER-ZÁHONY, R.: Zur Anatomie des Chaetognathenkopfes (Zool. Erg. No. XVI. Ber. Komm. Erforsch. östl. Mittelmeer); in: Denkschr. K. K. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturw. Kl., **84**; 1909.
— *Chaetognathi*; in: Das Tierreich, **29**; 1911.