

II. Pteropoda

von H. HOFFMANN, Jena

Mit 12 Abbildungen

Charakteristik Freischwimmende, an die pelagische Lebensweise angepaßte Opisthobranchier mit oder ohne Schale und mit als Flossen ausgebildeten Parapodien.

Systematik Die Pteropoden werden bald als besondere Klasse neben die Opisthobranchier gestellt, bald diesen als Untergruppe zugeordnet. Daß beide phylogenetisch aufs engste zusammengehören, unterliegt keinem Zweifel, und man muß sowohl die Pteropoden als auch die Nudibranchier und Tektibranchier als gleichgeordnete Stämme der Opisthobranchier ansehen. Immerhin zeigen jene den beiden anderen Gruppen gegenüber beträchtliche, durch das pelagische Leben bedingte Differenzen, so daß sie (auch aus Zweckmäßigkeitsgründen) eine besondere Behandlung verdienen.

In unserem Gebiet finden sich nur 3 Arten, je als Vertreter einer besonderen Familie.

Bestimmungstabelle.

A. Mantel, Mantelhöhle und Schale vorhanden; ein Paar Tentakel
Subordo: *Thecosomata*.

1. Kalkschale sehr dünn, links gewunden, mit Operkulum; Kiemenhöhle dorsal; Kolumellarmuskel ventral; After an der rechten Seite
1. Fam. *Limacinidae*.

Hierher: *Limacina* Cuvier.

L. retroversa Fleming. Schale konisch mit 6 bis 7 undeutlich spiralig skulpturierten Windungen; letzte Windung gleich $\frac{2}{3}$ der ganzen Schalenlänge; Körper purpurn; Schale hyalin; Lg. der Schale etwa 3 mm (s. Fig. 1).

2. Kalkschale symmetrisch ohne Operkulum; Kiemenhöhle ventral; Kolumellarmuskel dorsal; After an der linken Seite

2. Fam. *Cavoliniidae*.

Hierher: *Clio* L.

Clio pyramidata Browne. Schale kalkig, dreieckig, auf der Oberseite mit 5 Rippen, auf der Unterseite mit einer; Farbe der Schale glasig, weiß; der Mantel des Tieres hat metallischen Glanz; Lg. 15 mm (s. Fig. 3 B).

B. Mantel, Mantelhöhle und Schale fehlen; zwei Paar TentakelSubordo *Gymnosomata*.Hierher: 3. Fam. *Clionidae*, mit der Gattung*Clione* Pallas.

Clione limacina Phipps. Körper lang, hinten zugespitzt; ohne Kiemen; Flügel oval-dreieckig, fast so lang wie die Körperbreite. Farbe: rosa, nach hinten zu schwärzlich, Lg. etwa 35 mm (s. Fig. 2).

Eidonomie und Anatomie

Die Thekosomen besitzen entweder einen wohlentwickelten, linksgewundenen (*Limacina*) oder einen bilateral-symmetrischen, nicht gewundenen, flachen (*Clione*) Eingeweidesack mit der entsprechenden Schale, während der gestreckte, äußerlich symmetrische Körper der Gymnosomen nackt und ohne Mantel (Eingeweidesack) ist (Fig. 1, 2). Bei den letzteren ist der Kopf gut vom übrigen Körper gesondert und trägt zwei Paar Tentakel, ein Paar Lippen- und ein Paar meist kleine Nackententakel (Rhinophoren, an deren Basis ein rudimentäres Auge liegt), während bei den Thekosomen der Kopf nur undeutlich gesondert ist und lediglich ein Paar, die den Rhinophoren entsprechenden Tentakel besitzt. Der eigentliche Fuß ist als Kriechfläche stark rückgebildet, die Parapodien aber mächtig entwickelt zu seitlichen Flossen oder Flügeln. Den Gymnosomen fehlt zugleich mit der Schale auch die Mantelhöhle und eine Kieme. Der After liegt vorn hinter der rechten Flosse. Unmittelbar daneben findet sich die Nierenöffnung, der nach vorn hin ein Osphradium folgt, während die Genitalöffnung mehr rechts am Nacken liegt. Aber auch den Thekosomen fehlt, mit Ausnahme der meisten Cavo-liniiden, ein Ktenidium. Die Limaciniden besitzen eine dorsale (vorderständige) Mantelhöhle, in der — von links nach rechts sich folgend — Perikard, Niere, Osphradium und After liegen, während die Decke von einer Mantel-(Hypobranchial-)Drüse eingenommen wird. Die Geschlechts-



Fig. 1. *Limacina retroversa*, Schale.
Nach SARS.

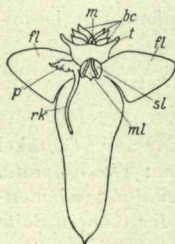


Fig. 2. *Clione limacina*, mit hervorstülptem Penis. bc Bukkalkegel, fl Flosse, m Mund, ml Mittellappen des Fußes, p Penis, rk Reizkörper, sl Seitenlappen d. Fußes, t Tentakel.
Nach BOAS¹

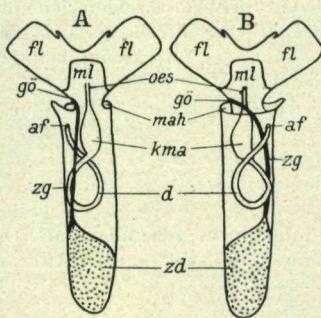


Fig. 3. Schematische Darstellung der Organisationsverhältnisse einer (gerade gestreckt gedachten) *Limacina* (A) und einer *Clione* (B), von der Ventralseite gesehen. — a After, d Darm, fl Flosse, gö Geschlechtsöffnung, kma Kaumagen, ml Mittellappen des Fußes, oes Ösophagus, zd Zwitterdrüse, zg Zwittergang. — Nach BOAS.

dium. Die Limaciniden besitzen eine dorsale (vorderständige) Mantelhöhle, in der — von links nach rechts sich folgend — Perikard, Niere, Osphradium und After liegen, während die Decke von einer Mantel-(Hypobranchial-)Drüse eingenommen wird. Die Geschlechts-

entwickelt zu seitlichen Flossen oder Flügeln. Den Gymnosomen fehlt zugleich mit der Schale auch die Mantelhöhle und eine Kieme. Der After liegt vorn hinter der rechten Flosse. Unmittelbar daneben findet sich die Nierenöffnung, der nach vorn hin ein Osphradium folgt, während die Genitalöffnung mehr rechts am Nacken liegt. Aber auch den Thekosomen fehlt, mit Ausnahme der meisten Cavo-liniiden, ein Ktenidium.

öffnung befindet sich vorn rechts an der Kopfregion. Die Cavoliniiden haben eine im Verhältnis zu der der Limaciniden um 180° gedrehte, ventrale (hintere) Mantelhöhle (Fig. 3), in der dann, dieser Drehung entsprechend, der After links, die anderen Organe rechts liegen; die Genitalöffnung bleibt in ursprünglicher Lage rechts an der Kopfregion.

Ein Spindelmuskel kommt nur den Thekosomen zu, wo er ventral bei den Limaciniden, dorsal bei den Cavoliniiden verläuft, entsprechend der entgegengesetzten Lage des Pallialkomplexes. Vorn teilt er sich in zwei seitliche Äste, die in die Flossen einstrahlen.

Das Nervensystem stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem der Opisthobranchier, speziell der Nudibranchier, überein (S. XII. c 25), nur daß bei den Thekosomen die Konzentration gegen die Ventralseite des Vorderdarmes hin erfolgt.

Sinneswerkzeuge beschränken sich auf ein Paar Statocysten, auf die Tentakel als Sitz von Tast-, bzw. chemischem Sinn und auf ein Paar Augenrudimente.

Der Darmkanal (Fig. 4) beginnt bei den räuberischen Gymnosomen mit einem von sog. Bukkalanhängen bedeckten, vorstreckbaren Rüssel, der den Thekosomen immer fehlt. Am Eingang zum Pharynx finden sich meist gering entwickelte Kieferplättchen. Die Radula (s. S. IX. c 60, Fig. 7) ist bei den Thekosomen schwach ausgebildet, da sie nur aus wenigen Querreihen mit 3 bis 6 Zähnen besteht. Speicheldrüsen sind klein und nur in einem Paar vorhanden; der sackförmige Magen ist bei den Thekosomen durch eine Einschnürung zweiteilig und trägt dann innen an der starken Muskelwand chitinige Kauplatten. Am Magenende mündet eine kompakte Mitteldarmdrüse ein, welche bei den Gymnosomen in zahlreiche Einzelschläuche gesondert ist, die mehr oder weniger getrennt in den Magen münden.

Herz und Gefäßsystem zeigen wieder die typischen Verhältnisse der Opisthobranchier. Die Niere ist ein zartwandiger Sack, der bisweilen der Verbindung mit dem Perikard entbehren soll.

Die Geschlechtsorgane (Fig. 4) sind überall rein zwittrig; die Zwitterdrüse, im oberen (dorsalen) Teil des Eingeweidetasches gelegen, ist bald traubig, bald aus Röhrenfollikeln zusammengesetzt, in denen sich die Eier stets in den peripheren, die Spermien in den zen-

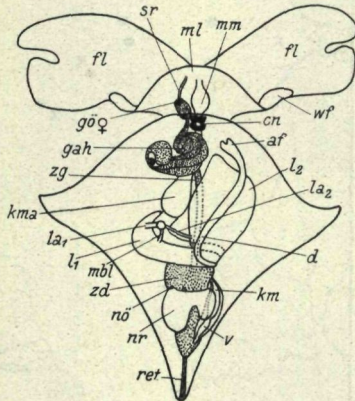


Fig. 4. *Clio pyramidata*, von der Ventralseite gesehen. — af After, cn Zentralnervensystem, d Darm, fl Flosse, gah Genitalanhangsdrüse, gô Genitalöffnung, km Kaumagen, l „Leber“, la Leberausführgang, mbl Magenblindsack, ml Mitteldarmdrüse des Fußes, mm Mundmasse nō Nierenporus, nr Niere, ret Retraktormuskel, sr Samenrinne, v Vorhof, wf Wimperfeld des Fußes, zd Zwitterdrüse, zg Zwittergang. Nach MEISENHEIMER.

tralen Abschnitten der Acini entwickeln. Die Ausführgänge sind nach dem einfachen Typus der Opisthobranchier gebaut, d. h. sie sind monaul (s. S. IX. c 27), und nur die nicht in Nord- und Ostsee beheimatete *Cavolinia longirostris* Lesueur besitzt einen diaulen Genitalapparat.

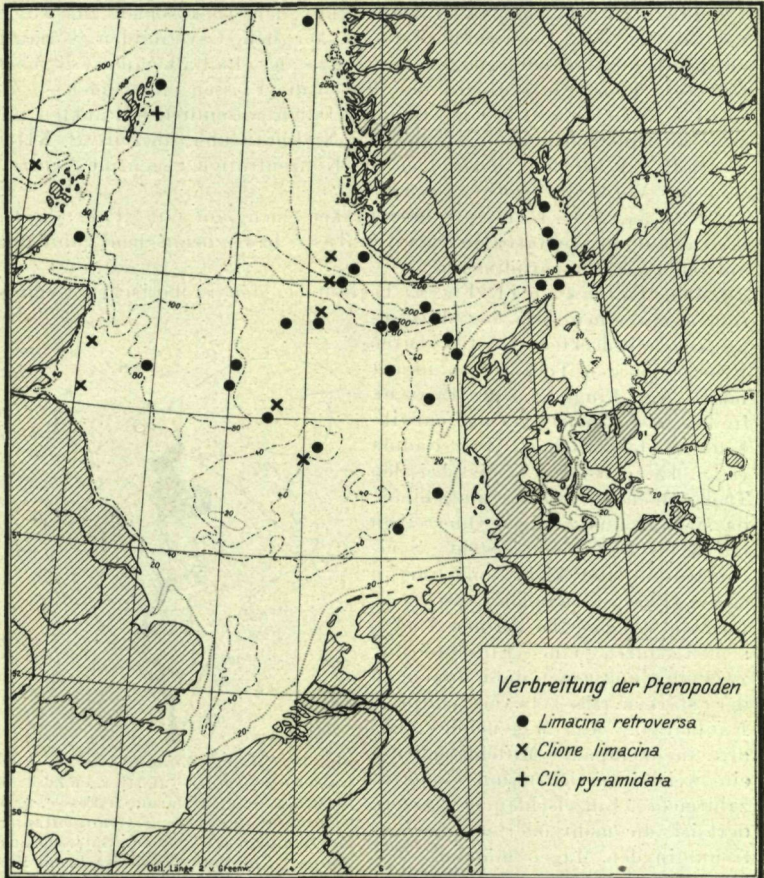


Fig. 5. Verbreitungskarte der Pteropoden.

Vorkommen

Die Pteropoden sind ausschließlich pelagisch lebende Mollusken, deren eigentliches Wohngebiet also die Hochsee ist, wenn sie auch gelegentlich durch Strömungen und Stürme in die Nähe der Küsten verschlagen werden. Im Gebiet der Nordsee finden sich drei Arten, von denen aber nur zwei, *Limacina retroversa* (Fig. 5●) und *Clione limacina* (Fig. 5×), als häufigere Bewohner, die dritte, *Clio pyramidata* (Fig. 5+), nur mehr als Irrgast anzusehen sind. Der

einzig Fundort dieser Art, der in unser Gebiet fällt, liegt an der Ostseite der Shetland-Inseln. Weiter ostwärts bis zum Kattegat gehen nur *Clione limacina* und *Limacina retroversa*, welche letztere einmal sogar (Februar 1884 nach MÖBIUS) pelagisch im äußeren Teil der Kieler Bucht gefunden worden ist. Das scheint der einzige Fall des Vorkommens eines Pteropoden in der Ostsee zu sein, und die Tiere sind demzufolge dort mit Bestimmtheit Irrgäste.

Im allgemeinen scheinen die Pteropoden ziemlich weitgehend von der Wassertemperatur abhängig zu sein. Die weitaus größte Zahl der Arten sind Warmwasserbewohner und gehen kaum über 40° N hinaus; doch sind einige hochgradig eurytherm, so auch *Clio pyramidata*, und gelangen dann oft bis an die Kaltwassergebiete. Bemerkenswert aber ist, daß alle weiter nördlich gelegenen Fundorte der *Clio pyramidata* im Bereiche der Ausläufer des Golfstroms liegen. *Limacina retroversa* ist in der nördlichen Übergangszone (etwa 40° N bis 70° N) endemisch und im wesentlichen auf den Bereich der abgekühlten Gewässer des Golfstroms beschränkt. So wird verständlich, daß sie mit dem bis zum Kattegat reichenden Seitenstrom der nordatlantischen Trift in dieses Gebiet vordringt. *Clione limacina* endlich gehört der arktischen Region an, geht südwärts jedoch bis ins Übergangsgebiet (bis etwa 55° N) hinein.

Inwieweit eine Abhängigkeit vom Salzgehalt besteht, ist nicht ganz klar; doch kann soviel als sicher gelten, daß der geringere Salzgehalt, wie ihn die Ostsee aufweist, schädigend wirkt, da Pteropoden in diesem Gebiet wenigstens in größerer Zahl und östlich von Fehmarn gänzlich fehlen.

Hinsichtlich der vertikalen Verbreitung fehlt es noch an systematischen Untersuchungen. Für *Clio pyramidata* liegen Beobachtungen vor, nach denen die Tiere bis fast 2000 m Tiefe vorkommen. Doch beziehen sich diese Angaben auf das Mittelmeer, das ganz besondere hydrographische Verhältnisse bietet. Im freien Ozean wird diesen Formen durch die Temperatur auch für die vertikale Verbreitung eine ungefähre Grenze gesetzt sein, die für wärmere Meere, insbesondere solche mit warmen Tiefenwasser, etwas tiefer liegen mag als für kältere. Am Rande der Nordsee wurde *Limacina retroversa* bis etwa 300 m gefangen, sonst viel näher der Oberfläche. Im allgemeinen kann man annehmen, daß die Pteropoden nur ausnahmsweise größere Tiefen aufsuchen.

Bewegung Die Fortbewegung der Pteropoden geschieht mit Hilfe der flügelartigen Parapodien, der sog. Flossen. Der Bogen der Flossenspitze beim Schlag ist fast halbkreisförmig, sodaß sich die beiderseitigen Spitzen auf der Dorsal- und Ventralfläche abwechselnd fast berühren (M'INTOSH für *Clione limacina*) und damit das Schlagen recht gut mit der Bewegung von Schmetterlingsflügeln verglichen werden kann. Der feinere Bau der Flossen ist ziemlich kompliziert; im wesentlichen enthalten sie verschiedene Muskelsysteme, die bei Thekosomen z. T. Äste des Kolumellaris sind, bei den Gymnosomen direkt in die Hautmuskulatur des Körpers übergehen. Die starke Aus-

bildung der Muskulatur ist ohne weiteres verständlich, wenn zunächst auch noch unbekannt bleibt, wie die einzelnen Systeme wirken, um eine Bewegung der Flossen herbeizuführen. Für eine nordamerikanische Art, *Clione kincaidi* Kjersch. Agersbg., wird 1 Flossenschlag pro sec angegeben. Mit Hilfe dieser Flossenschläge wird eine Bewegung in horizontaler und geneigter Richtung ausgeführt, wobei der zurückgelegte Weg einer Wellenlinie gleicht. Dabei steht der Körper der Thekosomen leicht schräg, während die Gymnosomen eine vertikale Stellung einnehmen. Werden die Flossen einfach gespreizt, so können sich die Tiere, ohne Bewegungen auszuführen, lange Zeit schwebend erhalten. Angaben, nach denen sich Pteropoden an flottierenden Gegenständen festhalten, indem sie mit Flossen und Fuß eine Art Saugnapf bilden, bedürfen noch sehr der Nachprüfung.

Die Bewegung der Larven, denen die Flossen noch fehlen, geschieht durch (meist 3) Wimperringe, die in verschiedenem Abstand den Körper umgeben. Auch hier fehlt es noch an genaueren Untersuchungen über den Mechanismus dieser Bewegungsart.

Daß Wanderungen in horizontaler Ausdehnung aktiv ausgeführt werden, dafür liegen keinerlei Angaben vor, und es fehlt zur Zeit auch noch an jeglichen Anhaltspunkten für eine solche Annahme. Die Tiere treten zwar fast immer in großen Schwärmen plötzlich an Stellen auf, wo sie vorher fehlten oder nur vereinzelt anzutreffen waren. Doch spricht alles dafür, daß es sich hier um eine passive, meist wohl durch den Strom bedingte Wanderung handelt. So wurde *Clione limacina* im März 1863 „nach einem starken Wind“ zahlreich bei Göteborg an der Westküste von Schweden gefunden, wo sonst nur ganz selten Stücke auftreten (JACOBSON fide ODHNER). — Anders hingegen liegt es mit den periodischen Vertikalwanderungen, die ohne Zweifel aktiv ausgeführt werden. Die Annahme, sie ständen mit regelmäßigen, periodischen, durch Temperaturunterschiede und andere Faktoren bedingten Vertikalströmungen des Wassers zusammen, d. h. sie seien auch passiv, läßt sich nicht aufrechterhalten, da die Periodizität der Pteropodenwanderungen vielfach eine andere ist als die der Wasserbewegung. Die Thekosomen sind tagsüber nie an der Oberfläche des Wassers anzutreffen, und erst mit beginnender Dämmerung und nach Eintritt völliger Dunkelheit kommen sie nach oben, um aber schon gegen Mitternacht wieder zu verschwinden, und nur einzelne verweilen bis zum Morgen. Während also die Thekosomen als reine Nachttiere betrachtet werden müssen, sind die Gymnosomen echte Tagtiere. So fehlt *Clione limacina* nachts stets an der Oberfläche (M'INTOSH). WAGNER gibt für diese Art als hauptsächliche Erscheinungszeit die Stunden von 10 bis 11 a. m. und von 7 bis 8 p. m. an. Mehr als diese dürftigen Angaben besitzen wir nicht, und vor allem fehlt es noch an genaueren Untersuchungen über den Grund dieser Vertikalwanderungen. Es steht zu vermuten, daß Tropismen, namentlich Helio- und Thermotropismus, dabei eine wesentliche Rolle spielen, da amerikanische *Clione*-Arten nachts durch Lampenlicht an die Oberfläche gelockt wurden. Es handelt sich aber doch wohl um ein viel komplizierteres Problem, das noch eine größere Reihe ungelöster Fragen umschließt.

Stoffwechsel

Die Art der Nahrung ist bei den beiden Gruppen der Pteropoden eine durchaus verschiedene. Die Thekosomen nähren sich fast ausschließlich von Protisten, und zwar mehr von Protophyten als von Protozoen. Analysen des Mageninhaltes von *Limacina retro-versa* ergaben nach BOAS als Nahrung vornehmlich Zilioflagellaten (besonders Peridineen und *Dinophys*). Globigerinen finden sich ebenso wie Diatomeen nur spärlich, häufiger aber Kokkosphären und besonders Tintinnen. Gelegentlich bemerkt man auch kleine Metazoen oder Teile derselben im Magen, so junge Artgenossen, kleine Krustazeen u. a. Für *Clio pyramidata* lauten die Angaben ebenso. Ganz im Gegensatz hierzu sind die Gymnosomen reine Fleischfresser. BOAS fand für *Clione limacina* als Hauptbeutetier den Pteropoden *Limacina helicina*, doch mögen in den mehr südwärts gelegenen Gebieten, in denen *L. helicina* fehlt, auch andere Pteropoden oder ähnlich große Planktontiere den Räubern zum Opfer fallen. In der Gefangenschaft konnte *Clione limacina* 6 Tage lang durch Rentierfleisch am Leben erhalten werden (ESCHRICHT). Ganz allgemein dienen also Lebewesen des Planktons zur Nahrung. Über die Menge der auf einmal aufgenommenen Nahrung und über die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme fehlen noch Untersuchungen. Es ist aber wahrscheinlich, daß die oben erwähnten Vertikalwanderungen zugleich Nahrungswanderungen sind. Für amerikanische *Clione*-arten wird angegeben, daß der positive Heliotropismus, der die Tiere zur Oberfläche treibe, nach erfolgter „Sättigung“ negativ würde und sie so zum Herabsteigen in tiefere Wasserschichten veranlasse.

Nahrungsaufnahme. In Anpassung an die räuberische Lebensweise sind die Gymnosomen mit mannigfachen und hochausgebildeten Schlundorganen zum Ergreifen und Festhalten der tierischen Beute ausgerüstet. Ein Schlund oder Rüssel ist bei der für unser Gebiet allein in Frage kommenden *Clione limacina* nur kurz und mäßig ausgebildet und entbehrt der sonst starken Muskulatur fast ganz. Trotzdem kann er ausgestülpt werden, und es treten dann jederseits drei im eingezogenen Schlund an der inneren Seitenwand gelegene Bukkalkegel hervor (Fig. 2), die, mit Nerven reich versorgt, als Sinnesorgane, zugleich aber als Haftapparat dienen, da sich auf den Kegeln Drüsen öffnen, deren klebriges Sekret zum Festhalten der Beute dient. Von besonderer Wichtigkeit für diesen Akt der Nahrungsaufnahme sind jedoch die Hakensäcke (Fig. 6), die aber bereits der dem Schlund nach hinten folgenden Mundmasse angehören. Eine äußere Muskelhöhle, aus einer inneren Längs- und einer äußeren

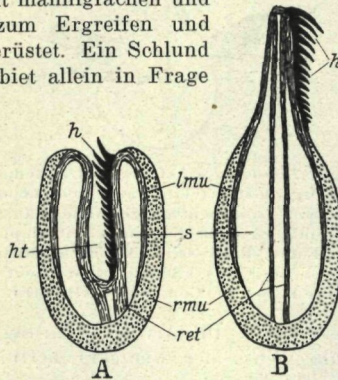


Fig. 6. Schema eines Hakensackes: A in Ruhe, B ausgestülpt. — h Haken, ht Hakensack, lmu Längsmuskeln, ret Taschenretractor, rmu Ringmuskel, s Scheide.

Ringmuskelschicht aufgebaut, umschließt einen inneren, ausstülpbaren Sack, der an der Medianseite mit einer Anzahl starker, leichtgebogener Chitinhaken besetzt ist. Ein kräftiger Muskel verbindet die äußere Hülle mit dem Blindende der inneren und setzt sich in deren Wänden noch fort. Beim Gebrauch wird die innere Hülle handschuhfingerartig ausgeklappt (Fig. 6 B), so daß die Chitinhaken, mit ihren Spitzen nach hinten gerichtet, ein treffliches Halteorgan darstellen, das in den Körper des Beutetieres eingeschlagen werden kann. Kieferplättchen fehlen bei *Clione* gänzlich. Die Radula (Fig. 7) ist wohl ausgebildet, obwohl



Fig. 7. *Clione limacina*, Radula.
Nach SARS.

die Zahl ihrer Zähne je nach dem Alter des Tieres beträchtlich variiert. Der Mittelzahn stellt ein schmales Plättchen dar mit einer scharfen Mittelspitze; die 6 bis 14 Seitenzähne bestehen aus einer kleinen Basalplatte, der ein mächtiger, gekrümmter Haken aufsitzt. Die Zahl dieser Zahnreihen beträgt etwa 28. Daß die Zähne zum weiteren Zerreißen, bzw. zum Festhalten und Einziehen der Beute dienen, ergibt sich ohne weiteres.

Wesentlich einfacher sind die Organe der Nahrungsaufnahme bei den Thekosomen gestaltet. Ein Rüssel fehlt, und die Mundöffnung führt direkt in die Höhle der Bukkalmasse. An ihrem Eingang finden sich die Kiefer, aus zwei an den Seitenwänden der Mundhöhle

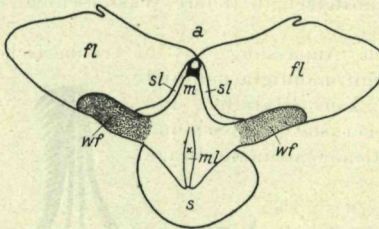


Fig. 8. *Limacina*, schematische Darstellung der Organisationsverhältnisse von Fuß und Flossen. — a lappenförmiger Anhang an der Vereinigungsstelle der beiden Seitenlappen des Fußes, fl Flosse, m Mund, ml Mittellappen des Fußes, s Schale, wf Wimperfeld des Fußes. — Nach MEISENHEIMER.

gelegenen Plättchen bestehend, die aus mehreren hintereinander gelegenen, im Querschnitt zahnartigen Lamellen zusammengesetzt sind. Bei *Clio pyramidata* sind die Kiefer nur sehr schwach ausgebildet. Über ihre Funktion hat man sich wohl vorzustellen, daß beim Kauen die beiderseitigen Platten gegeneinander reiben und so die Nahrung zerkleinern. Die Radula ist hier auch nur gering entwickelt und besteht aus etwa 10 Querreihen mit je 3 Zähnen, einem einspitzigen Mittelzahn und beiderseits je einem hakenartigen Seitenzahn. Die Art der Nahrung macht hier eine wohlausgebildete Radula mehr oder weniger überflüssig. — Für die Nahrungsaufnahme der Thekosomen spielt aber auch der Fuß eine wesentliche Rolle (Fig. 8). Ohne Bedeutung für die Lokomotion, ist er in allen seinen Teilen von einem Flimmerepithel mit dazwischen eingestreuten Drüsen bedeckt. Der Mittellappen ist mit einer Rinne (X) versehen, die sich nach vorn in eine von den beiden wulstförmigen Seitenlappen gebildeten Furche fortsetzt, an deren Vorderende die Mundöffnung liegt. Der Wimperschlag ist gegen den Mund gerichtet und strudelt so die aus Einzellern bestehende Nahrung dorthin.

Die auf diese Weise aufgenommene Nahrung wird nun noch innerhalb des Pharynx vom Sekret der Speicheldrüsen durchtränkt. Untersuchungen, ob bereits dieses Sekret verdauend wirkt, fehlen. Sofern aber ein Schluß von diesbezüglichen Feststellungen bei den Pulmonaten auf die Pteropoden erlaubt ist, würde das Sekret eine rein mechanische Funktion haben, d. h. die Nahrungsteile mit einer schleimigen Hülle umgeben, die das Hindurchgleiten durch den Ösophagus erleichtert.

Die im wesentlichen pflanzliche Nahrung der Thekosomen wird dann im Magen einer erneuten Zerkleinerung unterworfen. Zu diesem Zwecke sind an den Magenwänden weit ins Innere vorspringende Platten im Kreis angeordnet, die etwa rechteckig gestaltet und mit einer Crista und bisweilen gezähneltem Vorderrand versehen sind (Fig. 9). Zu diesen vier Platten treten dann bei *Limacina* dorsal (bei *Clio* ventral) eine fünfte, hintere hinzu, von etwa dreieckiger Gestalt mit nach vorn gerichtetem Spitzenfortsatz (kps), und 4 bis 8 kleinere Zähnnchen (kp_x), die den Kauplatten vorgelagert sind. Bei Gymnosomen fehlen solche Kauapparate durchaus.

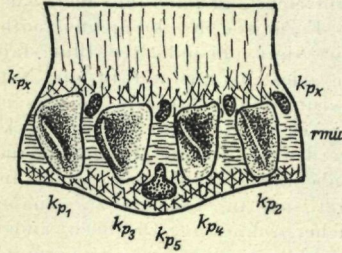


Fig. 9. Cavoliniide, Innenansicht des Magens. — kp Kauplatten, rmu Ringmuskulatur.

Nach MEISENHEIMER.

Über die Verdauung fehlen Angaben; doch dürfen wir vermuten, daß die Mitteldarmdrüse, die fast stets nur in der Einzahl (bei *Clio pyramidata* in der Zweizahl) auftritt, mit ihren Sekreten dabei die Hauptrolle spielt. Bei den Thekosomen kommt zweifellos auch dem Sekret des unmittelbar neben der Mitteldarmdrüse mündenden Darm-(Magen-)Blindsackes eine verdauende Funktion zu.

Assimilation. Inwieweit die Mitteldarmdrüse, ähnlich etwa wie bei *Helix*, zugleich der Resorption der verdauten Nahrung dient, ist zunächst unbekannt. Als sicher kann aber gelten, daß auch der gesamte Dünndarm resorbierend wirkt, da durch auffallend starke Faltenbildung seine (Resorptions-)Fläche sehr vergrößert ist. Das gilt jedoch nicht für die Gymnosomen, bei denen Verdauung und Resorption im Mitteldarm (Magen + „Leber“) stattfinden dürften, da ein Dünndarm gänzlich fehlt. Wir haben hier eine typische Fleischfresser-anpassung vor uns. Über das weitere Schicksal der resorbierten Nahrungsstoffe bei Pteropoden fehlen Untersuchungen; doch dürften sich diese Tiere hier ähnlich wie die Pulmonaten verhalten, auf die jedoch nur hingewiesen werden kann.

Defäkation. Der Enddarm zeigt ein wohlentwickeltes Flimmer-epithel, dessen Elemente analwärts schlagen und so die Fäzes dem After zutreiben. Ob dabei peristaltische Bewegungen unterstützend auftreten, wie gelegentlich angegeben wird, scheint nach neueren Beobachtungen zweifelhaft. Analrüsen fehlen; vielleicht sind aber bestimmte Drüsenfelder in der Umgebung der Afteröffnung als solche anzusprechen. Ihr Sekret mag möglicherweise besonders bei den mit

einer Mantelhöhle versehenen Thekosomen die Bedeutung haben, die Fäzes mit Schleim zu umhüllen und sie so leichter nach außen gleiten zu lassen.

Exkretion. Die Nieren oder Emunktorien der Pteropoden sind einfache dünnwandige Säcke, bald von länglich-dreieckiger (*Limacina*, *Clione*), bald von zweizipfelter Gestalt (*Clio*, s. Fig. 4). Das exkretorische Epithel ist relativ niedrig, und seine Zellen enthalten oft sehr zahlreiche Vakuolen, die aber, wie es scheint, nie die Exkretionsprodukte in Form von Konkrementen enthalten. Daß die Exkretstoffe aus dem die Niere umspülenden Blut stammen, ist sicher; sie dürfen aus ihm in gelöstem Zustand in die Nephridialzellen gelangen. Ob die Entleerung eine merokrine oder holokrine ist, wissen wir noch nicht. Da, wie es scheint, nur flüssige Exkretstoffe in das Nierenlumen entleert werden, so ist die Annahme einer besonderen Vehikelflüssigkeit nicht unbedingt erforderlich. Daß die Exkretstoffe Harnsäure enthalten, läßt sich in Analogie zu genauer untersuchten Gastropoden ziemlich sicher schließen. Ob noch andere Stickstoffprodukte vorkommen, ist unbekannt. Soweit sich vermuten läßt, wird der Emunktorialinhalt periodisch ausgestoßen.

Atmung. Ein besonderes Atmungsorgan fehlt den Thekosomen (mit Ausnahme der Cavoliniden) und den Clioniden unter den Gymnosomen. Bei den ersteren erfolgt der Gasaustausch unmittelbar an den Wänden der Mantelhöhle, die zum größten Teile von einem sehr zarten und abgeflachten Epithel, unter dem direkt die Blutflüssigkeit zirkuliert, ausgekleidet ist. Daß auch die übrige Körperoberfläche bei der Respiration eine Rolle spielt, darf vermutet werden. Bei *Clione* aber ist die gesamte Haut als Ort des Gasaustausches zu betrachten, vornehmlich bestimmte, mit besonders dünnem Epithel versehene Stellen. Über die Physiologie der Atmung wissen wir nichts.

Zirkulation. Das von einem weiten Perikard umschlossene Herz liegt bei *Limacina* und *Clio* links (Fig. 4), bei *Clione* rechts im Körper. Bei *Limacina* ist die Vorkammer nach vorn, der Ventrikel nach hinten gewendet, während *Clio* und *Clione* das Atrium hinter der Kammer haben. Ein einfaches Arteriensystem führt das Blut aus dem Ventrikel in zwei Hauptstämmen nach dem Kopf und dem Hinterkörper, wo es in die allgemeinen Lakunenräume übergeht, aus denen es ohne Vermittlung besonderer Venen wieder dem Vorhof zufließt. Bei den Thekosomen ist ein besonderer Kopf- und Eingeweid sinus ausgebildet, die beide durch verschließbare Öffnungen in dem sie trennenden Diaphragma miteinander kommunizieren. Bemerkenswert ist, daß das Blut stets nur aus dem Kopfsinus in den Eingeweid sinus übertritt und nicht umgekehrt (GEGENBAUR).

Für *Clione limacina* werden 40 bis 55 Herzkontraktionen pro min angegeben. Weitere Angaben über die Physiologie der Zirkulation fehlen. Über das Blut berichtet nur GEGENBAUR, nach dem es eine durchsichtige, wenig Blutkörperchen enthaltende Flüssigkeit ist. Hämocyanin fehlt, und der Gehalt an Proteinen dürfte wie bei den Opisthobranchiern sehr gering, damit die respiratorische Kapazität des Blutes nur äußerst klein, wenn nicht gleich Null sein.

Sinnesleben

Gesicht. Ob wir der gesamten Körperhaut eine optische Funktion zuschreiben können, ist für die Pteropoden noch nicht durch Versuche belegt; doch ist das zu vermuten, besonders da die Augen sehr rudimentär sind. Sie finden sich bei *Clione limacina* an der Spitze der kurzen, höckerartigen hinteren Tentakel als kleine, flachwandige Bläschen, deren höhere Zellelemente am Hinterrand als reduzierte Retinazellen anzusehen sind. Pigmente fehlen stets (Fig. 10). Ob an diese Zellen noch Nerven herantreten, ist nicht ganz sicher; auch dann wird jedoch keine andere optische Funktion möglich sein als ein Hell-Dunkelsehen. Das Gleiche dürfen wir für die Thekosomen vermuten, deren Augen als bläschenförmige Gebilde ebenfalls an der Tentakelspitze liegen. Sie zeigen noch einen von lichtbrechender Flüssigkeit erfüllten Hohlraum, der nach hinten von einem hohen, mehrschichtigen Sinnesepithel begrenzt wird. Pigment scheint nicht regelmäßig aufzutreten. Wenn auch alle wesentlichen Bestandteile eines Auges zu erkennen sind, so wird zweifellos die Funktionsfähigkeit nur sehr gering sein und über eine Unterscheidung von Lichtintensitäten kaum hinausgehen. — Wie schon oben angegeben wurde, scheint die Vertikalwanderung wenigstens zum Teil durch Phototropismus bedingt zu sein.

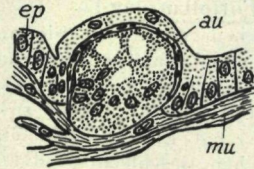


Fig. 10. *Clione limacina*, Schnitt durch das Auge. au Augenkapsel, ep Körper-epithel, mu Muskel.
Nach MEISENHEIMER.

Statischer Sinn. Die Statozysten oder, wie sie oft mit Unrecht bezeichnet werden: die „Otozysten“, liegen als kugelige Bläschen dem Außenrand der Pedalganglien an, und zwar bei den Thekosomen näher dem Zerebral-, bei den Gymnosomen näher dem Pleuralganglion. Ob ihre stark abgeplatteten Sinneszellen Zilien tragen, ist noch nicht sicher nachgewiesen. Die Statolithen im Inneren der Bläschen sind klein und befinden sich in vibrierender Bewegung. In welcher Weise die Reizperzeption erfolgt, bedarf noch der Aufklärung.

Mechanischer Sinn. Besondere, scharf umschriebene Tastorgane sind nicht ausgebildet. Vielmehr kann die gesamte Haut mit ihren eingestreuten Sinneszellen zur Perzeption von Tastreizen dienen. Solche Sinneszellen sind an bestimmten Bezirken, besonders den Tentakeln, gehäuft, sodaß man diese am ehesten als Tastorgane auffassen kann.

Chemischer Sinn. Es ist zu vermuten, daß die Hautsinneszellen zugleich als Chemorezeptoren wirken. Daneben kommen aber auch typische Geruchsorgane vor. Als Respirorezeptor (Atmungsgeruchsorgan) ist ein Osphradium ausgebildet. Dieses liegt bei *Limacina* links und ventral, bei *Clio* rechts und dorsal im vorderen Teil der Mantelhöhle und bei *Clione* auf der Ventralseite des vorderen Rumpfabschnittes. Die mit Zilien versehenen Sinneszellen stehen auf einer schmalen, über das umgebende Epithel erhöhten Leiste. Ihre Aufgabe ist bei den Thekosomen ohne Zweifel die Kontrolle des in die Mantelhöhle eindringenden, bei den Gymnosomen die Prüfung des den Körper umgebenden Wassers, das ja ebenfalls als Atemwasser im engeren Sinne gelten

kann. Ein echtes Geruchsorgan nach dem Typus der Rhinophoren kommt nur den Gymnosomen zu in den sehr kleinen, Augen tragenden hinteren Tentakeln. Dabei bleibt jedoch noch genau zu untersuchen, inwieweit diese Annahme richtig ist, und ob nicht auch den vorderen Tentakeln aller Pteropoden eine Geruchspertzeption zukommt. Als Geschmacksorgan dürfen mit ziemlicher Sicherheit die Bukkalkegel bei *Clione* (s. Fig. 2, *bc*) gelten, die mit zahlreichen Sinneszellen besetzt sind. Bei Thekosomen fehlen solche, und wir können höchstens den in der Umgebung des Mundes liegenden Hautsinneszellen eine Geschmacksfunktion zuschreiben.

Fortpflanzung

Die Pteropoden pflanzen sich nur auf geschlechtlichem Wege fort. Sie sind stets Zwitter, und die Begattung ist, soweit sie beobachtet wurde, eine gegenseitige.

Die Geschlechtsorgane (Fig. 4) beginnen mit einer aus zahlreichen Follikeln zusammengesetzten Zwitterdrüse. Jeder Follikel erzeugt Eier und Samen zugleich, doch so, daß bei *Clio* die männlichen Geschlechtsprodukte peripher, die weiblichen zentral liegen, bei *Limacina* und *Clione* aber gerade umgekehrt. Aus der Zwitterdrüse führt ein dünner Zwittergang zum Komplex der Genitalanhangsdrüsen, der aus Eiweiß- und Schalendrüse, sowie einem Receptaculum seminis besteht, wobei sich freilich die beiden Drüsen äußerlich kaum trennen lassen. Ihre Aufgaben sind einmal die Eier mit Nährsubstanz (Eiweiß) zu umgeben und dann Keim und Eiweiß mit der Schale zu versehen. Der aus diesem Komplex herausführende Gang mündet ohne weitere Differenzierungen im Genitalporus nach außen. Nur bei *Clio pyramidata* ist der Kanal kurz vor der Ausmündung sackartig angeschwollen zu einer Art Begattungstasche. Die Öffnung ist nun in erster Linie weiblicher Genitalporus, insofern als dort die Eier nach außen entlassen werden und andererseits bei der Kopulation der Penis des Partners aufgenommen wird. Allerdings treten auch die Spermien durch diesen Porus, werden aber dabei nicht in das umgebende Wasser ausgestoßen, sondern gleiten in einer Flimmerrinne an der rechten Körperseite nach vorn, um an deren Ende in den Penis übergeführt zu werden.



Fig. 11. *Clione limacina*, in Begattung.
Nach BOAS.

Der „Penis“ ist ein ziemlich umfangreiches, schlauchförmiges Gebilde, das dicht neben dem Mund rechts nach außen mündet. Bei den Thekosomen ist das Blindende mit mehreren Aussackungen versehen, in denen große Stilette liegen, die ein Produkt der drüsigen Wandzellen darstellen. Bei den Gymnosomen *Clione limacina* ist der Penis zweischenklig (s. Fig. 2, *p*); doch fungiert nur der kürzere Schenkel als Begattungsorgan, während der längere vermutlich ein Reizorgan darstellt.

Begattung. Bisher ist nur die Begattung von *Clione limacina* beobachtet worden. Die beiden Tiere legen sich mit den Ventralseiten aneinander und stülpen die Penes aus. Dabei wird nur der kürzere Ast in die Genitalöffnung des Partners eingeführt, während sich der längere als Reizorgan der Ventralseite mit der Spitze nach außen

anlegt (Fig. 11). In welcher Weise er freilich funktioniert, und ob er zunächst allein vorgestülpt wird, um in einer Art Liebesspiel den Partner zu erregen, bleibt noch unbekannt.

Die Dauer der Kopula wird für *Clione* mit 4 Stunden angegeben (KNIPOWITSCH). Die Zeit der Fortpflanzung ist einmal das zeitige Frühjahr und dann wieder der Sommer (Juni oder Juli). Meist findet die Kopula mittags bei hellem, sonnigem Wetter statt.

Über Eiablage und Laichform finden wir für die Arten unseres Gebietes nur wenig Angaben. Wir können aber annehmen, daß sie sich hierin ähnlich wie mediterrane Formen verhalten, über die genauere Beobachtungen vorliegen. Die Eiablage erfolgt etwa 20 bis 24 Stunden nach der Begattung, d. h. also wie diese im Frühjahr und Hochsommer. Die Eier werden in Schnüren, die zu etwa 4 cm langen Klumpen zusammengeballt sind und zahlreiche im Durchmesser etwa 0,2 bis 0,5 mm große, ovale Eier umschließen, abgesetzt. Diese Eischnüre flottieren im Wasser frei umher.

Entwicklungsgeschichte

Die Furchung verläuft nach dem total-inäqualen Typus. Am Ende derselben finden sich bei *Clione limacina* vier von gelblichem Nahrungsdotter erfüllte Makromeren, die von einer großen Anzahl von Mikromeren von oben und der Seite her bedeckt werden. Die Urmesodermzellen gehen aus einer der 4 Makromeren hervor, während sich die übrigen drei zur Bildung der Gastrula einstülpen. Die bei der Entwicklung entstehende Larvenform ist zunächst eine Trochophora, die sich bald in einen typischen Veliger umbildet, der bei den Thekosomen ein mächtiges, bald zweilappiges Velum besitzt, das mit Ausbildung der Flossen dann allmählich rückgebildet wird.

Das Velum der Gymnosomen ist nur einlappig, bleibt nur kurze Zeit erhalten und wird durch drei Wimperkränze ersetzt; gleichzeitig mit dem Velum wird auch die anfangs napf-, später eiförmige Schale abgeworfen. Die Wimperkränze gehen allmählich verloren, sobald die Flossen hervorzusprossen beginnen. Dabei schreitet die Reduktion von vorn nach hinten fort (Fig. 12). Die Lebensweise der Larven ist durchaus pelagisch; doch scheinen sie die Oberfläche meist zu meiden und sich nur in größeren Tiefen (200 m) aufzuhalten.

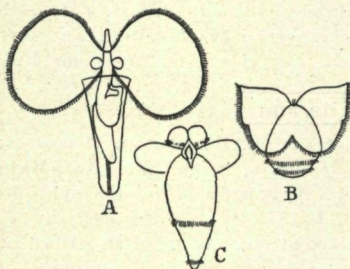


Fig. 12. Larvenformen: A und B [*Clione*], bei B die hintersten Wimperkränze schon angelegt. C ältere Larve von *Clione limacina*. — A, B nach GEGENBAUR, C nach BOAS.

Biologie

Die Pteropoden treten meist in großen Schwärmen auf, ohne daß klar liegt, wie weit solche nicht nur durch äußere Bedingungen (Strömungen u. a.) hervorgerufen sind oder eine Art von Vergesellschaftung darstellen. Die nördlichen Formen der *Clione pyramidata* weichen meist in der Form der Schale und in der Größe von den süd-

licheren ab, so daß dafür eine besondere Varietät begründet worden ist (*angusta* Boas). Spätere Befunde haben aber ergeben, daß diese etwas abweichenden Formen überall auftreten können und also nicht als Rassen, sondern nur als Formen mit relativ großer Variationsbreite angesehen werden können. Es wurde schon oben angedeutet, daß *Olio pyramidata* im Nordseegebiet lediglich als Irrgast zu betrachten ist.

Beziehungen zur Umwelt Wie schon erwähnt, sind die Pteropoden an das Planktonleben angepaßte Opisthobranchier. Sie zeigen in den zu Flossen umgebildeten Parapodien die typischste Anpassung an diese Lebensweise. Andererseits sind die Pteropoden als in der Regel fast durchsichtige Lebewesen sofort als typische Hochsee-(Schwimm-)Tiere gekennzeichnet.

Wir sahen weiter schon, daß sich die Gymnosomen fast ausschließlich von Thekosomen ernähren, sie beide aber vielen Heteropoden als Nahrung dienen und besonders einen wesentlichen Bestandteil der Walnahrung bilden. Die Pteropoden werden deshalb von den Fischern als „Whalaat“¹⁾ bezeichnet, und die Wale folgen den oft riesigen Schwärmen der Pteropoden weithin. Daß daneben viele Fische Pteropoden als Nahrung aufnehmen, ist wohl selbstverständlich. In ihrer Bedeutung als eine der wichtigsten Nahrungsquellen für die pelagischen Nutzfische liegt auch der Wert der Pteropoden für den Menschen.

Literatur

- BOAS, J. E. V.: *Spolia Atlantica; Pteropodernes*. — In: K. Dansk Vidensk. Selsk. Skr., Nat.-Math. Abt. (6) 4, 1886.
 FOL, H.: Sur le développement des Pteropodes.-Arch. Zool. exp. gén., 4, 1875.
 FRENZEL, J.: Arch. Mikr. Anat., 25, 1885.
 GEGENBAUR, C.: Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. — Leipzig 1855.
 *Handbuch der vergleichenden Physiologie (H. WINTERSTEIN). — Jena 1912—1925.
 KNIPOWITSCH, N.: Biol. Centralbl., 16, 1896.
 *MEISENHEIMER, J.: *Pteropoda*. — Wiss. Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exp., 9, Jena 1905.
 —: *Pteropoda*. — In: RÖMER, F. & F. SCHAUDINN, Fauna Arctica, 4, Jena 1906.
 *ODHNER, H.: *Pteropoda*. — K. Svensk. Vedensk. Handl. 41., 1907.
 WAGNER, N.: Die Wirbellosen des Weißen Meeres. — Leipzig 1885.

1) „Flueaat“ besteht fast ausschließlichs der unserem Gebiete nicht angehörenden *Limacina helicina*.