

Pelagische Polychätenlarven.

2. Zur Biologie der atlantischen Hochseeformen.

Von Prof. Dr. Valentin Häcker in Freiburg im Breisgau.

Im Herbst 1896 ist mir im Auftrag von Herrn Geheimrat Hensen und durch Vermittlung von Herrn Dr. Apstein das Wurmlarven-Material der deutschen Plankton-Expedition zur Bearbeitung übersandt worden. Eine vorläufige Sortierung und Zählung desselben war bereits durch Herrn Dr. Apstein vorgenommen worden und außerdem fand ich bereits den größeren Teil des Materials in Canadabalsam oder Glycerin eingeschlossen vor: es war mir daher, Dank diesen Vorarbeiten, die Aufgabe erheblich erleichtert, mich in diese Formenwelt hineinzuarbeiten. Die Resultate der Untersuchungen werde ich in nächster Zeit in den „Ergebnissen der Plankton-Expedition“¹⁾ vorlegen können. An dieser Stelle möchte ich nur eine kurze Uebersicht über die im Hochsee-Plankton vorkommenden Polychäten-Larven, und zwar im Wesentlichen von biologischen Gesichtspunkten aus, geben.

Die Polychäten²⁾ sind bekanntlich im Allgemeinen Bewohner der unterseeischen Küstenregionen, von welchen aus zahlreiche Arten sich bis zu beträchtlichen Meerestiefen ausgebreitet haben³⁾. Von einem großen Teil derselben, vor Allen von vielen festsitzenden Formen, werden die dotterreichen Eier innerhalb einer Laichgallerte abgelegt, welche den „Embryonen“ während der ersten Entwicklungsvorgänge als schützender Aufenthalt dient. Unter Aufbrauch des beträchtlichen Dottermaterials beginnen dieselben sich zu strecken, und, im Laufe einiger Tage und



Fig. A. *Aricia*-Larve beim Verlassen der Laichgallerte, Seitenansicht (Salensky).

in allmählicher Folge, eine geringe Anzahl von homonomen, meistens gleichmäßig mit Wimperreifen ausgestatteten Segmenten zu entfalten. Wenn der Dottervorrat nahezu verwertet und die Mundöffnung aus-

1) Die pelagischen Polychäten- und Achätenlarven der Plankton-Expedition. Erg. d. Pl.-Exp., Bd. II, H. d. 1898.

2) Vergl. zu diesen einleitenden Ausführungen meinen früheren Aufsatz: Pelagische Polychätenlarven. Zur Kenntnis des Neapler Frühjahrs-Auftriebs. Zeitschr. f. wiss. Zool., 62. Bd., 1896, S. 93 ff.

3) Vergl. E. Ehlers, Beiträge zur Kenntnis der Vertikalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, 1875, sowie M'Intoff's Challenger-Report.

gebildet ist, verlassen die polytrochen „Larven“ (Fig. A) die Schutzgallerte, um in der Nähe der Brutstätte, während einiger Tage, eine freischwimmende oder kriechende Lebensweise zu führen. Dann gehen sie, im Fall der tubikolen Formen, zur Festsetzung und Röhrenbildung über. Dieser Entwicklungsmodus, den wir beispielsweise bei *Aricia foetida* finden, kann als direkt bezeichnet werden, er vollzieht sich ohne einen weitergehenden Ortswechsel, ohne eine eingreifende Veränderung in den äußeren Lebensbedingungen, und im Zusammenhang damit auch ohne die Ausbildung besonderer provisorischer Larvenorgane.

Bei den meisten erranten Formen und bei zahlreichen Tubikolen liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Es dürften ernährungsphysiologische Vorteile sein, welche eine ganze Reihe verschiedener Polychätengruppen, in anscheinend selbständiger Weise, zum zeitweisen Uebergang zur pelagischen Lebensweise und zur Einführung der Metamorphose veranlasst haben. Eine Betrachtung der Beschaffenheit der Eier führt zu dieser Auffassung: die Eier dieser Formen pflegen eine geringere Größe zu haben und enthalten an Stelle des grobscholligen, mit Pigmenten durchsetzten Dotters ein mehr feinkörniges, durchsichtiges Material. Die ersten Entwicklungsvorgänge vollziehen sich, im Gegensatz zu den erstgenannten Formen, sehr rasch, die spärlichen mütterlichen Reservestoffe werden schnell verbraucht und die jungen Trochophoren verlassen nach wenigen Tagen oder gar Stunden die Laichgallerte. Bald ist auch der dreigliedrige Verdauungskanal funktionsfähig und die Larven gehen sofort dazu über, die vegetabilischen Plankton-Organismen, die einzelligen Algen und Diatomeen, als Nahrung aufzunehmen. Um aber den vertikalen Ortsveränderungen ihrer Nahrung folgen zu können, müssen sie auch ihrerseits mit einem gewissen Maß von Steig- und Schwebvermögen ausgestattet sein (Fig. B): der Wimperreif des Kopfsegments wird zu

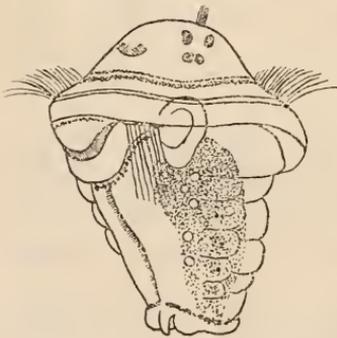


Fig. B. *Polynoë*-Metatrochophora.

einem mit kräftigen Schlagcilien ausgestatteten Schwimmpaar, das Kopfsegment selbst bildet sich zu einer blasig aufgetriebenen Schwimglocke um und stellt nunmehr das hauptsächliche Organ für Bewegung, Steuerung und Gleichgewichtserhaltung dar. Außer-

dem wird es bei manchen Formen mit einer größeren Anzahl von verschiedenartigen Sinnesorganen ausgerüstet, welche teils die Vorläufer der definitiven Organe, teils provisorischer Natur sind. Gewissermaßen unter dem Schutz des derartig umgebildeten Kopfsegmentes bringt die Larve eine bestimmte, meist das halbe Dutzend nicht überschreitende Anzahl von Segmenten zur Anlage und ersten Ausbildung, um sodann nach einer vielleicht mehrwöchentlichen pelagischen Lebensweise, unter regressiver Metamorphose des Kopfes, zum Grundleben überzugehen. Derartige Verhältnisse finden wir unter den erranten Formen bei *Nephtys*, unter den Tubikolen bei *Eupomatus*.

Fig. C.

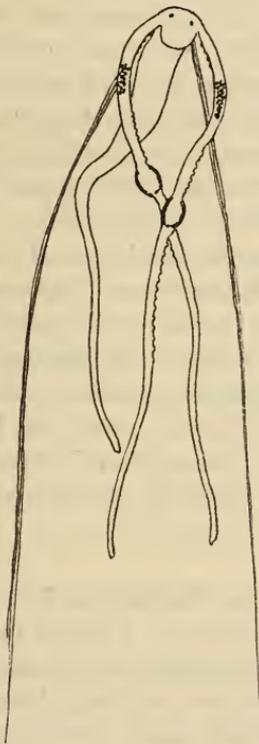


Fig. D.



Fig. C. *Magelona*-Larve von den Kapverden.
 Fig. D. *Nereis*-Nectochäta („National“-Ausbeute).

Den Trochophoren und Meta-Trochophoren kommt ein nicht unerhebliches aktives Schwimm- und Steigvermögen zu: man sieht sie in spiraligen Bögen sich aufwärtsschrauben oder in mehr unregelmäßigen Touren, nach Art der Ostracoden, im Wasser sich bewegen. Jedoch ist ein so einfaches Bewegungsorgan, wie der Schlagciliensapparat des Kopfsegmentes, selbstverständlich nur dann ausreichend, wenn es sich, wie in den angeführten Beispielen, bloß um eine kürzere Dauer der pelagischen Lebensweise, um ein geringes Wachstum während

dieser Zeit handelt. Soll es dagegen der Larve ermöglicht werden, ihre pelagische Lebensweise auf einen längeren Zeitraum auszudehnen oder gar zur animalischen Nahrung überzugehen, so muss das primitive Bewegungsorgan in irgend einer Weise verstärkt oder ersetzt werden. Dies kann in verschiedener Weise geschehen: entweder wird, wie bei *Polygordius*, die Schwimmglocke in exzessiver Weise ausgebildet und so in Stand gesetzt, eine größere Anzahl von Segmenten, einen ganzen langen Wurmkörper zu tragen, oder es wird, wie bei vielen Spioniden, der Schlagcilienapparat des Kopf- und Analsegments unterstützt durch eine kräftigere Ausgestaltung der Wimperbögen der dazwischen gelegenen Segmente¹⁾; drittens kann, unter Verzichtleistung auf den Wimperapparat, die Larve die Fähigkeit erhalten, durch aalartig schlängelnde Bewegungen sich schwimmend fortzubewegen (*Magelona*-Larve Fig. C) oder endlich, sie kann, gleichfalls unter Rückbildung des primitiven Bewegungsorgans, in den primären Segmenten die Ruder und Schwimmborsten zur Entfaltung bringen und, so ausgestattet und zu lebhafteren Bewegungen befähigt, einen längeren Zeitraum hindurch an der Oberfläche ein räuberisches Leben führen (Nectochäten der Polynoinen, Stereiden u. a. Fig. D).

Die meisten dieser Larven sind aber sowohl durch das Maß ihres Schwimmvermögens, als auch durch die Zeitdauer ihrer Entwicklung normaler Weise auf den Aufenthalt in den littoralen Regionen und Flachseegebieten angewiesen: die *Polygordius*-Larve ist noch niemals außerhalb der eigentlichen Küstenregion gefischt worden, und die Spionidenlarven (einschließlich der *Magelona*-Larve), sowie die Nectochäten der erranten Formen bilden geradezu einen charakteristischen Bestandteil des littoralen Planktons, dessen vertikale Bewegungen sie ihrerseits begleiten.

Welche Larvenformen treten nun in das Hochseeplankton ein? Es möge hier, um gleich von vornherein das Bild, welches uns das Material der Plankton-Expedition darbietet, übersehen zu können, zum Vergleich auf eine andere Formenwelt hingewiesen werden, deren Vorkommnisse und Bestandteile jedermann geläufig sind. Die Gesamt-Ornis eines begrenzten Gebietes setzt sich im Wesentlichen aus dreierlei Bestandteilen zusammen, die wir als einheimische Formen, als regelmäßige Passanten und als gelegentliche Irrlinge bezeichnen können. Eine ganz homologe Zusammensetzung tritt nun, wie ich glaube, wieder hervor, wenn wir die Polychäten-Fauna der

1) Bei der *Spio*-Larve zeigen nur die Bauchwimperbögen der „intertrachalen“ Segmente die histologische Beschaffenheit des Prototrochs und Endparatrochs, während die wohl hauptsächlich respiratorischen Funktionen dienenden Rückenwimperbögen wesentlich verschieden gestaltet sind. Vergl. Pel. Polych., S. 149.

eigentlichen Hochsee, und zwar sowohl die fertigen, geschlechtsreifen Formen als auch die Larven, ins Auge fassen.

Auch hier haben wir in erster Linie Formen vor uns, welche, so viel wir wissen, mindestens während der Fortpflanzungszeit ständige Bewohner, also sozusagen einheimische Glieder des Hochsee-Gebietes sind. Es sind dies verschiedene pelagisch lebende Formen, welche der Familie der Phyllodociden und einigen nahestehenden Gruppen, den Lopadorhynchiden, Alciopiden, Tomopteriden und Typhloscoleciden, teilweise auch den Aphroditiden zugehören. Was nun speziell die Larven dieser Formen anbelangt, welche also auch ihrerseits eigentliche Hochseeformen darstellen, so hat Reibisch¹⁾ auf die interessante Thatsache aufmerksam gemacht, dass die meisten derselben, im Unterschied von den Phyllodocidenlarven des littoralen Planktons²⁾, sehr frühe ihre für einen schweren Nahrungserwerb ungeeigneten Wimperkränze abwerfen, um möglichst zeitig ihrer weniger dicht verteilten Beute mittels gut entwickelter Sinnes- und kräftig ausgebildeter Bewegungsorgane nachgehen zu können (Fig. E). Ich möchte diese Larvenformen in der Weise charakterisieren, dass dieselben das Trochophora- und Metatrochophorastadium mehr oder weniger vollständig unterdrückt haben und direkt zum Nectochätastadium übergegangen sind: sie stellen also gegenüber den Nectochäten des littoralen Planktons gewissermaßen eine noch weiter differenzierte Anpassungsstufe dar. Bezüglich des Wenigen, was wir im Uebrigen von diesen Formen wissen, kann ich auf die Arbeit von Reibisch verweisen.

Fig. E. Nectochäta einer *Pelagobia* (Reibisch).



Den „regelmäßigen Passanten“ würden nun, zweitens, solche Formen parallel zu setzen sein, welche nur während einer bestimmten Lebensperiode, während eines bestimmten Abschnitts der Larvenzeit als regelmäßige Gäste des Hochsee-Planktons auftreten. Wollen wir jenen Vergleich mit der Ornithologie eines Landes noch mehr im Einzelnen ausführen, so würde daran zu erinnern sein, dass von einer Anzahl nordischer Raub- und Wasservögel häufig nur die jugendlichen Individuen als regelmäßige Passanten und Wintergäste in unsre Gegenden kommen.

1) J. Reibisch, Die pelagischen Phyllodociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Plankton-Exp., Bd. 2, H. c. Kiel u. Lpz., 1895.

2) Bezüglich einzelner Ausnahmen vergl. Reibisch, l. c., S. 34 u. 41.

Die betreffenden Larvenformen werden niemals oder nur ausnahmsweise in den littoralen Gegenden angetroffen, während umgekehrt die jüngeren Stadien und ebenso die zugehörigen erwachsenen Tiere — bis jetzt wenigstens — noch nicht im Hochseep plankton angetroffen worden sind.

Eine weitere Vermehrung unserer Kenntnisse könnte allerdings vielleicht in diesem oder jenem Punkte eine Modifizierung obiger Sätze erforderlich machen; vorderhand aber lässt sich jedenfalls feststellen, dass von gewissen Formen thatsächlich ganz bestimmte, durch eine bestimmte Segmentzahl charakterisierte Larvenzustände, und zwar nur diese, im Hochseep plankton vorgefunden worden sind. Es lässt sich zweitens zeigen, dass diesen Formen gewisse Eigentümlichkeiten des Bewegungsapparats und anderer Organe zukommen, durch welche sie von der großen Mehrzahl der littoralen Formen unterschieden werden und welche als Anpassungen an ein regelmäßiges und länger dauerndes Hochseeleben aufzufassen sind.

Es würde dann drittens anzunehmen sein, dass durch irgend welche im Tier selbst oder außerhalb desselben gelegene Faktoren, etwa durch besondere, in bestimmten Tiefen herrschende Strömungsverhältnisse, diese „Hochsee-Larven“ am Ende ihrer Metamorphose in normaler und regelmäßiger Weise an ihre Brutstätten zurückgeführt werden.

Als derartige typische „Hochsee-Larven“ kann ich nach meinen Untersuchungen nur die Angehörigen von zwei Gruppen anerkennen, von welcher die eine schon längst unter dem Habitus-Namen *Mitraria* bekannt ist (Fig. *F* und *G*), während die andere, deren systematische Stellung übrigens, sowenig wie die der *Mitraria*, bis jetzt sicher festgestellt werden kann, die ähnlich gebildete Bezeichnung *Rostraria* führen mag (Fig. *H* und *J*). Die zu diesen beiden Gruppen gehörenden Formen sollen weiter unten etwas eingehender besprochen werden.

Die dritte Gruppe von Hochsee-Vorkommnissen stellen die „Irrlinge“ dar. An verschiedenen Hochsee-Stationen der Plankton-Expedition, aber immer mehr vereinzelt, selten in einer Reihe hintereinanderfolgender Fänge, sind die Larven verschiedener erranter und tubikoler Polychäten, sowie einzelner Achäten gefunden worden. Dieselben zeigen in keiner Weise einen äußerlichen Unterschied gegenüber den Formen, welche das gewöhnliche littorale Larven-Plankton zusammensetzen, und es darf wohl vor Allem angenommen werden, dass sie gleichen Ursprungs sind, dass sie also der Küstenzone entstammen und unfreiwillig durch Strömungen vom Lande abgetrieben worden sind.

Für die entsprechenden oder identischen Formen des littoralen Planktons muss aber wohl angenommen werden, dass sie bezüglich der Dauer ihrer Metamorphose, bezüglich ihrer gesamten morphologischen

und physiologischen Verhältnisse dem Leben in der Ufer- und Flachsee-region genau angepasst sind. Unter normalen meteorologischen und Ernährungs-Verhältnissen werden sie nach Ablauf des pelagischen Trochophora-, Metatrochophora- und Nectochäta-Stadiums gewissermaßen von selber sich auf den Boden senken und zur Lebensweise der erwachsenen Tiere übergehen können.

Nun sind aber die Lebensverhältnisse auf hoher See entschieden andere, als in den Küstenregionen, es werden ganz andere Anforderungen an die Bewegungs-, Verteidigungs-, Sinnes- und Ernährungsorgane gestellt: die Veränderungen, welche die eigentlichen Hochsee-Larven, die Phyllodociden, die Mitrarien und die Rostrarrien gegenüber der Masse der Küstenformen zeigen, sind ein Beweis dafür.

Treffen wir daher irgend eine der Küstenformen dann und wann auch im Hochsee-Plankton an, so ist wohl keine andere Erklärung möglich, als dass es sich um eine Wirkung der großen Strömungen und der Abtrift handelt, und da die Larve keinerlei Anpassungen an ein regelmäßiges Hochseeleben zeigt, so wird sie im Allgemeinen nach Ablauf einiger Entwicklungsphasen zu Grunde gehen. Solche Wurmlarven bilden also ein Homologon zu den Seestern-Larven, den Bipinnarien und Brachiolarien, welche auf hoher See, z. B. dort, wo sich in der Sargasso-See Hin- und Rückfahrt kreuzten, gefischt wurden¹⁾. Auch diese müssen von der Küste stammen und durch Strömungen in die Hochsee abgetrieben worden sein.

Diese „Drift-Larven“ stellen also die „verlorenen Kinder“ ihres Geschlechtes dar, einen Teil des von den Küstentieren produzierten, unrettbar zu Grunde gehenden Nachkommen-Ueberschusses. Ebenso wie der durch abnorme meteorologische Verhältnisse ins Binnenland verschlagene Seevogel nur durch Zufälligkeiten wieder an die Brutstätten seiner Species zurückgeführt wird, so werden auch diese Larven nur zufälligerweise ihrem eigentlichen Schicksal, dem Untergang, entgehen können. Aber die Vorteile der zeitweisen pelagischen Lebensweise scheinen für die Polychätenlarven so große und so begehrte zu sein, dass ihnen gegenüber die durch die Abtrift notwendig herbeigeführten, zweifellos enormen Verluste nicht in Betracht kommen²⁾.

Es ist nun allerdings fraglich, ob diejenigen Larven schon als „Drift-Larven“ zu bezeichnen sind, welche z. B. im Südäquatorialstrom,

1) Vergl. *Ergebn. d. Plankt.-Exp.*, Bd. I, A (Reisebeschreibung), S. 25.

2) Es wird erlaubt sein, vergleichsweise auch auf die Bedeutung und das Schicksal des Sargasso-Tangs hinzuweisen. Vergl. O. Krümmel, *Reisebeschreibung der Plankton-Expedition. Erg. d. Plankt.-Exp.*, Bd. I, A, S. 132: „Ueberdies ist das Endsicksal jedes treibenden Krautweiges sicher immer dasselbe: die Bryozoen umspinnen mit ihren Kalknetzen die Schwimmblasen und deren Stiele, die schließlich spröde werden und im Seegang abbrechen, worauf das Kraut versinkt, da es an sich schwerer als Wasser ist“.

nördlich der brasilianischen Küste, zwischen der Insel Fernando Noronha und der Mündung des Tocantins, gefunden wurden, als der „National“ sich während dreier Tage in 100—150 Seemeilen Abstand vom Lande hielt. Hier treten die Larven von Polynoïnen, Phyllodociden, Euni-eiden, Nereïden (Fig. *D*) und verschiedenen Spioniden, außerdem eine große Menge von Sigunculidenlarven auf. Während für diese Larven in Anbetracht der Landnähe die Möglichkeit bis zu einem gewissen Grade bestehen dürfte, dass sie noch innerhalb der Grenzen des horizontalen Verbreitungsgebietes der Arten, also über Tiefen sich befinden, welche von denselben noch bewohnt sind, muss diese Wahrscheinlichkeit wohl gänzlich in Abrede gestellt werden für die vereinzelt Befunde in den östlichen Teilen des Südäquatorialstroms, im Guineastrom, in der Sargassosee und Irmingersee. Wenn hier hin und wieder Spioniden-, Nereïden- oder gar Terebellidenlarven gefunden worden sind, so können diese Vorkommnisse doch wohl nur als verirre, abgetriebene Individuen betrachtet werden.

Nur eines Fundes soll hier noch speziell gedacht werden, weil eine Besonderheit desselben die Vermutung erwecken könnte, dass hier eine „Hochseelarve“ vorliege. In der Sargassosee fand sich eine Terebellidenlarve, deren Gallerttönnchen sich auf der langen Reise mit den Gitterkugeln und Skelettstücken von Radiolarien vollständig imprägniert hatte. Ich glaube aber nicht, dass es sich hier um eine charakteristische Eigentümlichkeit einer besonderen, dem Hochseelebens speziell angepassten Terebelliden-Form handelt, sondern um eine natürliche Wirkung des abnormen Lebens im Hochsee-Plankton.

Ich komme nun noch einmal auf die zweite Gruppe von Hochsee-Vorkommnissen zu sprechen, welche als eigentliche „Hochsee-Larven“ zu bezeichnen sind. Es sind dies, wie gesagt, die Mitrarien und Rostrarien.

An *Mitrarien* wurde vom „National“ im Wesentlichen zweierlei Formen erbeutet: einmal kleine, im Durchmesser 0,12 mm große Formen, mit einfach-stachelförmigen Borsten. Solche Formen wurden stets nur im eigentlichen Küstengebiet, in Häfen und Flussmündungen (Hafen von St. Georges auf den Bermudas, Mündung des Tocantins) gefunden und entsprechen in der Gestalt den Mitrarien, die man z. B. bei Neapel und Triest zu fischen pflegt.

Daneben fanden sich nun größere, im Durchmesser 0,25 mm große Formen, welche mit prachtvollen Fächern besonders gestalteter Borsten ausgestattet sind. Diese Formen wurden ausschließlich auf offener See, im nördlichen Teil des Golfstroms (*Mitraria skifera*), im Südäquatorialstrom nördlich der brasilianischen Küste, vor allem aber im Floridastrom und in der Sargassosee, mehrere hundert Seemeilen nördlich und östlich von den Bermudas, in einer großen Zahl hintereinander

folgender Fänge erbeutet («*Mitraria Mülleri*»). Eine der letztgenannten ähnliche Form ist bis jetzt nur von Johannes Müller¹⁾ im Herbst bei Messina gefischt worden, doch dürfte ein derartiger Fund dem Hochsee-Charakter dieser großen Mitrarien keinen Eintrag thun, da ja bekanntlich die Meerenge von Messina gegenüber den andern Mittel-

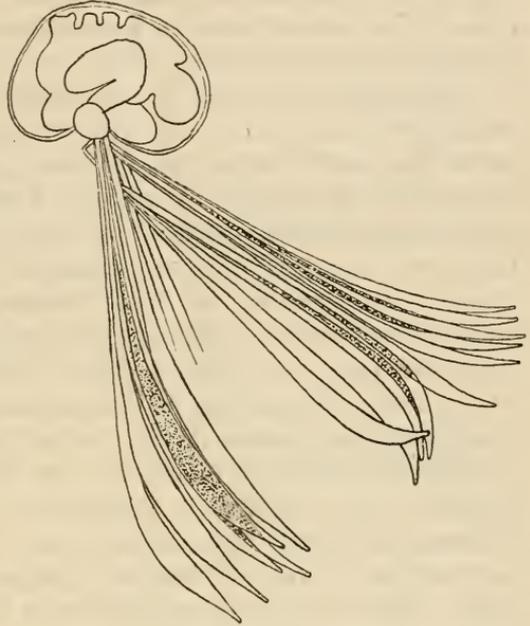


Fig. F.

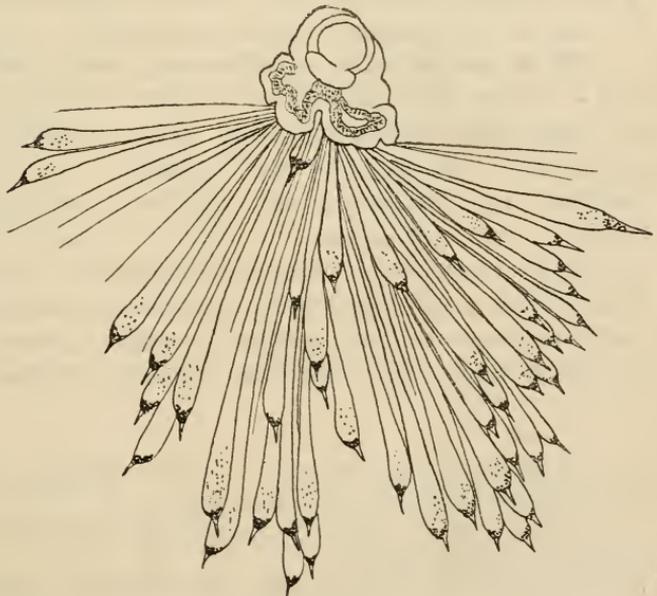
»*Mitraria skifera*«.

Fig. G.

»*Mitraria Mülleri*«.

1) J. Müller, Ueber verschiedene Formen von Seetieren. Müll. Arch., 1854.

meerstationen auch in anderer Hinsicht eine besondere faunistische Stellung einnimmt.

Die eine der Hochsee-Mitrarien (Fig. *F*) ist in wenigen Exemplaren im nördlichen Teil des Golfstromes, etwa 150 Seemeilen vom Land, gefischt worden. Sie besitzt außer den einfachen nadelförmigen Borsten eine größere Anzahl von Hauptborsten, welche fast vollkommen die Gestalt von norwegischen Schneeschuhen (Skiern) haben. Ich habe ihr daher die Bezeichnung »*Mitraria skifera*«¹⁾ gegeben.

Eine andere Hochsee-Form, »*Mitraria Mülleri*« (Fig. *G*), ist ausgezeichnet durch den mehrfach gelappten Glockenrand und besitzt außer den nadelförmigen Borsten zwei prachtvolle, aus großen flachkolbenförmigen Borsten bestehende Fächer. Am Ende der Kolben, meist unsymmetrisch, befindet sich ein fingerförmiger Fortsatz, dessen Basis von schuppenförmigen Zähnen umgeben ist. Bei einzelnen Borsten ist dieser an der Basis beschuppte Fortsatz auf Kosten der kolbigen Anschwellung zungenförmig ausgewachsen, wodurch Bildungen entstehen, die zu den Ski-ähnlichen Borsten hinüberführen. Bei den im Norden von Bermudas im Floridastrom gefundenen Individuen war sehr häufig ein Nachersatz der kolbenförmigen Borsten zu beobachten (s. Figur *G*), während andererseits bei den östlich in der Sargassosee gefischten eine bedeutende Reduktion in der Zahl der kolben- und skiförmigen Borsten wahrzunehmen ist. Wie erwähnt, hat J. Müller eine ähnliche Form bei Messina gefunden: dieselbe besaß einen buchtigen, aber in eine geringere Zahl von Lappen geteilten Glockenrand, welcher blutrot gefleckt war²⁾, und war gleichfalls sowohl mit nadel- als mit kolbenförmigen Borsten ausgerüstet.

Mit Rücksicht auf das Vorkommen dieser Formen in der Hochsee und — wenn wir von Müller's Befund absehen — auf ihr Fehlen im eigentlichen Küstengebiet ist wohl anzunehmen, dass dieselben, speziell die »*M. skifera*« und »*Mülleri*«, als ältere Entwicklungszustände von kleineren, mit einfachen Nadelborsten ausgestatteten Larven, nach Ausbildung der großen Borstenfächer sich in regelmäßiger Weise der Hochsee anvertrauen³⁾. Es fragt sich nun, ob thatsächlich auch irgend welche Attribute derselben mit dieser Lebensweise in Zusammenhang gebracht werden können, ob ihnen speziell ein besonderes aktives Schwimmvermögen zugesprochen werden darf.

1) Die Anführungszeichen »—« sollen bedeuten, dass es sich um eine provisorische Larvenbezeichnung handelt.

2) Dies ist die einzige auf die Pigmentierung der in Frage stehenden Formen bezügliche Notiz.

3) Im Hafen von St. Georges auf Bermudas, also im Centrum des Verbreitungsgebietes der *Mitraria Mülleri*, wurden beiläufig in außerordentlicher Menge sehr kleine Mitrarien mit einfachen Nadelborsten gefischt.

Wie ich glaube, spielen wohl die großen kolben- und skiförmigen Borsten, abgesehen von ihrer allenfallsigen Bedeutung als Verteidigungsorgane¹⁾, beim passiven Treiben und Balancieren, im Sinne einer Oberflächenvergrößerung, eine wichtige Rolle, während ein größeres Maß von aktiver Bewegungsfähigkeit möglicherweise in den Kontraktionen des Glockenrandes begründet ist. Doch möchte ich das Letztere natürlich nur mit der größten Reserve angedeutet haben.

In viel ausgesprochener Weise, als die Mitrarien, zeigt eine zweite Gruppe von jugendlichen Polychäten den Charakter von eigentlichen „Hochseelarven“. Diese Formen, welchen ich nach der Gestalt des vorderen Kopfabschnittes und in Analogie zum Ausdruck „*Mitraria*“ die Habitusbezeichnung *Rostraria* geben möchte, sind in vier verschiedenen, aber einander doch sehr nahe stehenden Typen ausschließlich in der Hochsee angetroffen worden.

Fig. H.

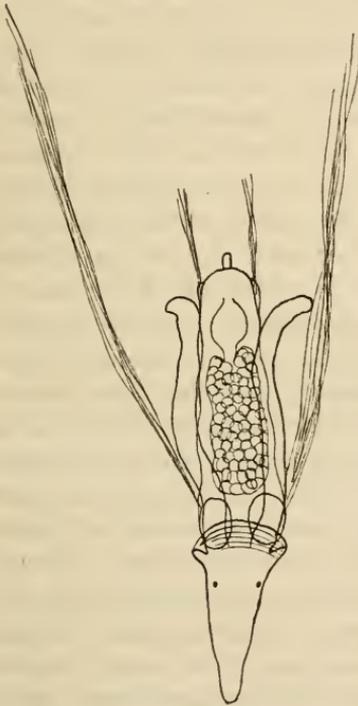
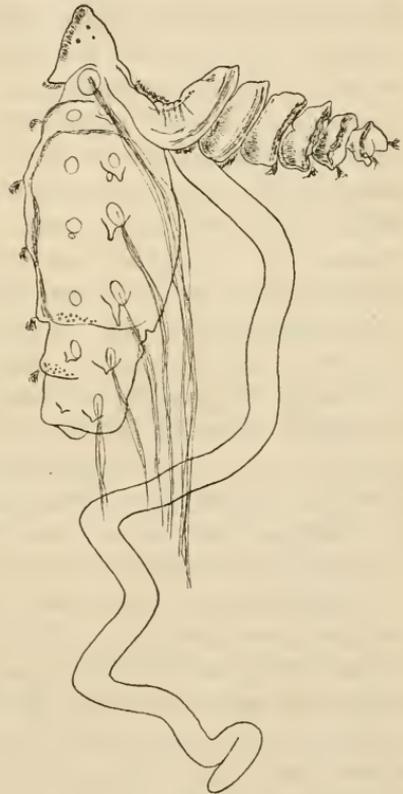
Fig. H. »*Rostraria oxyrhina*«.

Fig. J.

Fig. J. »*Rostraria galeata*«.

1) Joh. Müller (Ueber die Jugendzustände einiger Seetiere. Monatsber. d. k. preuß. Akad., 1851, S. 468) berichtet von einer *Mitraria*, dass sie die Borsten zuweilen plötzlich radial in einer horizontalen Ebene ausbreitet, wenn sie erschreckt wird.

Die allgemeinen Kennzeichen der Rostrarien sind folgende (Fig. *H* und *J*): Der Kopf ist verlängert und hat die Gestalt einer Hechtschnauze, eines Helms oder Schiffsbuges (rostrum); die Oberlippe überwölbt in Form eines Mützenschirms die Mundöffnung; Augenflecke sind jederseits 1—3 vorhanden; dorsal, am hinteren Kopfrand sind dicht nebeneinander zwei große Fühler inseriert, welche mit einem Wimperbande oder einer tiefen Wimperrinne, beziehungsweise mit beidem, versehen sind und in Folge einer einseitigen Anordnung der Muskulatur bei den meisten Formen schraubenzieherförmig zusammengezogen werden können; das erste dem Kopfe folgende, zuweilen halsartig eingeschnürte Segment trägt ein Paar Borstenbündel mit außerordentlich langen, freien (auf den Präparaten strohhalmartig geknickten) Borsten; der stumpf kegel- oder torpedoförmige Wurmkörper besitzt im Uebrigen noch 5 bis 6 Segmente, welche am Hinterrande mit schwachen Bauch-Wimperbögen, beziehungsweise auch mit Drüsenfeldern versehen sind; die Anlagen der dorsalen und ventralen Ruder mit ihren Cirren und Borstenbündeln kommen sehr langsam und ungleichmäßig zur Entfaltung, bei zwei der Formen (darunter die Fig. *H* abgebildete) schreiten in dieser Hinsicht die hinteren Segmente den vorderen voran; die Borsten der dorsalen Bündel sind, soweit überhaupt ausgebildet, sehr fein und strohhalmartig, bei einer der Formen besitzen dieselben in beträchtlichem Abstand von der Spitze einen längeren Seitenzahn; das Schlundrohr ist durch eine von der dorsalen Seite her einspringende Falte rinnenförmig umgestaltet; die Wandung des sackförmigen Mitteldarms zeigt ein wabiges Ansehen, indem die polygonalen, mehrschichtig gelegenen Zellen großenteils von einer gallertartigen Inhaltsmasse angefüllt sind, während der Kern in dem äußeren schmalen Plasmabeleg enthalten ist; der Anfangsabschnitt des Enddarms stellt eine blasenförmige, derbwandige Erweiterung dar, in welcher häufig die Reste der Nahrung, die Schalen von Diatomeen und Radiolarien, zu finden sind; am Anus befindet sich bei einer Form ein unpaarer Cirrus.

Es würde sich nun darum handeln, die Berechtigung für die Bezeichnung der Rostrarien als „Hochseelarven“ nachzuweisen. Weder an den europäischen Küsten, noch in den vom „National“ untersuchten atlantischen Häfen, Inselgebieten und Flussmündungen, noch endlich an den zahlreichen Stationen der westafrikanischen Küste, an denen Herr Marinestabsarzt von Schab von S. M. S. „Falke“ Polychätenlarven gefischt hat, wurden Formen gefunden, welche sich mit den oben beschriebenen decken. Allerdings enthält die „Falke“-Ausbeute einige Larven, welche in verschiedenen Punkten (Gestalt der Oberlippe und des Schlundes, Ansatz der Fühler, Anzahl der Segmente, Beschaffenheit der Borsten) deutliche Anklänge an die Rostrarien zeigen, aber eine große Zahl der den vier atlantischen Formen ge-

meinsamen Charaktere kommt bei den littoralen Formen in Wegfall. Vielleicht können uns diese littoralen Formen einmal genaue Anhaltspunkte liefern für die definitive systematische Unterbringung der Rostrarien, doch soll in dieser Hinsicht in unsrer kurzen Uebersicht nur so viel angedeutet werden, dass dieselben vermutlich in die Nähe der Disomiden (Mesnil) oder Amphinomiden zu stellen sind.

Im Speziellen ist das Vorkommen der Rostrarien folgendes: eine Form, die »*Rostraria biremis*«¹⁾ fand sich in wenigen Exemplaren nordöstlich und östlich von Bermudas, also im Verbreitungsgebiet der »*Mitraria Mülleri*«; die 18 mm große, mit 5—6 mm langen Fühlern ausgestattete »*R. galeata*« (Fig. J) wurde in mehreren, teilweise hintereinanderfolgenden Fängen und zahlreichen Exemplaren im Guinea-strom, nördlich und südlich von der Linie, angetroffen; die zierliche, durch die lange Hechtschnauze ausgezeichnete »*R. oxyrhina*« (Fig. H), welche mit einer von Agassiz²⁾ kurz skizzierten Form große Ähnlichkeit zeigt, wurde halbwegs der Route Ascension-Fernando Noronha im Südäquatorialstrom getroffen, während die vierte Form, »*R. platyrhina*«³⁾ gleichfalls im Südäquatorialstrom und, als weit vorgeschobener Posten, im östlichsten Gebiet der Sargassosee vorkam.

Ob die eine und andere dieser Formen entwicklungsgeschichtlich zusammengehört, ließ sich nicht entscheiden, scheint mir aber aus morphologischen Gründen unwahrscheinlich zu sein. Jedenfalls fehlen Uebergangsstufen.

Es mögen nun noch die positiven Charaktere hervorgehoben werden, durch welche sich die Rostrarien als eigentliche „Hochseelarven“ ausweisen.

In erster Linie ist hier der eigentümlich gestaltete, gekielte oder zugespitzte Kopfabschnitt zu erwähnen, welchem wohl die Bedeutung eines „Wasserbrechers“ zuzusprechen ist.

An zweiter Stelle möchte ich hier zunächst die Beschaffenheit des Mitteldarmgewebes anführen, durch welches sich die Rostrarien von allen mir bekannten littoralen Formen unterscheiden. Die Mitteldarmwandung wird nämlich durch ein ein- oder mehrschichtiges Gewebe gebildet, welches in letzterem Fall den Epithelecharakter fast vollkommen verloren hat und dessen polygonale Zellen die Beschaffenheit jener Elemente haben, denen als „Skelettzellen“ eine weite Ver-

1) Mit helmförmigen Kopf, spiralig aufrollbaren Fühlern und Ruderanlagen an den zwei letzten Segmenten.

2) A. Agassiz, On the young stages of a few Annelids. Ann. Lyc. Nat. Hist., V. 8, 1866, S. 338, Fig. 56. Vergl. die Abbildung Fig. 126 im Lehrbuch von Korschelt und Heider.

3) Mit stumpf-kegelförmigen Kopf, etwa körperlangen Fühlern und fein gezähnelten, mit einem größeren Seitenzahn versehenen (ungleich-gabligten) Borsten.

breitung in der Epidermis pelagischer Polychätenlarven zukommt. Ich habe das Auftreten solcher Skelettzellen schon früher¹⁾ dahin gedeutet, dass durch die halbflüssige Inhaltsmasse der Zellen u. a. das spezifische Gewicht des Gewebes herabgesetzt wird, und finde mich in dieser Deutung in Uebereinstimmung mit Brandt²⁾, welcher das Auftreten wasserreicher, gallertartiger Gewebelemente, speziell auch bei den Borstenwürmern der Hochsee, bei den Alciopiden und Tomopteriden, in erster Linie von diesem Gesichtspunkt aus erklärt.

Ob und in welcher Weise ferner die außerordentlich langen, dünnen Borsten, die ich in dieser Form nur noch bei den vorhin erwähnten, verwandten Larven der „Falke“-Ausbeute und bei einer *Magelona*-Larve (Fig. C) angetroffen habe, mit dem Hochseeleben zusammenhängen, lässt sich am konservierten Material, an welchen diese zarten Gebilde niemals in der normalen Stellung sich befinden, nicht entscheiden. Doch darf wohl die Vermutung ausgesprochen werden, dass ihre Wirksamkeit, ähnlich wie z. B. die der Stacheln der Acanthometriden³⁾, darin besteht, dass sie die Oberfläche der schwebenden Tiere vergrößern und so die Schwebefähigkeit erhöhen.

Als Organe, deren charakteristische Ausbildung zweifellos mit der besonderen Lebensweise in Zusammenhang gebracht werden muss, sind viertens die außerordentlich langen, kontraktile Fühler anzusehen. Wir sind gewohnt, bei den Spioniden von „Fangfühlern“ zu sprechen, es wird sich aber fragen, ob bei den Rostrarien diese Bezeichnung zutrifft. Die Nahrung unserer Larven besteht, wie aus dem Darminhalt geschlossen werden darf, vorwiegend aus Radiolarien und Diatomeen, wenigstens finden sich die Gitterkugeln der ersteren und die Kieselschachteln der letzteren häufig im Verdauungstraktus, speziell auch im blasig aufgetriebenen Anfangsabschnitt des Enddarms. Um diese Nahrung zu beschaffen, bedarf es wohl schwerlich so gewaltiger Fangapparate, wie sie im Sinn jener Bezeichnung die Fühler darstellen würden. Es ist ja bekannt, dass die gleichfalls aus einzelligen Organismen bestehende Nahrung der jungen Polychäten-Trochophoren ohne irgend welche andere Hilfsmittel, als durch die Bewimperung der Lippen und eventuell der Bauchrinne beschafft wird. Auch die Ansatzweise und die histologische Beschaffenheit der Rostrarien-Fühler ließe sich nur schwer verstehen, wenn es sich um „Fangfühlern“ handeln würde: die Epidermis zeigt, abgesehen von den Wimperelementen, keine weiteren, speziell keine drüsigen Differenzierungen.

Zieht man nun auf der andern Seite die schwache Ausbildung der Bauchwimperbögen in Betracht, berücksichtigt man ferner die

1) l. c. S. 160.

2) K. Brandt, Ueber Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren Erg. d. Plankt.-Exp., Bd. I, A, S. 340, 346 u. 349.

3) Vergl. Brandt l. c. S. 342.

langsame, unvollständige und ganz ungleichmäßig sich vollziehende Entfaltung der Ruder, so kommt man zu dem Schluss, dass die Tentakeln nichts anders als „Stoßfühler“ darstellen, welche abwechselnd eingezogen und ausgestreckt werden können und damit dem Tiere eine aktive, stoßweise Bewegung verleihen¹⁾. Damit steht im besten Einklang, dass Agassiz von seiner Larve, die, wie gesagt, mit einer der Rostrarien (Fig. H) eine große Aehnlichkeit besitzt, „the lightning speed of the larvae, darting off like a shot from perfect rest“, hervorhebt. Eine solche Art der Bewegung kann nicht durch Wimperkränze hervorgerufen werden, höchstens durch eine schnellende Krümmung des ganzen Körpers: allein eine solche scheint bei dem gedrungenen und anscheinend starren Bau des Körpers ausgeschlossen zu sein²⁾.

Wir haben also in den „Stoßfühlern“ eine Eigentümlichkeit der Rostrarien voraus, durch welche sie von andern, mit langen Tentakeln versehenen pelagischen Larven, im Speziellen von den *Magelona*-Larven, unterschieden sind: bei diesen dürften die gleichfalls sehr langen, bald mit höcker- oder stäbchenförmigen Papillen, bald mit drüsigen Anschwellungen versehenen Fühler, kaum anders, denn als wirkliche „Fangfühler“ zu deuten sein. So zeigt eine bei den Kapverden gefischte *Magelona*-Larve (Fig. C), welche durch das fadenförmig ausgezogene, an das Leibesende der Tomopteriden erinnernde Abdomen und die langen, provisorischen Borsten ausgezeichnet ist, an ihren langen dünnen Tentakeln eine ventrale Reihe von Papillen, ein dorsales Drüsenfeld in der Nähe der Wurzel und außerdem eine kuglige Anschwellung, welche an die Antennen-Gelenke mancher Copepoden erinnert und gleichfalls drüsiger Natur zu sein scheint. Derartig ausgestattete Tentakeln sind in der That wohl kaum anders denn als „Fangfühler“ zu deuten.

Wir sehen also, dass sich bei den Rostrarien einerseits, bei den *Magelona*-Larven andererseits die Fühleranhänge im Dienste zweier ganz verschiedener Funktionen in vollkommen divergenter Weise ausgebildet haben.

Ich hatte bei Inangriffnahme des Materials der Plankton-Expedition die Erwartung gehegt, in erster Linie auf eine Menge *Magelona*-ähnlicher Formen zu stoßen, da ich nach früheren Erfahrungen dieselben als „pelagische Charakterformen“ zu betrachten gewohnt war. Die Untersuchung hat jedoch gezeigt, dass *Magelona*-Larven höchstens

1) In der ausführlichen Arbeit genauer erörtert, wie man sich wohl die Wirkung der Fühler zu denken hat.

2) Diejenigen Spionidenlarven, bei welchen eine ausgiebige Krümmung des Körpers möglich ist, pflegen sich auch bei der Konservierung in weitaus den meisten Fällen einzurollen, während die konservierten Rostrarien stets gestreckt oder nur sehr schwach gekrümmt sind.

dann und wann als vereinzelt „Irrlinge“ in der Hochsee vorkommen. Sie hat aber auch Aufschluss darüber gegeben, warum dies der Fall ist. Geht ihnen doch, trotz ausgeprägter pelagischer Charaktere eigentlich Alles ab, was das Hochsee-Leben erfordert: vor allem Kraft, erhöhtes Schwebvermögen und die Fähigkeit einer energischen Bewegung!

Abgesehen von den Phyllocociden sind es also nur die Rostrarien, und in zweiter Linie die größeren *Mitraria*-Formen, welche mit Rücksicht auf Vorkommen und Bau den eigentlichen Hochseeorganismen zuzurechnen sind.

Freiburg im Breisgau, den 10. Sept. 1897.

Ueber die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden.

Von Dr. H. Simroth.

Bei dem Bestreben unserer Zeit, die morphologischen Verhältnisse der Organismen nicht nur möglichst eingehend aufzudecken, sondern auch mechanisch verständlich zu machen, hat es nicht an Versuchen gefehlt, welche sich die Erklärung der wunderlichen Aufwindung des Schneckenkörpers zum Ziele setzten.

Spengel's grundlegende Arbeit [14] ist noch eine rein morphologische; er zeigte, dass man von einem symmetrisch gebauten hypothetischen Vorfahr auszugehen und sich die Organe in der Umgebung des Afters (Herz, Kiemen, Nieren), die sog. Pallialorgane oder den Pallialkomplex um 180° von hinten nach vorn gedreht zu denken habe, um die Conchospirale zu erhalten.

Bütschli [1] ging einen Schritt weiter, indem er zur Erklärung dieser Drehung ein ontogenetisches Prinzip heranzog. Danach hat der rechts- und linksseitige Mantelrand eine verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit. Indem, bei Laetropie, der rechtsseitige im Wachstum stabil bleibt, der linke aber sich ausdehnt, rückt der zu Anfang am Hinterende liegende After mit den Kiemen etc. nach rechts, und die Asymmetrie ist gegeben.

Hieran suchte ich anzuknüpfen [9], indem ich mich nach einem Moment umsah, welches das ungleichmäßige Wachstum des Mantelrandes veranlassen konnte. Da bot sich allein die nur in der Einzahl vorkommende Gonade und noch mehr die einseitige, bei Laetropie rechtsseitige Lage der Begattungswerkzeuge dar. Mir drängte sich die Vorstellung auf, dass die Mollusken ihre Wesenheit in der Gezeitenzone unter dem gleichzeitigen oder abwechselnden Einfluss von Luft und Wasser erlangt haben, den breiten Saugfuß zum Befestigen an den Felsen in der Brandung, die schützende Rückendecke oder Schale

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Häcker Valentin

Artikel/Article: [Pelagische Polychätenlarven. 2. Zur Biologie der atlantischen Hochseeformen. 39-54](#)