

Monographie der Gattungen *Hesionides* Friedrich  
und *Microphthalmus* Mecznirow  
(*Polychaeta*, *Hesionidae*)

Ein Beitrag zur Organisation und Biologie  
psammobionter Polychaeten

WILFRIED WESTHEIDE

II. Zoologisches Institut und Museum der Universität Göttingen  
(Direktor: Prof. Dr. PETER AX)

Eingegangen am 15. März 1966

*Monography of the Genera Hesionides Friedrich and  
Microphthalmus Mecznirow (Polychaeta, Hesionidae).*

*Contributions to Organisation and Biology of Psammobiontic Polychaetes*

*Abstract.* Comparative studies of the genera *Hesionides* and *Microphthalmus* have produced a lot of results to anatomy, ecology, life history, locomotion and systematics (3 new species) of polychaetes. The small shape of the body, adhesive anal lobes, neuropods working like legs, aberrant complicated sexual organs, shape of the sperms, formation of spermatophores, development in cocoons, seasonal migrations etc. are considered as adaptations to the extreme environmental factors of sandy biotopes.

Inhalt

A. Einleitung . . . . .	3
B. Eidonomie . . . . .	3
C. Anatomie . . . . .	14
I. Epidermis . . . . .	14
II. Muskulatur (Körperstamm und Parapodien) . . . . .	15
III. Anallappen . . . . .	19
IV. Nervensystem . . . . .	19
V. Coelom — Blutgefäßsystem . . . . .	20
VI. Verdauungstrakt . . . . .	21
1. Pharynx . . . . .	21
2. Oesophagus . . . . .	26
3. Darm . . . . .	26
4. Enddarm . . . . .	27
5. Diskussion . . . . .	28
VII. Nephridialorgane . . . . .	31
VIII. Geschlechtsorgane . . . . .	32
1. Geschlechtsverhältnisse . . . . .	32
2. <i>H. arenaria</i> . . . . .	33
3. <i>H. maxima</i> . . . . .	41
4. <i>M. sczelkowi</i> . . . . .	42

5. <i>M. aberrans</i> . . . . .	50
6. <i>M. listensis</i> . . . . .	57
7. Diskussion . . . . .	62
D. Ökologie . . . . .	69
I. Methodik . . . . .	69
II. <i>H. arenaria</i> . . . . .	70
1. Lebensraum . . . . .	70
2. Sediment . . . . .	72
3. Vertikale und horizontale Verteilung . . . . .	73
4. Wassergehalt des Sediments . . . . .	74
5. Salzgehaltsverhältnisse . . . . .	74
6. Temperatur . . . . .	75
7. Abundanz . . . . .	77
8. Jahreszeitliche Verteilung . . . . .	78
9. Lebenszyklus . . . . .	83
III. Gattung <i>Microphthalmus</i> . . . . .	86
1. Lebensraum, Sediment, Verteilung im Biotop, Abundanz . . . . .	86
2. Lebenszyklen . . . . .	87
IV. Verhalten im Biotop . . . . .	90
V. Nahrung, Feinde, Parasiten . . . . .	92
E. Fortpflanzung und Entwicklung . . . . .	94
I. Spermaübertragung . . . . .	94
1. <i>H. arenaria</i> . . . . .	94
2. <i>M. aberrans</i> . . . . .	100
3. <i>M. sczelkowi</i> . . . . .	103
4. Diskussion . . . . .	104
II. Eiablage . . . . .	105
III. Entwicklung . . . . .	109
F. Bewegung . . . . .	114
I. Analyse . . . . .	115
II. Diskussion . . . . .	118
G. Lebensformanalyse . . . . .	120
H. Systematik . . . . .	122
I. Gattung <i>Hesionides</i> . . . . .	122
II. Gattung <i>Microphthalmus</i> . . . . .	122
III. Bestimmungsschlüssel . . . . .	126
IV. Beschreibung der untersuchten Arten . . . . .	127
1. <i>H. arenaria</i> Friedrich . . . . .	127
2. <i>H. gohari</i> Hartmann-Schröder . . . . .	129
3. <i>H. maxima</i> nov. spec. . . . .	130
4. <i>M. similis</i> Bobretzky . . . . .	133
5. <i>M. sczelkowi</i> Mecznikow . . . . .	134
6. <i>M. aberrans</i> (Webster u. Benedict) . . . . .	139
7. <i>M. southerni</i> nov. spec. . . . .	141
8. <i>M. listensis</i> nov. spec. . . . .	142
V. Verwandtschaftsbeziehungen . . . . .	146
Zusammenfassung . . . . .	147
Summary . . . . .	151
Abkürzungen in den Abbildungen . . . . .	153
Literatur . . . . .	154

### A. Einleitung

Die Polychaeten stellen einen bedeutenden Anteil an der interstitiellen Fauna, welche das Lückensystem zwischen den Sandkörnern des Meeresbodens besiedelt. Während die Archianneliden von verschiedener Seite eingehender bearbeitet wurden (PIERANTONI, REMANE, JÄGERSTEN, SWEDMARK u. a.), sind unsere Kenntnisse über die Polychaeten im engeren Sinne noch sehr gering. Neben einer Reihe systematischer Arbeiten liegen nur wenige morphologisch und biologisch orientierte Untersuchungen vor. Hier wären die Studien von REIMERS (1933) über *Sphaerodorum balticum* Reimers und von ALIKUNHI (1940—1951) über die Familie *Pisionidae*, die Bearbeitungen von *Stygocapitella subterranea* Knöllner durch KARLING (1958) und der Familie *Psammodrillidae* durch SWEDMARK (1953, 1955, 1958) zu nennen.

Wir haben die vorliegende Arbeit mit *Hesionides arenaria* Friedrich begonnen, einem typischen interstitiellen Polychaeten der Familie *Hesionidae*. Im Verlauf der Untersuchung wurden zwei weitere Hesionides-Arten — *H. maxima* nov. spec. und *H. gohari* Hartmann-Schröder — mit einbezogen. Ferner konnten drei Arten der verwandten Gattung *Microphthalmus* näher studiert werden, *M. aberrans* (Webster und Benedict), *M. szcelkowi* Mecznirow und *M. listensis* nov. spec.

Dieses Material war der Ausgangspunkt zu einer monographischen Darstellung der psammobionten Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus*. Über eine detaillierte Schilderung der Eidonomie und Anatomie hinaus wird die Ökologie, Fortpflanzungsbiologie, Entwicklung und Bewegung eingehender behandelt. Die Systematik der beiden Gattungen bildet den Abschluß.

Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. PETER AX. Für die Ermöglichung zahlreicher Arbeitsaufenthalte an der Nordsee und einer Reise zum Mittelmeer, seine stete Unterstützung und seine zahlreichen Anregungen bei der Durchführung und Ausarbeitung meiner Untersuchungen möchte ich ihm herzlich danken.

Herrn Prof. Dr. O. KINNE, Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland und Herrn Prof. Dr. G. PETIT, Direktor des Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, danke ich für die Überlassung von Arbeitsmöglichkeiten an ihren Stationen.

Besonderen Dank schulde ich auch den Herren Dr. H. J. AURICH und Dr. E. ZIEGELMEIER, List auf Sylt, sowie dem Personal der Biologischen Anstalt Helgoland für die freundschaftliche Hilfe bei meinen Aufenthalten in der Litoralstation List.

Herrn HEUNERT, Herrn PHILIP und der Assistentin Fräulein MILTHALER vom Institut für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen danke ich für Filmaufnahmen.

### B. Eidonomie

Die systematische Gruppierung der Polychaeten wird weitgehend auf Grund äußerer Strukturmerkmale vorgenommen, wie Bau des

Vorderendes, Zahl seiner Anhänge und ihre Ausbildung, Differenzierung der Parapodien und ihre Gestaltung.

Eine vergleichende Abhandlung dieser Merkmale soll ein äußeres Bild interstitieller Polychaeten zeichnen und gleichzeitig die sehr ähnlichen Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus* und ihre Arten gegeneinander abgrenzen.

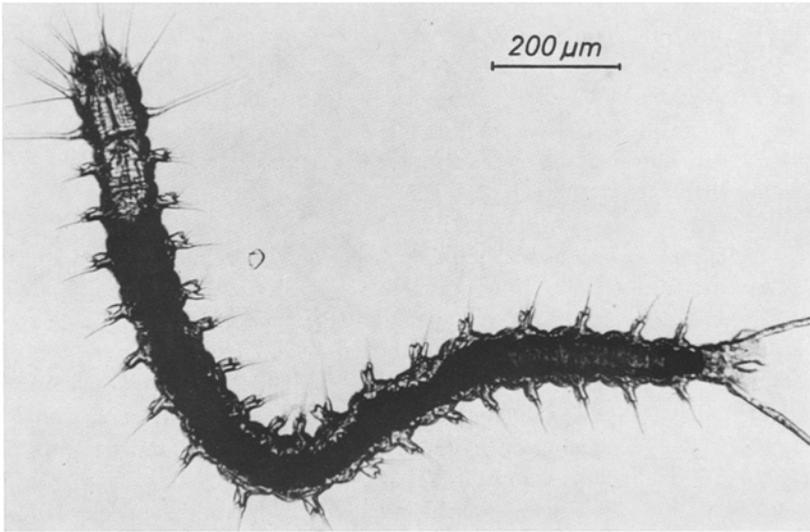


Abb. 1. *Hesionides arenaria*. Adultes Tier mit 17 Parapodiensegmenten.  
Lebendphotographie

#### *Habitus und Körpergröße*

Die Körperform von *Microphthalmus* und *Hesionides* ist schlank, langgestreckt, zylindrisch; alle Arten besitzen den nereiden Habitus typisch erranter Polychaeten (Abb. 1, 77).

Die Gattung *Microphthalmus* weist die größeren Arten auf, *M. fragilis* erreicht 15—25 mm, *M. similis* 12—18 mm. Mit 2 mm Länge sind *M. listensis*, *M. aciculata* und *M. monicornis* wesentlich kleiner. Die übrigen Arten ordnen sich zwischen diese Längenwerte ein.

Durch geringe Größe zeichnen sich auch die drei *Hesionides*-Arten aus; sie sind noch schlanker (*H. arenaria*: Breite/Länge: 1/20) und meist zierlicher als die Gattung *Microphthalmus*. Nur ausgewachsene Exemplare von *H. maxima* erinnern durch ihre plumperen Körperproportionen (Breite/Länge: 1/8) an größere Arten der Familie *Hesionidae*, z. B. *Hesione pantherina* (Breite/Länge: 1/7,5).

*H. arenaria* und *H. gohari* unterscheiden sich außer durch eine andere Form der Schwanzlappen (Abb. 5) in der Körpergröße und der Länge

der Anhänge, die ungefähr in einem Größenverhältnis von 3:1 stehen (Tabelle 11). In der Borstentracht konnten keine Abweichungen festgestellt werden.

Somit gehören diese Arten — mit der Gattung *Friedericiella* (FRIEDRICH), die auch nur ca. 2 mm lang wird — zu den kleinsten Vertretern der Familie *Hesionidae*. Sie sind gleichzeitig zusammen mit wenigen *Sylliden* die kleinsten Polychaeten überhaupt. Nur einige Archianneliden haben Körperdimensionen, die weitaus geringer sind.

### Färbung

Beide Gattungen besitzen keine auffälligen Körperpigmente oder andere farbige Strukturen. Die Färbung der Tiere ist jedoch nicht gleichartig.

*M. listensis* erscheint völlig durchsichtig oder milchigweiß, ein Erscheinungsbild, das wahrscheinlich auch die im Küstengrundwasser lebenden *M. aciculata* und *monolicornis* aufweisen; für *M. similis* wird die gleiche Farbe angegeben (LA GRECA). *M. aberrans* und *sczelkowi* variieren von farblosen Individuen bis zu solchen mit einem lockeren Pigmentierungsmuster aus bräunlichen Körnchen (Abb. 73). Der Darm hebt sich meist braunorange ab.

Für *M. fragilis* wird die Pigmentierung ähnlich beschrieben; *M. wroblembriatus* soll nach ALIKUNHI gelb sein.

*Hesionides maxima* besitzt eine sehr auffällige Tinktion. Eine bräunlich-rote Sprenkelung auf milchig-weißem Grund, mit großen roten, regelmäßig angeordneten Pigmentflecken (Abb. 70) unterscheidet diese Tiere von den unscheinbareren anderen *Hesionides*-Arten. *H. arenaria* hat bräunliche Pigmente in der Epidermis eingelagert.

*H. gohari* ist glasig farblos, an den Seiten mit einem rötlichen Schimmer versehen, ein Merkmal, auf das auch FIZE (1963) aufmerksam macht und das sich zur Arterkennung bei lebenden Individuen verwerten läßt.

### Vorderende

Charakteristische Unterscheidungsmerkmale der beiden Gattungen liegen in der Ausgestaltung ihres Vorderendes; hier bestehen weitgehende Differenzen in der Zahl der Anhänge und Segmente und der Ausbildung von Sinnesorganen.

Das *Prostomium* ist bei *Microphthalmus* in Form einer Kapsel — besonders im fixierten Zustand — gut gegen die nachfolgenden Segmente abgesetzt. Bei *M. southerni* ist es durch eine caudale Einkerbung offensichtlich herzförmig gestaltet (SOUTHERN, 1914; Fig. 6A) (Abb. 75), was aber wohl für die übrigen Arten nicht zutrifft. Dieses Merkmal muß daher aus der Gattungsdiagnose (FAUVEL, 1923) eliminiert werden.

Fünf *prostomiale Tentakel*<sup>1</sup> (Fühler) (MECZNIKOW) sind charakteristisch für die Gattung (Abb. 73, 76); davon inserieren zwei immer unmittelbar am vorderen Rand des Prostomiums, ein weiterer unpaarer Anhang steht auf einer Art Brücke zwischen Prostomium und nachfolgendem Segment (Antennen) (FAUVEL, FRIEDRICH). An der Ventralseite des Kopfklappens, zu beiden Seiten der sich in das 1. Segment ein-senkenden Mundöffnung sind zwei weitere Anhänge am Prostomium angeheftet; sie werden in der Literatur im allgemeinen als Palpen gedeutet (FAUVEL, FRIEDRICH). Die nachfolgenden drei Segmente tragen an jeder Seite ein Paar Tentakelcirren. Die entsprechenden Segmente sind deutlich voneinander getrennt.

Die *Tentakelcirren* sind wie die Anhänge des Prostomiums ungliedert und ebenfalls mit kleinen unregelmäßigen Schwellungen versehen, auf denen wenige Sinneshärchen stehen; Borsten sind in diesen Metameren nicht vorhanden.

Im ersten dieser Segmente liegt der Mund. Es ist eine weite, mit einer faltigen Membran ausgekleidete Höhle, in die die Pharynxpapillen hineinragen. Das Prostomium ist dieser Schlundhöhle dachförmig vorgelagert.

Im basalen Teil der Kopfkapsel befinden sich bei allen Arten zwei kleine farbige *Augenflecke* (Name der Gattung!) in Form von Anhäufungen kleiner Pigmentkörnchen ohne Linse (Abb. 73, 76). Bei den meisten Arten sind sie rot, bei *M. southerni* schwarz.

Typisch für die Gattung ist auch ein Paar *Nuchalorgane*, die als ringförmig bewimperte, halbkugelförmige Felder zu beiden Seiten des medianen dorsalen Tentakels zwischen Prostomium und 1. Tentakelcirrensegment dem Vorderende aufsitzen (Abb. 73, 76). Sie können vom Tier aktiv ein- und ausgestülpt werden. In dieser Form wurden sie nachgewiesen für *M. aberrans*, *listensis*, *sczelkowi*; an fixiertem Material wurden sie bei *M. sczelkowi* var. *cantabrica* (AUGENER, 1940), *M. aciculata* (HARTMANN-SCHRÖDER, 1962) und *M. fragilis* (LA GRECA, 1950) gefunden.

Die *Hesionides*-Arten zeigen gegenüber *Microphthalmus* eine weitgehende Cephalisation des Vorderendes. Die Zahl der Tentakelcirren ist reduziert, und zwei Segmente sind wahrscheinlich miteinander verschmolzen.

Das *Prostomium* stellt wieder eine breite, fast rechteckige Kapsel dar, die als relativ flaches, zu beiden Seiten abgerundetes Dach dem übrigen zylindrischen Körperstamm angeheftet ist (Abb. 2).

FRIEDRICH (1937) ordnete die drei dorsalen Anhänge (Antennen) des Vorderendes dem Prostomium zu und hielt die acht übrigen paarigen Gebilde für ventrale bzw. dorsale Tentakelcirren zweier Segmente.

<sup>1</sup> Wir bezeichnen in dieser Arbeit alle Anhänge des Prostomiums als Tentakel und unterscheiden sie so von den aus Parapodien hervorgegangenen Tentakelcirren.

Entgegen dieser Vorstellung betrachten wir nicht nur die beiden dorsalen und den medianen unpaaren Tentakel als zum Prostomium gehörig, sondern auch die als erste Tentakelcirren beschriebenen Anhänge (s. auch LAUBIER, 1965), da sie ihrer Lage nach mit den als Palpen bezeichneten Anhängen anderer Hesioniden zu vergleichen sind.

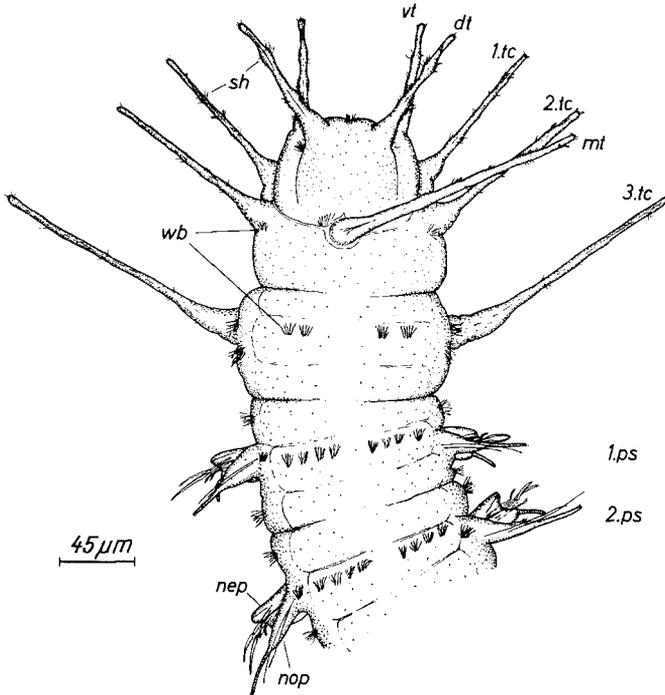


Abb. 2. *H. arenaria*. Vorderende. Zeichnung nach Lebendpräparat. Leicht gequetscht

Die sechs anderen Anhänge lassen sich dann als *Cirren* borstenloser Segmente deuten. Das letzte Paar ist von den beiden vorderen durch eine scharfe Segmentgrenze getrennt; dieses Metamer besitzt also ganz sicher nur zwei Tentakelcirren. Die vier übrigen Anhänge gehören daher ebenfalls nicht zu einem Segment, sondern sind nach vorn zusammengerrückte Cirren zweier verschmolzener Metamere.

So besitzt die Gattung *Hesionides* nach unserer Auffassung fünf prostomiale Anhänge (Tentakel) und drei Paar Tentakelcirren, eine Anordnung, die derjenigen von *Microphthalmus* weitgehend entspricht. Nur der bei dieser Gattung schon schwächer ausgebildete ventrale Cirrenast fehlt hiernach bei *Hesionides*.

Das Prostomium hat keine *Augen* oder Nuchalorgane. Es wurden allerdings zwei Exemplare von *H. arenaria* beobachtet, die an einer

Seite rotbraune unregelmäßige Pigmentflecken besaßen, ähnlich den Augen von *Microphthalmus* (Abb. 3). Sie werden von uns als rudimentäre Bildungen betrachtet und geben den Hinweis, daß die Augenreduktion ein phylogenetisch junges Merkmal ist. Ein ähnliches Phänomen ist bei der Syllide *Petitia amphophthalma* Siewing (SIEWING, 1956) zu beobachten, die im gleichen Biotop (Mittelmeer und Atlantik) zusammen

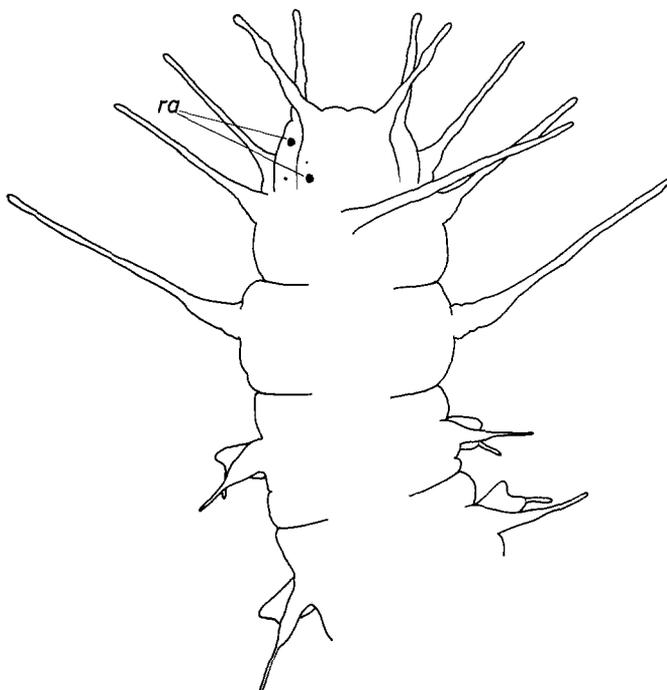


Abb. 3. *H. arenaria*. Vorderende mit rudimentären Augen (s. Text)

mit *H. arenaria* vorkommt. Hier werden Augen bei jüngeren Tieren zwar noch angelegt, innerhalb des postembryonalen Wachstums aber zurückgebildet; ältere Exemplare sind daher augenlos wie *Hesionides*.

Die Anhänge des Vorderendes dürften bei *Microphthalmus* und *Hesionides* als Sinnesorgane fungieren. So sind die prostomialen Anhänge bei *H. arenaria* mit charakteristischen Anschwellungen versehen (Abb. 2). Besonders deutlich sind diese an den dorsalen Tentakeln, die ein mäßig verdicktes Tentakelende, eine keulenförmige Verdickung in der Mitte und eine ebenso verdickte Stelle oberhalb der Basis erkennen lassen. An diesen Knoten stehen kleine starre Sinneshärchen gehäuft. Die ebenfalls nach vorn gerichteten ventralen Tentakel weisen eine ähnlich unregelmäßige Gliederung auf. Die übrigen Anhänge besitzen dagegen nur in Gruppen stehende Sinneshärchen.

In Vitalfärbungen mit Methylenblau wurde die Existenz eines peripheren Nervensystems in diesen Gebilden nachgewiesen. Stellung und Haltung der Tentakel weisen ebenso auf ihre Funktion als Tastorgane hin. Zusammen mit den Tentakelcirren vermögen sie ungefähr einen halbkugelförmigen Raum am Vorderende des Tieres abzutasten.

*Parapodien*

Bei *Microphthalmus* und *Hesionides* folgen auf die Tentakelcirren-segmente in Größe und Ausdehnung fast völlig gleichartige, deutlich gegeneinander abgesetzte Metamere mit *Parapodien*.

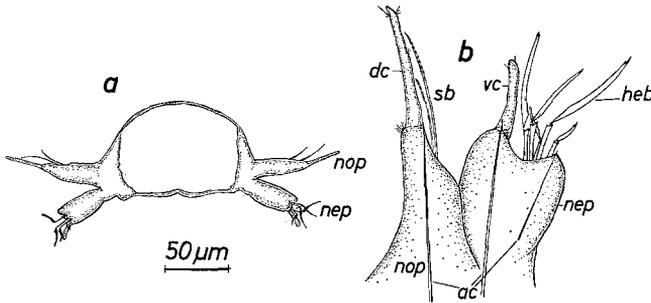


Abb. 4 a u. b. *H. arenaria*. a Parapodiensegment. b Parapodium. Zeichnung nach Lebendpräparat; von oben gesehen

Ihre Zahl weist unter den einzelnen Arten große Unterschiede auf. Auch innerhalb einer Species sind die Verhältnisse nicht konstant; ältere Individuen haben eine größere Segmentzahl als jüngere.

Der Querschnitt eines Metamers hat die Form eines Halbkreises oder einer halben Ellipse; die Ventralfläche ist abgeplattet.

Die zweiästigen Parapodien (= parapode subbirème) zeigen in Bau und Borstenbewaffnung nicht nur weitgehende Unterschiede zwischen den beiden Gattungen, sondern auch artspezifische Differenzen. Bei beiden Gattungen ist das *Notopodium* zu einem Dorsalcirrus reduziert. Dieser Dorsalast wird bei *Hesionides* vom Neuropodium weitgehend getrennt (Abb. 4); beide besitzen eigene Sockel, die sich nur an der Basis berühren. Sie stehen nicht senkrecht übereinander; das Notopodium ist nach caudal versetzt.

Der Sockel des Dorsalcirrus ist ein schmaler, unregelmäßiger, schräg-zulaufender Kegel. Der Cirrus selbst macht die Hälfte des Notopodiums aus; es ist ein starrer runder Ast mit wenigen Sinneshaaren (*dc*). Die Spitze ist eingekerbt.

Für den Dorsalast sind einfache, weitgebogene Borsten mit feinen Sägezähnen an der Spitze typisch; *H. arenaria* und *gohari* besitzen zwei

solcher Borsten (Abb. 4), *H. maxima* drei oder vier; eine Acicula im Dorsalast ist allen drei Arten eigen.

Das *Neuropodium* ist von dorsal betrachtet eine schwach herzförmig ausgebildete Aussackung mit einem nach unten abstehenden kleinen Cirrus. Es ist nach ventral abgewinkelt am Körperstamm befestigt, ein Organisationsmerkmal, das für die Bewegungsweise der Tiere von hervorragender Bedeutung ist.

In der Höhe des Cirrus läuft eine kräftige Acicula aus; eine feine nadelartige Borste der gleichen Art durchbricht die Körperwand im rostralen Teil des *Neuropodiums*. Dazwischen liegt ein Bündel zusammengesetzter, heterogompher Borsten (*heb*), wie sie für die *Hesioniden* typisch sind, mit einem sensenförmigen bifiden distalen Teil unterschiedlicher Länge (Sichelborsten) (FRIEDRICH) (Abb. 4). Die Anzahl dieser Borsten zeigt keine großen Differenzen innerhalb der Gattung.

Diesem gleichmäßigen Bau des *Hesionides*-Parapodiums stehen weit größere Differenzierungen bei den *Microphthalmus*-Arten gegenüber. Das ebenfalls reduzierte, nur aus Dorsalcirrus mit Sockel bestehende *Notopodium* ist nur bei *M. sczelkowi* weitgehend vom Ventralast getrennt (Abb. 72); bei den übrigen Arten ist es der Basis dieses Astes aufgesetzt (Abb. 72, 76 b). Der dorsale Cirrus ist entweder von geringerer Größe und überragt das *Neuropodium* nicht oder nur wenig (*M. aberrans*, *M. sczelkowi*) (Abb. 72 a u. b), oder aber dieser Anhang ist zu einem langen, fadenförmigen Gebilde verlängert (*M. listensis*, *M. similis*) (Abb. 76 b).

Die dorsale Beborstung weist ebenfalls alle Übergänge auf. *M. fragilis* und *M. urofimbriatus* haben ein großes Borstenbündel aus 12—18 Borsten (Schwimmvermögen!). Bei den übrigen Arten sind die einfachen Borsten dieser Bündel völlig (*M. sczelkowi*, *southerni*, *similis*) oder sehr weit (*M. aberrans*, *aciculata*, *ancistrostyliformis*, *listensis*, *monicornis*) reduziert.

Acicula und Kammborste — Ausnahmen bilden wohl nur *M. aciculata* und *monicornis* — bleiben erhalten und erfahren eine für jede Art spezifische Ausgestaltung.

Das *Neuropodium* zeigt eine bei allen Arten recht gleichförmige Gliederung. Es besteht aus einer breiten kegelförmigen Aussackung der Körperwand mit einer rostralen Zunge und einem caudal oder ventral angebrachten Cirrus, dessen Länge bei den einzelnen Arten sehr differieren kann (Abb. 72 a u. b, 76 b).

Eine kräftige Acicula stützt und leitet jeweils ein Bündel von Ventralborsten. Bei *M. fragilis* und *urofimbriatus* setzt es sich aus den verschiedensten Typen zusammen, bei *M. aberrans*, *sczelkowi*, *listensis*, *ancistrostyliformis*, *aciculata*, *monicornis* besteht das Bündel aus zusammengesetzten Borsten eines Typs und einer einfachen stumpfen, acicula-

ähnlichen Borste. Letztere ist außen an der Spitze der lamellenförmigen Zunge befestigt und kann diese Aussackung des Neuropodiums hin- und herbewegen. Am lebenden Tier ist die Zungenspitze zum Körper herangezogen; bei der Fixierung wird die Borste gespreizt, und die Zunge erhält dadurch ihre größte Ausdehnung. Diese Verhältnisse konnten bei *M. sczelkowi*, *aberrans*, *listensis* beobachtet werden, sind aber wohl bei allen anderen Arten ebenso gegeben.

Die zweiteiligen Borsten stimmen in der Form mit den *Hesionides*-Borsten überein. Besonderheiten sind die feinen, länglich-ovalen Zähnen des distalen Teils und der zweispitzige Borstenschaft (*M. sczelkowi*, *aberrans*, *listensis*) (Abb. 72e, f). Der distale sensenförmige Teil ist meist bifid, kann aber auch einspitzig gestaltet sein (*M. listensis*, Abb. 76c).

Innerhalb der Gattung *Microphthalmus* wird also die Zahl der Borsten und auch die Vielfalt der Borstentypen reduziert.

### *Pygidium*

Das *Pygidium* hat bei *Hesionides* und *Microphthalmus* durch die Ausbildung besonderer Anhänge eine bemerkenswerte Spezialisierung erfahren. Alle Arten besitzen unterhalb von zwei einfachen *Analcirren* (= Uriten) eine (*Microphthalmus*) oder zwei (*Hesionides*) mit Haftsekretedrüsen versehene *Anallamellen* (Abb. 5, 74). Diese Analanhänge sind einfache, jedoch sehr wirkungsvolle Haftorgane von spezifischer Form, so daß sie zur Artdiagnose herangezogen werden können.

Die beiden Lamellen von *H. arenaria* liegen als breite, fächerförmige Lappen vor (Abb. 5a); sie können durch Muskelzüge nach außen und nach unten abgewinkelt werden. Zwischen sich lassen sie einen ungefähr V-förmigen Raum frei. Die Drüsengänge laufen mehr oder weniger parallel und münden am Rande aus (Abb. 10).

Besonders häufig werden Individuen mit Analplatten in Form von kleinen rundlichen Ausstülpungen des letzten Segmentes und mit plumpen kurzen *Analcirren* beobachtet (Abb. 5b). In der Kultur verlängern sich die Uriten dieser Tiere sehr schnell und auch die Lamellen erreichen nach ca. 8 Tagen über stummelförmige Zwischenstadien (Abb. 5c) die natürliche Größe und Ausbildung normaler Anhänge. Hier handelt es sich somit um Regenerationserscheinungen. Eine derartige Neubildung kann sehr weit in der vorderen Hälfte der Tiere stattfinden; noch Individuen mit vier Parapodienpaaren wurden bei der Regeneration von Analanhängen beobachtet. Das Hinterende von *H. gohari* (Abb. 5d) besitzt große Ähnlichkeit mit diesen Stadien. Das *Pygidium* dieser Art ist aber daran zu erkennen, daß die beiden eigentlichen Haftlappen eine breite, fast quadratische Basis besitzen.

Als weitere Anomalien wurden gefunden: Drei Schwanzlappen, Insertion beider Uriten auf einer Seite und ein großer, breiter voll

funktionsfähiger Lappen, der in ganzer Breite am Pygidium ansetzt (Abb. 5e).

Eine derartig einfache Lamelle ist von den ebenfalls ungegliederten einfachen Schwanzlappen der *Microphthalmus southerni* und *monilicornis* nicht zu unterscheiden. Die gleichfalls ähnlichen Analplatten von *M. aberrans* und *szcelkowi* besitzen meist eine kleine mediane Einkerbung

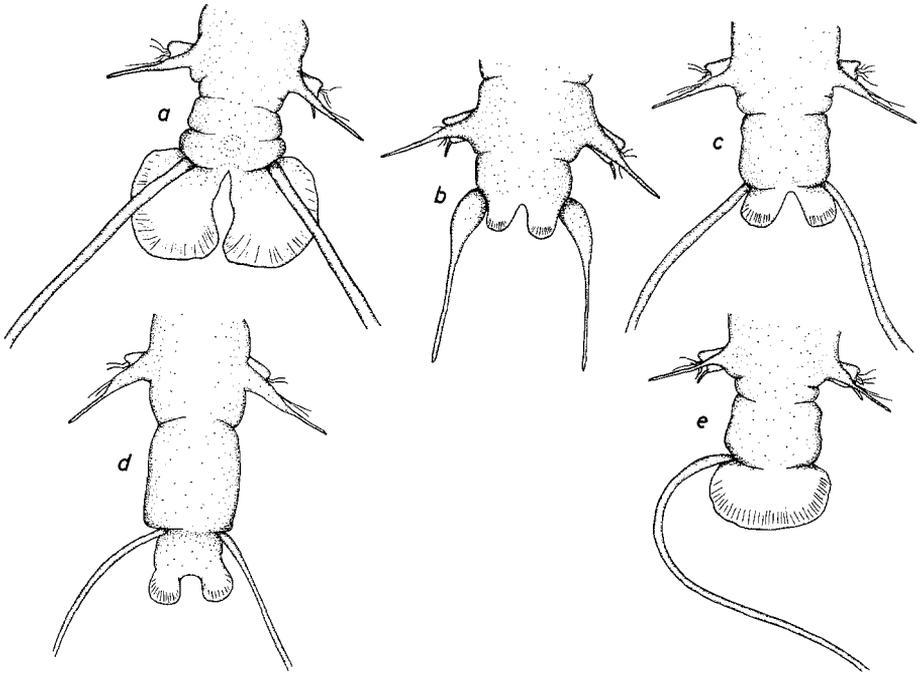


Abb. 5 a—e. Hinterenden. a *H. arenaria*; normale Schwanzlappen. b, c *H. arenaria*; Regenerationsstadien. d *H. gohari*; normale Schwanzlappen. e *H. arenaria*; Pygidium mit nur einem Schwanzlappen

(Abb. 74). Der glattrandige Haftanhang der *M. listensis* ist breit fächerförmig auf einer schmalen Basis (Abb. 78).

*M. fragilis*, *similis* und *urofimbriatus* (Name!) besitzen Schwanzlappen mit fransenförmigen, unregelmäßigen Papillen (Abb. 71), in denen sich die ausmündenden Drüsenkanälchen konzentrieren.

#### *Bewimperung*

Spezielle *Atmungsorgane* in Form von Kiemen sind nicht entwickelt. Die Aufnahme des Sauerstoffs muß durch das dünne Integument oder über den Darmkanal erfolgen.

Bei verschiedenen Arten existiert eine spezielle *Bewimperung*, welche eine relativ starke Wasserbewegung am gesamten Körper erzeugt; sie läßt sich durch feine Detritusteilchen über betäubten Tieren sichtbar machen. Auf eine intestinale Atmung weist die starke Cilienbewegung im Enddarm und Darm hin (Abb. 15).

Die Bewimperungsverhältnisse von *H. arenaria* und *M. listensis* (s. S. 144) wurden näher untersucht.

Bei *H. arenaria* besteht die Bewimperung aus einzelnen, ein wenig in die Epidermis eingesenkten Büscheln aus ca. 25 Wimpern, die regelmäßig über den Körper verteilt sind (Abb. 2). Sie finden sich am Vorderende seitlich ventral von den paarigen dorsalen Tentakeln, in den Hautfalten des Schlundrohres und zu beiden Seiten des unpaaren medianen Tentakels. Cilien sind weiterhin caudal an der Basis des 2. Tentakelcirrenpaares vorhanden und caudal, etwas seitlich zur Ventralseite verschoben, an der Basis des 3. Tentakelcirrus. In der Höhe dieser Anhänge läuft über den Rücken eine Reihe von mindestens vier Wimperbüscheln, während die nachfolgenden Segmente in Höhe der Parapodien wenigstens acht Wimperfelder aufweisen. Jeder parapodiale Cirrus besitzt dorsal eine Wimperanhäufung; vor und hinter jedem Parapodium stehen ebenfalls Cilien. Besonders stark ist die Bewimperung auch auf dem Pygidium.

Alle Wimperbüschel schlagen ununterbrochen und erzeugen einen Wasserstrom, der von hinten nach vorn über das Tier zieht.

#### *Diskussion*

Die äußere Gestalt der Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus* läßt im Vergleich zu den übrigen Vertretern der Familie Hesionidae keine größeren Differenzierungen erkennen. Einige Besonderheiten sollen hingegen noch einmal hervorgehoben werden.

Die Körperform ist auffallend gestreckt. Die Zahl der Cirren des Vorderendes wird bei *Hesionides* reduziert. Die Tentakel sind stärker entwickelt, die Tentakelcirren gedrungener, kürzer und nicht gegliedert. Die Parapodien wiederum sind sehr übereinstimmend, erfahren aber bei *Hesionides* durch das Auseinanderrücken der beiden Äste eine auffallende Umgestaltung. Signifikant ist vor allem die weitgehende Reduktion oder der vollständige Verlust von Sinnesorganen (Augen, Nuchalorgane). Am Pygidium kommt es zur Ausbildung spezieller Haftlappen, eine durch den Biotop bedingte Eigentümlichkeit, die neben *Hesionides* und *Microphthalmus* nur *Friedericiella pacifica* (Friedrich) aufweist.

Innerhalb der *Hesionidae* erscheint diese Art von der südamerikanischen Pazifikküste auch auf Grund größerer Übereinstimmungen in der äußeren Gestalt des Vorderendes als nächstverwandte Form der

Gattungen *Microphthalmus* und *Hesionides*. Für das Genus *Alikunhia* (Alikunhi) liegen zu wenig Angaben vor, um sie in die Diskussion einzubeziehen.

### C. Anatomie

#### *Methodik*

Für die anatomisch-histologischen Untersuchungen kamen bewährte Methoden zur Anwendung. Fixiert wurde mit Bouin, verschiedenen Sublimat-Gemischen und Formol; die besten Ergebnisse lieferte das schwach erhitze Bouinsche Gemisch. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN (HTH) und Eosin Gegenfärbung (EO) und mit der Azan-novum-Methode. Einer zu starken Kontraktion und Verwindung der Tiere bei der Fixierung wurde durch vorübergehende Betäubung ( $MgCl_2$  oder  $MgSO_4$ ) oder durch Erwärmung (ca.  $60^\circ C$ ) des Fixierungsmittels entgegengewirkt. Die Einbettung erfolgte in Paraffin (Schmelzpunkt  $58-60^\circ C$ ) über Methylbenzolat; Schnittdicke  $3-5 \mu m$ .

#### *I. Epidermis*

*Hesionides arenaria*. Die *Epidermis* von *H. arenaria* ist ein relativ dünnes Epithel von unregelmäßiger Ausdehnung. Sie gliedert sich in einen peripheren Teil mit zahlreichen kleinen Vakuolen (Abb. 6) und eine basale Schicht mit Zellkernen. Zellgrenzen sind zumeist nicht deutlich erkennbar, so daß die gesamte Körperdecke lichtoptisch syncytial erscheint. Eine zarte Kutikula ist vorhanden. Eine Basalmembran konnte nicht festgestellt werden.

Der Epidermis liegt der Hautmuskelschlauch an; zahlreiche Muskeln, z. B. die Dorsoventralmuskeln, sind direkt mit der Körperdecke verbunden und nehmen hier ihren Ursprung. Gehirn und Bauchmark sind zum Teil mit dem Epithel verwachsen.

Die *Vakuolisierung* der Epidermis ist ein charakteristisches histologisches Merkmal. Die unregelmäßigen, nur durch dünne Plasmastränge getrennten Safräume bilden besonders dorsal und lateral sowie auf dem Prostomium ein flächenhaftes Kissenpolster (Abb. 12, 21 b, d, e).

Es tritt in analoger Ausprägung als chordoidartiges Gewebe im Ektoderm von interstitiellen Turbellarien der Kalyptorhynchia-Familie Cystiplanidae (KARLING, 1964) und Gastrotrichen der Ordnung Macro-dasyoidea auf (Ax, 1966).

Wir deuten diese Hautstücke als elastischen Mantel, der die Tiere vor Verletzungen durch die aufgewirbelten Sandkörner der Brandungszone schützen kann. Darüber hinaus wird durch die Vakuolisierung eine Art Exoskelett geschaffen, welches es den Tieren ermöglicht, sich durch schmalste Porenräume zu zwängen. Vermutlich steht die elastische Versteifung der Körperdecke auch in Zusammenhang mit der aberranten laufenden Bewegungsweise.

*Gattung Microphthalmus*. Die *Microphthalmus*-Arten besitzen ebenfalls eine unregelmäßige, nur dorsal mehrere  $\mu m$  dicke Körperdecke.

Zellgrenzen und Basalmembran sind nicht zu erkennen; die Kerne sind unregelmäßig verteilt. Auf der Dorsalseite, besonders bei *M. listensis*, finden sich zahlreiche Sekretgranula.

Erst zur Zeit der weiblichen Geschlechtsreife zeigt das Epithel bei *M. sczelkowitzii* und *M. aberrans* eine lokal begrenzte erhebliche Größenzunahme. Vorzugsweise im weiblichen aber auch im männlichen Körperabschnitt füllen sich einzelne Epidermiszellen mit nicht geformtem, eosinophilen Sekret, das sich mit Azan blau färbt.

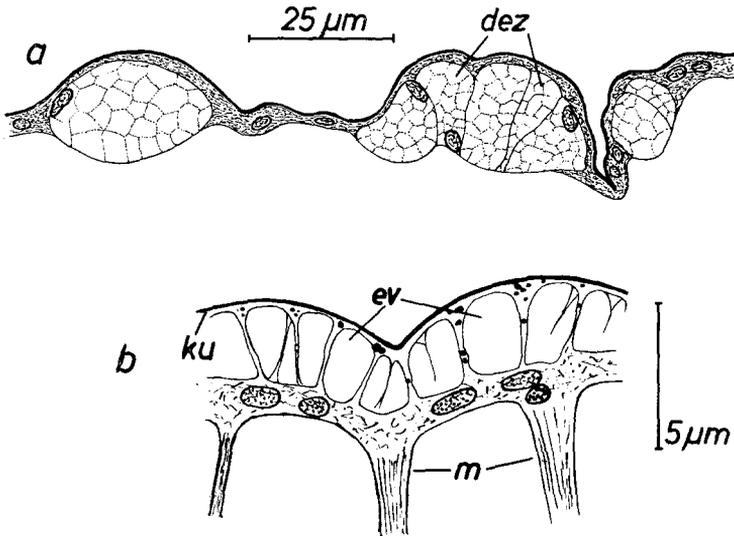


Abb. 6 a u. b. Epidermis. a *M. sczelkowitzii*. Clitellare Epidermisdrüsen. b *H. arenaria*. Chordoidartiges Vakuolenpolster

Derartige Sekretzellen liegen einzeln oder meist in Gruppen lateral und dorsal in der Körperdecke und bilden hier unregelmäßig gestaltete Pakete (Abb. 6a, 30, 31, 35), die den Körperquerschnitt der Tiere stark vergrößern und bei *M. aberrans* eine Höhe von 35  $\mu\text{m}$  erreichen. Das Sekret dient zum Bau der Kokons bei *M. sczelkowitzii* bzw. der großen Laichballen bei *M. aberrans*. Ihre Funktion entspricht damit der eines Clitellums bei Oligochaeten und Hirudineen, und wir bezeichnen sie als *clitellare Epidermisdrüsen*. Vermutlich treten die Sekrete durch Aufplatzen der Epidermiszellen aus.

## II. Muskulatur (Körperstamm und Parapodien)

Die Muskulatur wurde in erster Linie bei *H. arenaria* untersucht. Bei den *Microphthalmus*-Arten sind im Bereich des Körperstammes weitgehende Übereinstimmungen festzustellen; im Zusammenhang mit

einer anderen Bewegungsweise zeigen die Parapodien dagegen eine schwächere Ausbildung der kontraktile Elemente.

*H. arenaria* besitzt keinen geschlossenen *Hautmuskelschlauch* und stimmt hierdurch wohl mit den meisten erranten Polychaeten überein. Die Parapodien teilen die Muskulatur des Körperstammes in einen ventralen und einen dorsalen Bereich.

Die dorsale Muskulatur von *Hesionides* besteht aus Ring-, Längs- und Diagonalfasern (Abb. 8). Die Ringmuskulatur (*drm*) setzt seitlich am Körper oder unterhalb der ventro-lateralen Muskulatur an und zieht

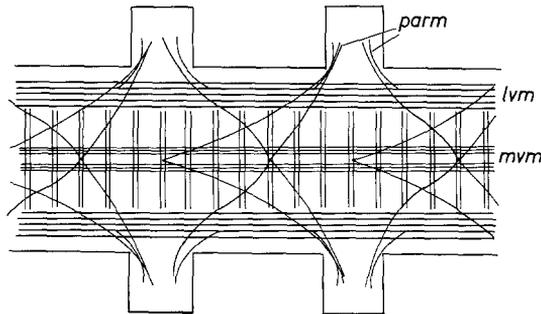


Abb. 7. *H. arenaria*. Ventrale Muskulatur; Horizontalschnitt in Höhe der Neuropodien durch zwei Segmente. Stark schematisiert

unmittelbar unter der Epidermis von einer Seite über den Rücken zur anderen. Es sind einzelne Fasern, die zusammen mit diagonal verlaufenden Strängen ein weitmaschiges Netzwerk bilden.

Diesem peripheren Mantel folgt einwärts ein sich lateral verbreiterndes Lager aus lamellenförmigen Längsmuskeln (*dlm*). Es bildet die Hauptmasse der dorsalen kontraktile Elemente des Körperstammes.

Die ventrale Muskulatur ist stärker ausdifferenziert. Sie besteht aus Längselementen und dazu senkrecht liegenden Quer- oder Diagonalmuskelfasern.

Am stärksten sind zwei latero-ventral liegende Muskelbündel (*lvm*) ausgebildet, die sich aus ca. 10 lamellenartigen Muskelzellen zusammensetzen; die Fibrillen verlaufen parallel zur Körperachse. Die Zellen stehen hochkantig, eng nebeneinander und bilden im Querschnitt halbkreisförmige Bündel (Abb. 8, 21 c—f). Diese entspringen am Vorderende neben der Schlundkommissur; in den Anallappen endigen sie als flaches, sich auffaserndes Netzwerk (Abb. 10).

Die mediane ventrale Längsmuskulatur (*mvm*) verläuft oberhalb des Bauchmarks. Es sind wenige kleine Muskelemente, meist schräg zur Seite geneigte Doppellamellen (Abb. 8, 21 c—f).

Zwischen der medianen und der lateralen Längsmuskulatur sind in jedem Segment sieben querverlaufende Fibrillenbündel angeordnet (Abb. 7). Sie heben sich teilweise von der Ventralfläche ab und laufen als Dorsoventralmuskeln (*dvm*) seitlich zum Integument.

Die *Parapodienmuskulatur* (*pam*) wurde vor allem an Quetschpräparaten untersucht. Besonders in den Anhängen des 1. und 2. Segments ist die Anordnung am lebenden Tier besser erkennbar als an histologischen Präparaten.

Das Notopodium hat keine Funktion bei der Fortbewegung der Tiere. Es ist daher nur an seinem unteren Ende mit zwei Muskelbändern an jeder Seite im Inneren des Körpers verankert, die eine Art bewegliche „Wippe“ bilden (*mnop*) (Abb. 9a). Gleichmäßige oder ungleichmäßige Verkürzung und Erschlaffung der einzelnen Muskelstränge streckt die Borsten nach außen und bewegt sie nach vorn und nach hinten. Die gleiche Aufgabe haben noch einzelne Muskelfibrillen, die parallel zu den Borsten im Borstensack (*bs*) verlaufen.

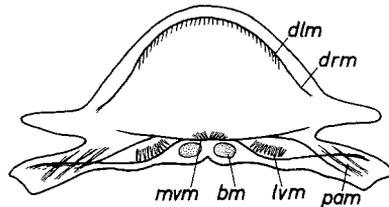


Abb. 8. *H. arenaria*. Muskulatur; Querschnitt durch ein Parapodiensegment. Schematisiert

Die kräftigen Muskeln des Neuropodiums sind die Träger der Lokomotion. Die äußeren im Ventralast liegenden Muskeln sind im wesentlichen in zwei antagonistischen Fibrillensträngen konzentriert (Abb. 9b). Die Ventralseite wird von einem sehr starken Bündel (*ret*) umfaßt, das sich peripher in zahlreiche Elemente auffasert. Es kommt aus caudaler Richtung und arbeitet als Retraktor. Ein zweites schwächeres Bündel (*pro*) zieht dagegen von vorn in die dorsalen peripheren Bezirke des Neuropodiums und teilt sich hier auf. Es fungiert als Protraktor und hat so die Aufgabe, den Ventralast vom Boden abzuheben und nach vorn zu ziehen. Ein wahrscheinlich von der Transversalmuskulatur ausgehender fibrillärer Strang läuft gerade in den ventralen Teil des Astes; er hat die Aufgabe, ihn in einem bestimmten Winkel am Körperstamm zu fixieren.

In den Hohlzylinder des Neuropodiums ist ein ebenfalls beweglicher Borstensack (*bs*) eingelassen. Er wird in ganzer Länge von der starken Acicula durchzogen. Wie bei den meisten Polychaeten sind in der Gattung *Microphthalmus* die ventralen Borsten als gemeinsames Bündel in einem derartigen Borstensack befestigt, gleiten an der Acicula hin und her und werden aus dem Parapodium ein- und ausgespreizt. Bei *H. arenaria* sind dagegen die zusammengesetzten Borsten und die kleine Acicula fest in der distalen Hälfte des Borstensackes verankert und können in keiner Weise bewegt werden. Der Borstensack selbst ist

dagegen beweglich; an seinem unteren Ende sind mehrere frontal und caudal ansetzende Muskeln zu erkennen (Abb. 9c).

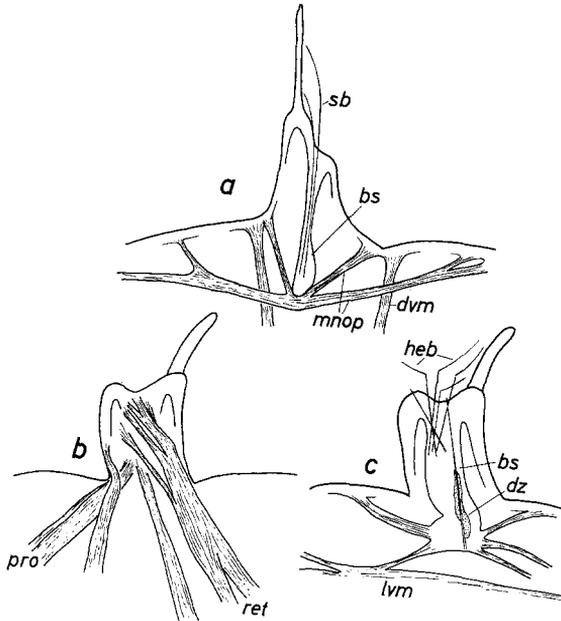


Abb. 9a—c. *H. arenaria*. Parapodialmuskulatur. a Notopodiale Muskulatur. b Pro- und Retraktoren des Neuropodiums. c Muskulatur des neuropodialischen Borstensackes

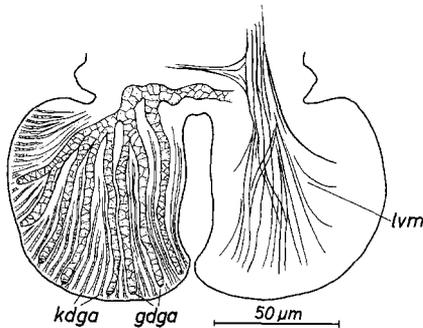


Abb. 10. *H. arenaria*. Schwanzlappen mit Drüsengängen und Muskulatur

Die in das Neuropodium vordringenden Muskelfasern sind im Inneren des Körpers auf der Ventralseite befestigt und bilden hier die innere Parapodienmuskulatur. Ihr Verlauf ist nur in groben Zügen zu analysieren (Abb. 7). Ein Teil der Pro- und Retraktoren nimmt seinen Ursprung von den latero-ventralen Muskeln, andere sind an bestimmten

Quermuskeln zwischen den medio-ventralen Längsmuskeln befestigt. Wichtig für die Koordination erscheint besonders die Überkreuzung von Muskelfasern, die in gegenüberliegenden Parapodien benachbarter Segmente inserieren.

### III. Anal-Lappen (*al*)

Die großen tellerförmigen *Anallappen* von *H. arenaria* inserieren mit breiter Basis am Pygidium (Abb. 5, 10).

Eine flache, netzförmig verzweigte Muskelschicht (*lvm*) verleiht ihnen große Beweglichkeit. Diese Muskeln sind die Endverzweigungen der beiden mächtigen latero-ventralen Bündel des Körperstammes. An der Basis der Haftorgane stehen sie durch eine querverlaufende Kommissur in Verbindung.

Dorsal über der Muskelschicht liegen zwei Typen von Drüsengängen. Einmal handelt es sich hier um viele kleine, stark lichtbrechende Kanälchen (*kdga*), die parallel verlaufen und am Rand ausmünden. Sie gehen wahrscheinlich von wesentlich größeren Drüsengängen (*gdga*) aus, die dorsal von ihnen unmittelbar unter der Oberseite der Haftorgane liegen. Diese bilden ein vielfingrig verzweigtes Gangsystem, das noch innerhalb des Pygidiums beginnt und mit den entsprechenden Kanälen des anderen Anhangs in Verbindung steht. Ihre Außenöffnung haben sie auf der Dorsalseite nur wenig vor dem Lappenrand. Mindestens eine dieser Röhren mündet auch dorsal auf der Mitte des Lappens aus. Beide Kanalsysteme enthalten eosinophiles, nicht geformtes Sekret, das sich mit Azan tiefblau anfärbt. Die Haftlappen der *Microphthalmus*-Arten sind ähnlich gebaut. Das Festheften der Tiere mit Hilfe dieser Analanhänge beruht mithin auf einem Zusammenspiel von Muskulatur — welche die Lamellen an das Substrat preßt — und Haftsekreten, die den äußeren Rand dort verkleben lassen. Anheften und Loslösen sind aktive Handlungen der Tiere, die in gleicher Schnelligkeit ablaufen.

### IV. Nervensystem

Das zentrale Nervensystem setzt sich aus dem kompakten Gehirn und einem durch den Körperstamm ziehenden paarigen, mit gangliösen Anschwellungen versehenen Bauchmarkstrang zusammen; die beiden nervösen Elemente werden durch eine die Schlundhöhle ringförmig umfassende Schlundkommissur (*sk*) verbunden.

Das *Gehirn* von *H. arenaria* ist relativ groß. Es liegt oberhalb der Schlundhöhle (*shö*) und steht hier in enger Verbindung mit der Epidermis (Abb. 11, 12a). Im Vergleich zu großen Arten der Familie nimmt es einen breiten Raum im Vorderende der Tiere ein.

Auf die Diskussion um die Differenzierung des Polychaetengehirns soll hier nicht näher eingegangen werden. Unabhängig davon teilen wir die zentrale, mit Ganglienzellen umgebene Neuropilemasse (*npg*) in

einen vorderen und einen hinteren Teil. Die Trennung der beiden im Sagittalschnitt kugelig erscheinenden Neuropilemabschnitte (Abb. 12a) mit ihren peripheren Zellmassen ist durch einen Spalt in der Mitte des Neuropilems gegeben (Abb. 11). Während das Vorderhirn den apikalen Raum des Prostomiums ausfüllt und seine Fortsätze in die vorderen

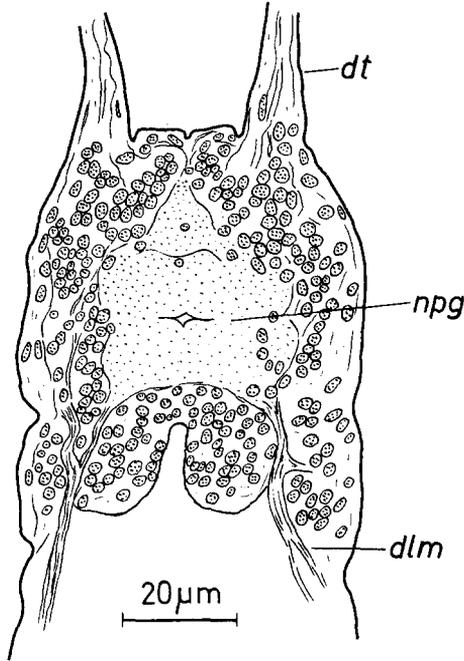


Abb. 11. *H. arenaria*. Gehirn; Horizontalschnitt

Kopfanhänge sendet, fällt das Hinterhirn vor allem durch eine weit nach hinten reichende Ganglienmasse auf, die sich ventral in zwei lange Lappen aufteilt. Die dorsale Längsmuskulatur (*dln*) zieht gebündelt in den nervösen Komplex hinein und teilt sich hier auf. Besondere, histologisch untereinander abgesetzte Zellgruppen sind nicht zu erkennen.

Unsere Untersuchungen entsprechen den Ergebnissen von HANSTRÖM (1927) und HESSLE (1925) an Gehirnen größerer *Hesionides*-Arten. Beide Autoren bezeichnen das zentrale Nervensystem dieser Familie als sehr einfach. Die Reduktion bzw. der Verlust von Sinnesorganen bei *Hesionides* und *Microphthalmus* sind Ursache für eine noch geringere Differenzierung des Gehirns.

#### V. Coelom — Blutgefäßsystem

*Hesionides* und *Microphthalmus* besitzen im Körperstamm eine segmentale, coelomatische Gliederung. Soweit erkennbar stellen die

Dissepimente jedoch keine vollständigen Trennwände dar. Bei *M. aberrans* sind sie teilweise zu muskulösen Aufhänge-Septen für den Verdauungstrakt reduziert; die ventralen Mesenterien werden ebenfalls von zahlreichen Muskeln durchzogen.

Das Coelom der *Microphthalmus*-Arten wird von einem lockeren kernhaltigen Gewebe völlig ausgefüllt, eine Besonderheit, auf die schon BOBRETZKY (1880) aufmerksam machte. Es erscheint auf unseren histologischen Präparaten netzförmig und wird deshalb von uns als *coelomatisches Netzgewebe* (*ng*) bezeichnet.

Für *Hesionides* haben wir kein *Blutgefäßsystem* nachweisen können. Bei *M. aberrans* und *sczelkowiei* sind im histologischen Bild dagegen deutlich ein Dorsalgefäß und laterale Gefäßschlingen am Darm zu erkennen.

### VI. Verdauungstrakt

Der Verdauungstrakt durchzieht den gesamten Körper der Tiere, von der *Schlundöffnung* an der Ventralseite des Vorderendes bis zum dorsal liegenden *After*. Eine Gliederung des Verdauungsweges ist durch den kräftigen muskulösen *Pharynx* gegeben, der sich deutlich von dem sich anschließenden *Darmrohr* absetzt. Zwischen diesen Abschnitten kann ein *Oesophagus* ausgebildet sein.

#### 1. Pharynx

*Hesionides arenaria*. Vor dem muskulösen Pharynx der Tiere liegt der *Schlund* (Abb. 13). Die Schlundwandung (*sw*) ist eine faltige Membran mit sehr dünner Kutikula, die an der Ventralseite des Vorderendes nach innen eingestülpt ist (Abb. 12a u. b, 13a). Unter dem Prostomium liegt sie in regelmäßigen großen Falten (Abb. 12b) und bildet so zunächst das enge Schlundrohr, um sich dann caudalwärts zur breiten Schlundhöhle (*shö*) zu erweitern. An der Basis des pharyngealen Papillenkranzes (*php*) ist sie mit dem Rüssel verwachsen.

Beim Ausstülpen des Pharynx wird die Schlundwandung wie ein umgekrepelter Handschuhfinger mit ausgestoßen und umgibt dann die Pharynxwand als durchsichtige Schutzhülle.

Der *Pharynx* ist das größte und zugleich auffallendste Organ von *Hesionides arenaria* (Abb. 12a). Seine Länge von ca. 200  $\mu\text{m}$  entspricht 1/10 der Körperlänge eines ausgewachsenen Tieres mit 20 Parapodien-segmenten. Er zieht sich vom Kopf bis zur Grenze des dritten Metamers. Der Pharynx läßt sich gliedern in eine Kappe (*phk*) und ein muskulöses Rohr. Letzteres ist bei *H. arenaria* deutlich durch eine breite Faltungszone in drei Teile gegliedert (Abb. 12a, 13a).

Die plasmatische Kappe sitzt dem Muskelrohr ringförmig auf, ragt nach außen weit darüber hinweg und läuft sich verschmälernd in die Schlundwandung aus. Sie trägt in regelmäßigen Abständen 10 häutige

*Papillen (php)*. Diese sind mit einer dicken Kutikula bedeckt, die sich an der Innenseite zu einem Polster verdickt (Abb. 12c). An Quetschpräparaten weisen sich diese Pharynxpapillen als unregelmäßige Kegel aus (Abb. 13 b, c), gegliedert in eine breitere Basis und einen schmaleren

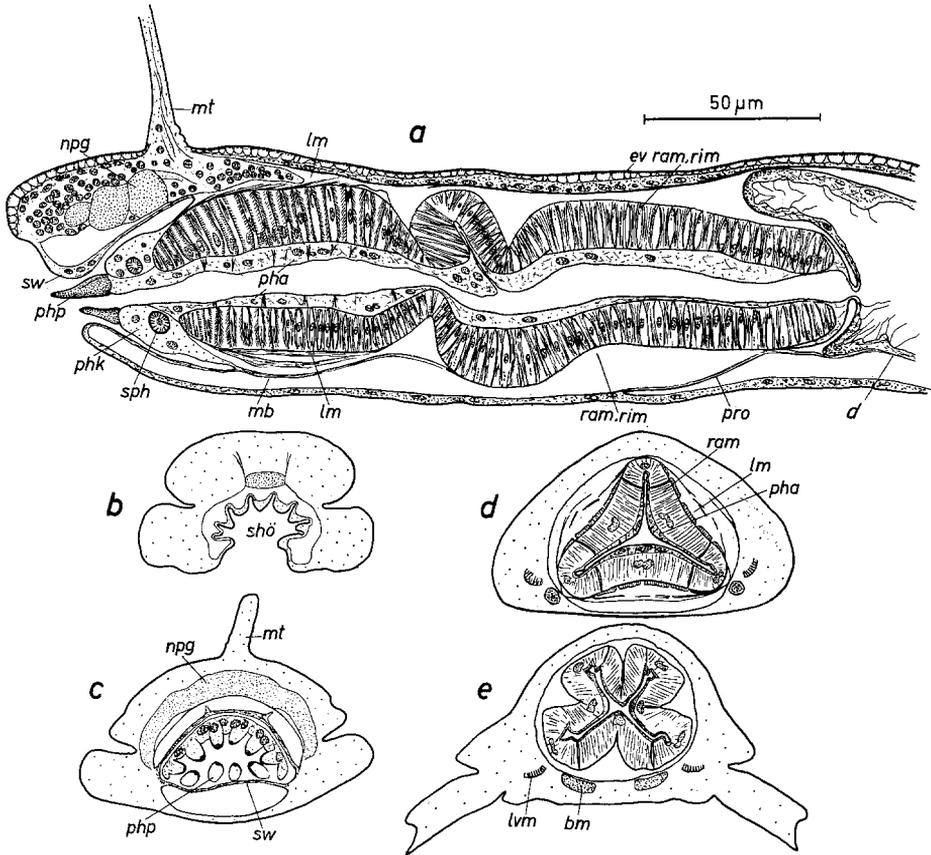


Abb. 12a—e. *H. arenaria*. Pharynx. a Sagittalschnitt durch das Vorderende. b Querschnitt in Höhe der Schlundhöhle. c Querschnitt in Höhe des medianen Tentakels. d Querschnitt in Höhe des vorderen Pharynxabschnittes. e Querschnitt in Höhe des hinteren Pharynxabschnittes

distalen Teil, der an der Spitze eine kurze nach außen stehende kutikuläre „Borste“ besitzt. Nach innen ist die Papille mit feinen Härchen besetzt.

Die Plasmakappe wird von einem ringförmigen Muskelschlauch durchzogen, ein typischer Anneliden-Röhrenmuskel mit peripherer Fibrellenschicht. Dieser Sphinkter (*sph*) dient zum Öffnen und Schließen der ovalen oder dreieckigen Pharynxmündung.

Das Muskelrohr hat im vorderen Teil ein regelmäßig dreistrahliges Lumen (Abb. 12d); im caudalen Teil ist es vierstrahlig. Dazwischen liegt eine kompliziert gebaute Zone von Quer- und Längsfaltungen, in deren Verlauf das Lumen teilweise sechsstrahlig wird.

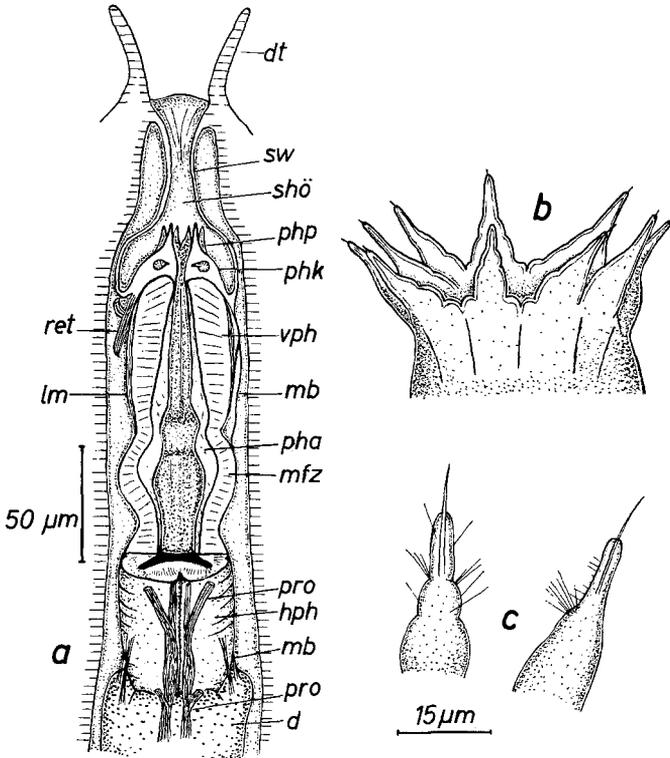


Abb. 13a—c. *H. arenaria*. Pharynx. a Von ventral; die vordere untere Hälfte ist entfernt. b Papillenkrans des Pharynx. c Einzelne Papillen von oben und von der Seite gesehen

Zwei Querfalten im dorsalen Teil der Pharynxröhre steht nur eine breite Falte im ventralen Teil gegenüber (Abb. 12a), so daß die Pharynxwandung dorsal länger ist als ventral.

Die Muskulatur besteht aus folgenden Schichten: 1. Längsmuskulatur (*lm*), 2. Ringmuskulatur (*rim*), 3. Radiärmuskulatur (*ram*); ein syncytiales Epithel bildet die Innenauskleidung (*pha*) (Abb. 12a, d, e).

Die *Längsmuskulatur* existiert nur im vorderen Abschnitt in Form einzelner, getrennter Muskelbänder (Abb. 12a, d) geringer Stärke, die der darunter liegenden Muskelschicht eng anliegen. Dazwischen befindet sich eine stark lichtbrechende kutikuläre „Grenzlamelle“, die das gesamte Lager aus Ring- und Radiärmuskeln umgibt.

Die Ringmuskulatur im Pharynx von *H. arenaria* ist nur gering ausgebildet. Die Hauptmasse der Pharynxwand wird durch breite, kastenförmige Muskelzellen eingenommen, deren Fibrillen senkrecht, also *radiär* auf dem Pharynxlumen stehen (Abb. 12d).

Der Aufbau des Pharynx aus diesen „*Kastenmuskelzellen*“ ist am einfachsten an dem vorderen dreieckigen, nicht gefalteten Pharynxabschnitt zu erkennen (Abb. 12d). Das Rohr besteht hier aus breiten dreieckigen Scheiben (Abb. 14e u. f); jede Scheibe setzt sich aus sechs Kastenmuskelzellen zusammen (Abb. 14g). Diese sind aus einer peripheren kontraktilen Rindenschicht (*fi*) und einem breiten zentralen Raum mit polymorphem Kern (*ke*) und Sarcoplasma aufgebaut. Die peripheren Fibrillen stehen senkrecht zum Zentrum und zur Zellwandung.

Die aufeinander stoßenden Schmalseiten der Zellen einer Schicht sind schräg gegeneinander gesetzt (Abb. 14f). Die Breite einer Kasten-zelle beträgt ca. 5  $\mu\text{m}$ .

Derartige Scheiben folgen lückenlos aufeinander, und somit liegen auch die einzelnen gleichartigen Zellen regelmäßig hintereinander. Damit ergibt sich eine ebensolche Gleichmäßigkeit auch für die Zellelemente. Sämtliche Kerne liegen in gleicher Höhe und Richtung; alle Muskelfibrillen stehen senkrecht zum Lumen, so daß hieraus auf eine vollkommen gleichartige, sehr wirkungsvolle Arbeitsweise der Radiärmuskulatur zu schließen ist. Der caudale, durch Längsfurchen gefaltete Pharynxabschnitt zeigt einen identischen Aufbau. In der mittleren Faltungszone verwischt sich dagegen diese klare Bauordnung der einzelnen Zellen.

Die konstante Zahl der Bauelemente in den Radiärmuskelscheiden läßt vermuten, daß auch die Anzahl dieser Scheiben im gesamten Pharynx immer konstant ist.

Zwischen den Kastenzellen liegen Schichten aus Bindegewebe und wenige *Ringmuskelfasern* (Abb. 12a, 14c u. d); ihre Kerne sind ebenfalls in gleicher Höhe angeordnet.

Das lichtoptisch syncytiale *Epithel* des Lumens (Abb. 12a, d, e) erstreckt sich vom rostralen Papillenkranz bis zum Pharynxende. Es trägt eine zarte Kutikula und besitzt zahlreiche Kerne.

Der Pharynx ist von einem System von *Dilatoren* umgeben. Auf dem hinteren vierstrahligen Abschnitt liegen ventral zwei parallel verlaufende, nach caudal breiter werdende Muskelstränge. Sie beginnen an der Faltungszone und enden im vorderen Teil des Darmes. Von ihnen zweigen zwei nach vorn ziehende Muskelzüge ab, die an der ventralen Körperwand enden; sie dienen als Protraktoren (*pro*) (Abb. 12a, 13a).

Am vorderen Ende setzen, entgegengesetzt verlaufend, die Retraktoren (*ret*) an, mehrere kräftige Muskelzüge, die unterhalb der Plasmakappe des Papillenkranzes inserieren und sowohl dorsal hinter dem

Gehirn am Hautmuskelschlauch wie auch auf der Ventralseite befestigt sind (Abb. 12a, 13a).

Dorsal und lateral treten breite Muskelbänder hinzu, die den Pharynx halten und zurückziehen können. Feine dünne Fasern, umgeben zusätzlich den vorderen Teil des Organs. Der Darm schließt unmittelbar an

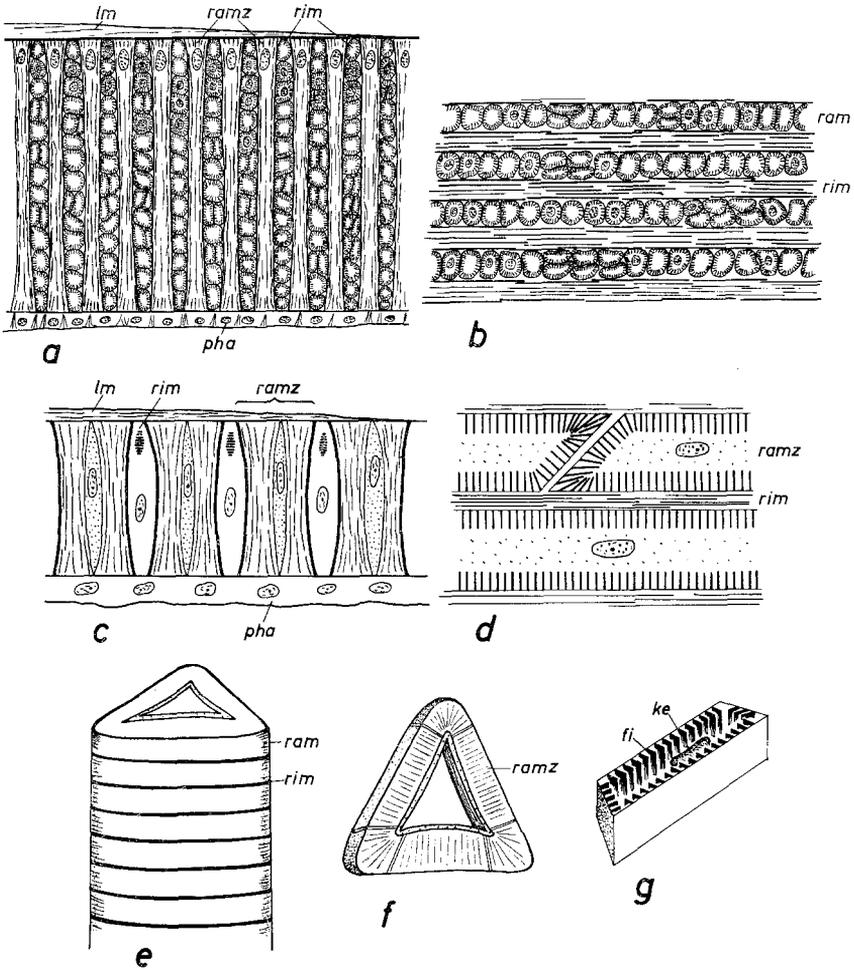


Abb. 14a—g. Pharynxmuskulatur. a, b *Nereimyra* (= *Castalia*) *punctata*. a Sagittalschnitt durch die Pharynxwandung. b Horizontaler Tangentialschnitt durch die Pharynxmuskulatur. Röhrenmuskelzellen vom Hirudo-Typ. Schematisiert. c—g *H. arenaria*. c Sagittalschnitt durch die Pharynxwandung. d Horizontaler Tangentialschnitt durch die Pharynxmuskulatur. Kastenmuskelzellen. Stark schematisiert. e Vorderer Pharynxabschnitt, aus dreieckigen Muskelscheiben bestehend. f Dreieckige Muskelscheiben und ihre Zusammensetzung aus 6 Kastenmuskelzellen. g Angeschnittene Kastenmuskelzelle. Schematisiert

den Pharynx an; eine Verbindung ist nur durch eine dünne häutige Wandung gegeben. Die eigentliche Befestigung besorgen peripher verlaufende Muskeln. Die schon erwähnten ventralen Muskelstränge dienen als Halterung auf der Ventralseite; zusätzliche Verbindungen sind weitere Muskelbänder auf der Dorsalseite und rechts und links des Darmtraktes (Abb. 12a). Alle diese Fibrillen bilden mit senkrecht verlaufenden Verzweigungen ein Netzwerk aus rechteckigen Muskelmaschen, das den vorderen Teil des Darmes zusammenschnürt.

*Hesionides maxima*. Der wesentlichste Unterschied zum Pharynx von *H. arenaria* liegt im Mangel einer Faltungszone. Das Rohr wird in ganzer Länge von einem dreistrahligen Lumen durchzogen. Aufbau und Feinstruktur des Organs sind im übrigen ähnlich. Allerdings ist der Anteil von Radiär- und Ringmuskulatur fast gleich groß. Die Radiär-muskelkästen sind bedeutend schmaler, ihr zentraler Raum enger als bei *H. arenaria*. Die Längsmuskulatur besteht auch hier nur aus wenigen, außen aufgelegten Streifen.

*Microphthalmus aberrans, listensis, sczelkowi*. Auch der *Microphthalmus*-Pharynx besitzt keine Faltungszone; er ist ein gerades mächtiges Rohr mit dreistrahligem Lumen, das sich bis in das 2. Segment erstreckt. Der Aufbau bei den drei untersuchten Arten ist im wesentlichen gleich. Die Längsmuskulatur ist gering ausgebildet und liegt in einzelnen Muskelbändern dem Rüsselrohr auf. Wie bei *H. arenaria* sind stark differenzierte Radiärmuskeln in Form von Kastenzellen vorhanden; zwischen ihnen liegen Ringmuskeln als schmale Fibrillen.

## 2. Oesophagus (*oe*)

Bei den *Microphthalmus*-Arten schließt der Pharynx nicht unmittelbar an das Darmrohr an. Zwischen beiden Organen ist ein mehr oder weniger langer, nicht muskulöser Abschnitt getreten, der als *Oesophagus* oder Vordarm bezeichnet werden soll (bei EISIG Vormagen) (Abb. 16, 37, 38, 39).

Er wird von dem aus dem Pharynx heraustretenden und sich verbreiternden Epithel gebildet. Sein Lumen ist stark gefaltet und mit wenigen Wimpern versehen; zahlreiche Kerne liegen an der Peripherie des Gewebes. Außen wird der Oesophagus von zahlreichen Ring- und Längsmuskeln umfaßt, die sich bis zum Darm fortsetzen und hier verankert sind. Die Länge dieses Abschnittes bildet ein charakteristisches Unterscheidungsmerkmal der Arten. Sie beträgt bei *M. aberrans* 80  $\mu\text{m}$ , bei *M. sczelkowi* 20  $\mu\text{m}$  und bei *M. listensis* 15  $\mu\text{m}$ .

## 3. Darm (*d*)

Der *Darmkanal* ist ein gerades, langes Rohr. Bei nicht geschlechtsreifen Individuen drehrund, wird er bei reifen Tieren meist dreieckig zusammengepreßt (Abb. 21f). Das einschichtige Epithel besteht aus

zweierlei Zellen. Bei *H. arenaria* färbt sich der erste Typ mit Eosin bräunlich-rot, mit Azan jedoch überraschenderweise völlig blau an. Der Darm unterscheidet sich auf derartigen Präparaten nur wenig von den ebenfalls blauen Sekreten der Kopulationsorgane. Die bewimperten Zellen sind relativ groß, kubisch und recht regelmäßig hintereinander angeordnet.

Ein zweiter Zelltyp ist oft dorsal im Darmkanal zu erkennen; er färbt sich dunkler. Geformte Sekrete wurden nirgends gefunden.

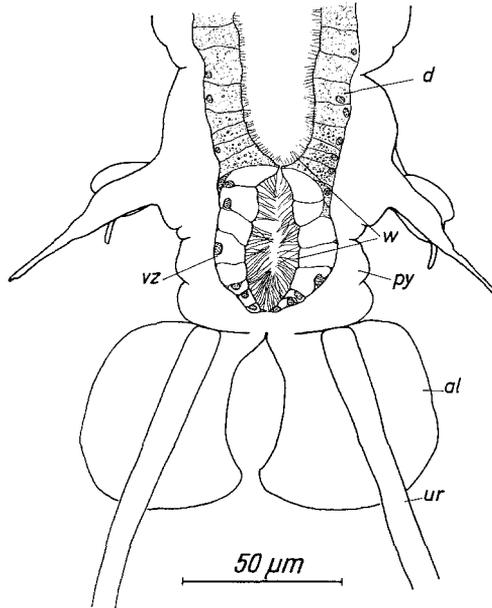


Abb. 15. *H. arenaria*. Enddarm; Horizontalschnitt

Beim *Microphthalmus* ist das Darmepithel ebenfalls einschichtig, besteht hier jedoch aus einer viel größeren Zahl länglicher, sich zum Lumen hin oft tropfenförmig erweiternder Zellen. Sie stehen dicht und unregelmäßig nebeneinander. Zwei Arten von Zellen lassen sich deutlich unterscheiden, 1. einfache, bewimperte, wahrscheinlich resorbierende Zellen, 2. apokrine Drüsenzellen (*ddz*) mit großen Sekretgranula (Abb. 34), die schwarz (HTH-EO) und dunkelblau (Azan) tingieren. Das Plasma beider Zellarten färbt sich rot (HTH-EO) und gelblich (Azan) an.

#### 4. Enddarm

Der besonders differenzierte *Enddarm* ist in den Gattungen *Microphthalmus* und *Hesionides* weitgehend ähnlich gestaltet. Wir beschränken uns auf die Beschreibung der Verhältnisse bei *H. arenaria* (Abb. 15).

Im letzten Parapodiensegment rücken die Darmzellen dicht zusammen und schnüren das Lumen blindenartig ein. Ein ungefähr eiförmiger Hohlraum schließt sich an; er wird von einem einschichtigen Epithel nahezu vollständig vakuolierter Zellen (*wz*) umschlossen, die nur an ihrer Wandung einen dünnen Plasmabelag mit Kern besitzen. Lange, in dauernder Bewegung befindliche Cilien (intestinale Atmung?) ragen in den Hohlraum hinein (*w*).

Dieses elastische, chordoidartige Epithel gibt dem Enddarm eine feste Gestalt, während der übrige Darm in Abhängigkeit von der Ausdehnung der Gonaden stark formveränderlich bleibt.

### 5. Diskussion

Der Verdauungstrakt der Hesionidae ist charakterisiert durch einen kurzen Schlund, einen kräftigen zylindrischen Pharynx aus Längs-, Ring- und Radiärmuskulatur, einen kurzen Oesophagus und den geraden, sich durch die ganze Länge des übrigen Körpers ziehenden Darm (s. auch DALES, 1962).

*Hesionides* und *Microphthalmus* weisen im wesentlichen eine entsprechende Ausgestaltung dieser Organe auf. Jedoch können einzelne Abschnitte fehlen oder umgekehrt stärkere histologische Differenzierungen aufweisen.

1. Bei *Hesionides* fehlt die Übergangszone des *Oesophagus* zwischen Pharynx und Darm, die bei den einzelnen *Microphthalmus*-Arten in verschieden starker Ausbildung vorhanden ist. Bei den größeren Arten der Familie ist in dieser Region meist eine mehr oder weniger nach außen abgefaltete Tasche ausgebildet (Abb. 16), die in ähnlicher Form auch bei den Sylliden gefunden wird (Coecum) (MALAQUIN) und von EISIG (1881) als schwimmbblasenähnliches Organ gedeutet wurde.

2. Bemerkenswert ist die besondere *Anfärbarkeit* des Darmes von *H. arenaria*, während *H. maxima* ein Darmepithel besitzt, das sich von dem der größeren Formen wenig unterscheidet.

3. Unterschiedlich und wahrscheinlich gattungsspezifisch ist die Befestigung des Pharynx im Vorderkörper und Ausbildung der *Pro-* und *Retraktoren* (s. auch DALES, 1962).

4. Größere Differenzen bestehen zwischen den großen räuberischen Arten und den kleineren Sandlückenformen. Die Längsmuskulatur beschränkt sich immer auf eine dünne äußere Lage, besonders im vorderen Teil dieses Organs (*Ophiodromus*, *Nereimyra*, *Microphthalmus*, *Hesionides*). Abweichend ist dagegen der Anteil der *Ring-* und *Radiärmuskulatur*, welche die hauptsächlichen Strukturelemente der Pharynxwandung bilden.

*Hesione*, *Ophiodromus* und *Podarke* besitzen ungefähr gleichdicke Schichten von ringförmig verlaufenden bzw. senkrecht auf dem Lumen

stehenden Muskelschichten. Sie werden aus langen, den gesamten Querschnitt der Wandung einnehmenden Muskelzellen gebildet. Bei *Ophiodromus* und *Podarke* handelt es sich um schmale, ineinander verkantete Stränge ohne erkennbares Lumen. Die senkrecht nach innen stehenden Fibrillen sind nur undeutlich auszumachen; der Kern ist klein und liegt im Inneren der Zelle.

Bei *Nereimyra* ist die Breite dieser beiden antagonistischen Muskel-lager noch gleich stark; die Zahl der Zellen ist aber relativ geringer

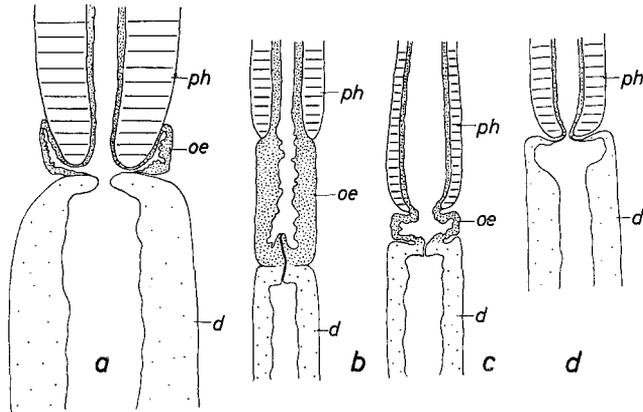


Abb. 16a—d. Übergangszone Pharynx — Darm. Nur b und c in gleicher Vergrößerung. a *Nereimyra* (= *Castalia*) *punctata*; mit Oesophagus. b *M. aberrans*; mit Oesophagus. c *M. szcelkowi*; mit Oesophagus. d *H. arenaria*; ohne Oesophagus

geworden, ihr Durchmesser größer. Es handelt sich hier um typische Anneliden-Muskeln vom Hirudo-Typ (ROHDE, 1885; FALLER, 1964). Der Querschnitt der sehr langen Zellen ist kreisrund. Die Fibrillen stehen peripher senkrecht auf der Wandung; in dem zentralen Sarcoplasma ist der Kern zu sehen. Sie liegen in einfacher oder doppelter Reihe dicht nebeneinander (Abb. 14a u. b).

Bei *Hesionides* und *Microphthalmus* ist nun die Ringmuskulatur zugunsten der radiären Schichten stark reduziert (Abb. 14c, d). Es sind die beschriebenen kastenförmigen Zellen, die in ganzer Breite die Wandung ausfüllen. Die Ringmuskulatur ist dagegen auf wenige, peripher zwischen ihnen liegende Fasern beschränkt. Diese ringförmigen Elemente sind bei *Hesionides* noch stärker rückgebildet als bei den *Microphthalmus*-Arten.

Innerhalb der wenigen untersuchten Gattungen ist also einerseits eine Zunahme der radiären Elemente der Muskulatur und eine starke Reduktion der Ringmuskeln zu beobachten; zum anderen kann eine Abnahme der Zahl der Zellen in einer Schicht bis auf sechs einzelne Kästen

bei gleichzeitiger relativer Größenzunahme festgestellt werden. Die Kastenmuskelzellen stellen eine besondere Art der gewöhnlich wohl bei allen Anneliden vorhandenen Muskeln vom Hirudo-Typ dar.

Die unterschiedliche Ausbildung der Muskulatur bedingt zwei verschiedene Funktionstypen innerhalb der Familie Hesionidae. Die großen Formen wie *Hesione*, *Tyrrhena* und wahrscheinlich auch *Ophiostromus*, *Podarke* u. a. sind räuberische Organismen. Es liegen Berichte vor, nach welchen sie als starke Räuber selbst gleichgroße Artgenossen verschlingen (JOHNSTON, 1865; EISIG, 1881). Für diese „Schlinger“ ist eine radiäre, das Pharynxlumen stark erweiternde Muskulatur ebenso wichtig, wie die ringförmigen Fasern, die den eigentlichen Schlingakt erst ermöglichen. Demgegenüber vertreten *Hesionides* und *Microphthalmus* den Ernährungstyp der „Pumpsauger“ (REMANÉ, 1952).

Bei der Nahrungsaufnahme — und vielleicht auch bei der Kopulation von *H. arenaria* — wird der Rüssel außerordentlich schnell vor- und zurückgeschoben. Die Vorstülpung erfolgt durch die im hinteren Abschnitt des Organs gelegenen Protraktoren und vielleicht durch Druck der Körperflüssigkeit. Retraktoren sind die mannigfachen Muskelbänder am Vorderende des Pharynx.

Die Wirkungsweise des Organs besteht dabei in einer Kombination von *Saugen* und *Pressen*. Zuerst wird wohl durch die Längsmuskulatur die Pharynxöffnung erweitert und der Papillenkranz gespreizt. Durch sehr schnelle, gleichzeitige Kontraktion der Radiärmuskeln erfolgt eine Vergrößerung des Lumens. Es entsteht ein Vakuum, welches ein Einsaugen der Nahrungspartikel bewirkt. Der Sphinkter schließt dann die Rüsselöffnung; eine Erschlaffung der Radiärmuskeln und darauf folgende Kontraktion der Ringmuskeln preßt die Nahrung anschließend nach hinten.

Die Verengung des Lumens erfolgt dabei nicht gleichzeitig im gesamten Pharynx, sondern läuft als wellenförmige Bewegung von vorn nach hinten. Die Partikel werden so in den Darm befördert. Den weiteren Transport übernimmt die Darmbewimperung.

Dieser besondere Funktionsmechanismus bei der Nahrungsaufnahme gibt auch gleichzeitig eine Erklärung für die weitgehenden Ähnlichkeiten des *Hesionides*-Pharynx mit den Rüsselorganen der Kinorhynchen und Gastrotrichen, deren Vertreter ihre Beute in gleicher Weise einsaugen wie die untersuchten Polychaeten.

Die strukturelle Gliederung und der histologische Aufbau des Pharynx von *H. arenaria* und Kinorhynchen wie z. B. *Echinoderes dujardini* Clprd. sind überraschend ähnlich. In beiden Fällen ist der Rüssel in ein muskulöses Pharynxrohr und eine Pharynxkappe mit 10 Papillen gegliedert (ZELINKA, 1928). Dem Muskelabschnitt aus radiären, in Scheiben angeordneten Muskelzellen mit großem Kern ist

ebenfalls eine einheitliche Innenauskleidung aufgelagert. Ferner wird der Darmkanal von einem ähnlichen Muskelnetz umgeben wie der vordere Abschnitt des Darmes von *H. arenaria*. Wichtige Unterschiede bestehen allerdings in dem völligen Fehlen von Ring- und Längsmuskulatur bei den Kinorhynchen.

Diese sehr übereinstimmende Ausbildung des Pharynx liefert eine bemerkenswerte Konvergenz, deren Ursache im gleichartigen Modus der Nahrungsaufnahme zu suchen ist.

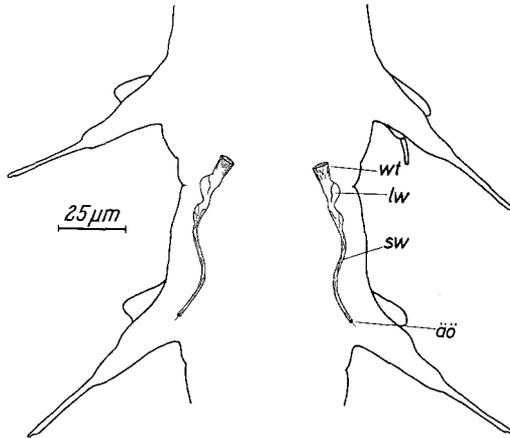


Abb. 17. *H. arenaria*. Nephridialorgane in einem Parapodiensegment

### VII. Nephridialorgane

Die geringe Größe der untersuchten Arten gab keine Möglichkeit, Struktur und Verlauf der *Nephridien* an Schnittserien genauer zu identifizieren; sie mußten an Quetschpräparaten untersucht werden.

Als bestes Studienobjekt erwies sich *H. arenaria*; aber die sehr feinen Kanäle sind auch hier nur an besonders günstigen Präparaten zu erkennen. In der Gattung *Microphthalmus* ist das Netzgewebe im Coelom für eine Beobachtung außerordentlich hinderlich.

Die Segmentalorgane von *H. arenaria* liegen als paarige Kanäle in den meisten Segmenten (Abb. 17). Sie fehlen im Vorderende, im Pygidium, in den Parapodiensegmenten 1 und 2, außerdem bei den Männchen im 5. Borstensegment, bei den Weibchen im 6. Metamer.

Das Nephridialorgan beginnt an der Segmentgrenze mit einem offenen, nicht sehr weiten Trichter (*wt*). Dieser ist mit zahlreichen kurzen Cilien besetzt, welche in schneller Bewegung nach innen schlagen. Ein breiter Hohlraum mit einer kräftigen, langsam schlagenden Wimper (*lw*) schließt sich an; darauf folgt ein weiterer kleiner Hohlraum mit mehreren schnell schlagenden Cilien (*sw*). Dieser verengt sich zu einer

nur 2  $\mu\text{m}$  breiten, wenig bewimperten Röhre, die in einer großen Windung bis zur Ventralseite des nächstfolgenden Segmentes verläuft. An der Basis des Neuropodiums mündet sie in einer einfachen runden Öffnung ( $\ddot{a}\ddot{o}$ ) aus. Die Gesamtlänge des Organs beträgt ungefähr 60  $\mu\text{m}$ .

Ähnlich einfache Kanäle konnten bei *M. sczelkowi* nachgewiesen werden.

Die Segmentalorgane sind innerhalb der Hesionidae bei verschiedenen größeren Arten untersucht worden (GOODRICH, 1898; FAGE, 1906; GREGORY, 1907). Nach der Nomenklatur von GOODRICH gehören sie alle dem Typ der Metanephromixien an. Sie stellen also gut ausgebildete Nephridien dar — zum Teil noch mit Nephrostom — mit denen ein meist großes, zu einem weiten Trichter ausgebildetes Gonostom in Verbindung steht [*Ophiodromus flexuosus*, *Oxydromus propinquus*, *Kefersteinia cirrata*, *Hesione (sicula) pantherina*, *Tyrrhena*, *Syllidia armata*, *Podarke obscura*, *Podarke angustifrons*].

Der Mangel histologischer Untersuchungen gestattet es nicht, die entsprechenden Organe von *H. arenaria* ohne weiteres diesem Typ der Metanephromixien zuzuordnen. Der sehr kleine Wimpertrichter macht es sogar wahrscheinlich, daß es sich hier nur um einfache Metanephridien handelt. Ähnlich gebaut sind auch die Exkretionsorgane von *Microphthalmus similis* und *M. urofimbriatus* (BOBRETZKY, 1880; plat. II, Fig. 12; ALIKUNHI, 1948; p. 22, Fig. 4).

### VIII. Geschlechtsorgane

#### 1. Geschlechtsverhältnisse

*Hesionides arenaria* ist streng getrenntgeschlechtlich. Dies gilt sowohl für die Individuen von der Nordsee wie für die Populationen vom Mittelmeer. Männchen und Weibchen sind zur Zeit der Geschlechtsreife an ihren Geschlechtsorganen und -produkten (Abb. 18) zu unterscheiden; ein äußerer Geschlechtsdimorphismus ist nicht vorhanden.

Ein Unterschied besteht aber in der Größe, eine echte Differenz, die den ganzen Sommer zu verfolgen ist. Danach besitzen die Männchen durchschnittlich zwei Segmente weniger als ihr Geschlechtspartner.

Von Interesse ist auch das Zahlenverhältnis der Geschlechter zueinander. Insgesamt wurden über 500 Tiere auf ihre Geschlechtszugehörigkeit geprüft. So kamen 1963 auf 100 Männchen 131 Weibchen, 1964 standen 100 Männchen 124 Weibchen gegenüber. Das Verhältnis 4:5 ist für die Monate Mai bis Juli fast konstant.

Die wenigen Exemplare von *Hesionides gohari*, die uns zur Verfügung standen, ließen keine Schlüsse auf die Geschlechtsverhältnisse zu. Möglicherweise handelt es sich bei dieser Art um einen Zwitter, da bei den untersuchten Tieren sowohl Eier wie auch Spermien in einer bestimmten konstanten Lage im Körper beobachtet wurden.

Hermaphroditisch ist wahrscheinlich auch *Hesionides maxima*. Die wenigen Untersuchungen an dieser Art haben ebenfalls beiderlei Geschlechtsprodukte im gleichen Tier erkennen lassen. Die Geschlechtsorgane (Penispapille und Gonodukte) waren in allen Individuen vorhanden.

Typische Zwitter mit determinierter Lage von männlichen und weiblichen Organen sind alle näher untersuchten *Microphthalmus*-Arten: *fragilis*, *similis*, *urofimbriatus*, *sczelkowii*, *aberrans*, *listensis* (Abb. 25, 33, 43).

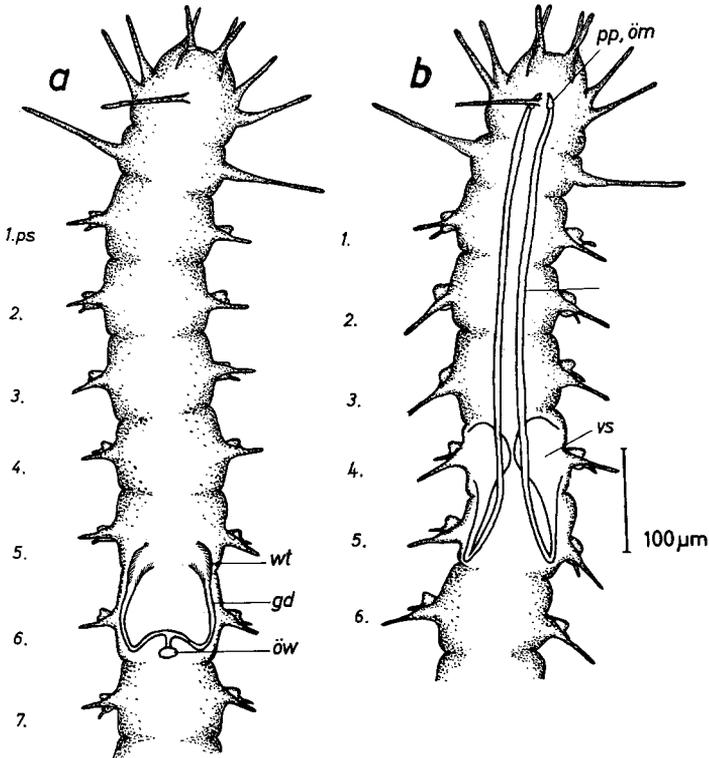


Abb. 18a u. b. *H. arenaria*. Lage der weiblichen und männlichen Geschlechtsausfuhrorgane. Schematisiert. a Weibchen. b Männchen

Im Aufbau der Geschlechtsorgane treten in beiden Gattungen neben *Hoden* und *Ovarien* besondere *Ausfuhr- und Kopulationsorgane* auf. Teilweise sind besondere *Spermaspeicherorgane* ausgebildet, und schließlich rechnen wir spezifische *akzessorische Genitaldrüsen* im Coelom zu den Reproduktionsorganen.

## 2. *Hesionides arenaria*

*Männliche Geschlechtsorgane.* In allen Parapodiensegmenten des mittleren und hinteren Körperbereiches — vom 7. oder 8. an — werden

*Spermien* gebildet. Sie können in erwachsenen Männchen zu jeder Jahreszeit gefunden werden. Völlig ausdifferenzierte Samen liegen dabei in den Coelomräumen neben den verschiedensten Stadien der Spermio-genese (*spps*) (Abb. 21f). Ihren Ursprung nehmen die Geschlechtszellen wahrscheinlich an der latero-ventralen Coelomwand. Kugelförmige Zellen in Teilung und schon mit Geißeln versehene Tetraeder sind häufig zu beobachten (Abb 19a). In der Spermiohistogenese differenzieren sie

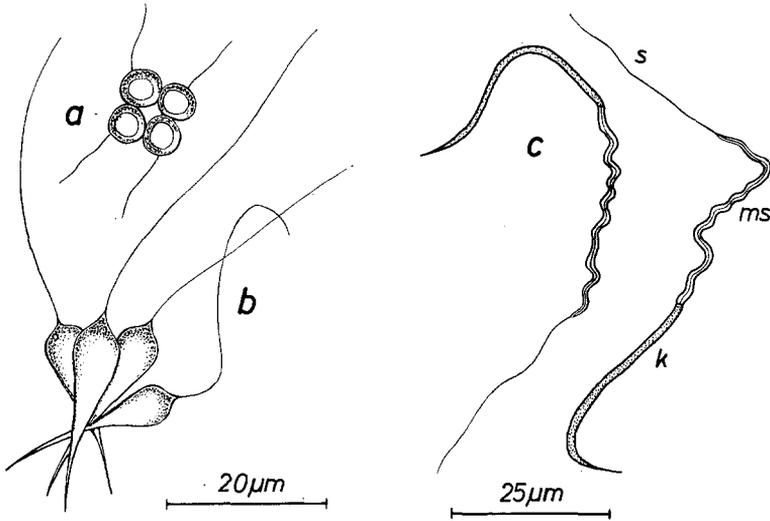


Abb. 19a—c. *H. arenaria*. Männliche Geschlechtszellen. a Tetraederstadium. b Spindelförmige Spermiohistogenese-Stadien. c Reife Spermien

sich zu spindelförmigen Stadien, die meist noch in Viererpaketen zusammenliegen (Abb. 19b) und später durch Streckung die fertigen Samen ergeben.

Die Hodensegmente lassen in der Entwicklung der Geschlechtszellen kein Gefälle erkennen; die vorn liegenden Metamere weisen ebenso alle Stadien der Vermehrung und Differenzierung auf wie die weiter caudal lokalisierten Testes.

Die reifen Spermien sind  $110\ \mu\text{m}$  lang und fadenförmig (Abb. 19c). Der Kopf (*k*) ist kaum vom Mittelstück (*ms*) abgesetzt, sondern schließt sich in gleicher Breite an dieses an. Ein Axialfilament im spiralg gedrehten mittleren Teil setzt sich als Schwanzfaden (*s*) fort, der ungefähr ein Drittel der Länge des Samens ausmacht<sup>2</sup>.

Der meist rechtwinklig abgegebene spitze Kopf und das korkenzieherförmige Mittelteil geben den männlichen Geschlechtszellen von

<sup>2</sup> Die Spermien von *H. gohari* unterscheiden sich nur durch die geringere Länge von  $35\ \mu\text{m}$ .

*H. arenaria* ein charakteristisches Aussehen, das an „Reiherschnabel“- (*Erodium*-)Früchte erinnert.

Als Besonderheit sei erwähnt, daß die Samenzellen sich mit Azan nicht rot, sondern in ganzer Länge strohgelb färben.

Die männlichen Kopulationsorgane sind paarig angelegt. Sie beginnen mit einer *Vesicula seminalis* (*vs*). Es folgt ein schmaler *Ductus ejaculatorius* (*de*), welcher teilweise als *Ductus glandularis* (*dgl*) differenziert ist und an seinem Ende in einer penisartigen *Papille* ausmündet.

Die paarigen *Samenblasen* liegen lateral im 4. Parapodiensegment (Abb. 18b, 21d). Sie sind zur Zeit der Geschlechtsreife prall voller Spermien und lassen daher schon beim lebenden Tier an den weiblich durch die Körperwand scheinenden Spermienmassen das männliche Geschlecht eines *Hesionides* erkennen.

Es sind schlauchförmige Trichter von etwa 65  $\mu\text{m}$  Länge und einer größten Breite von 30  $\mu\text{m}$ . Eine dünne Wandung bildet die Begrenzung zum Darm und nach frontal. Zur Außenseite, besonders zum Parapodium und latero-ventral, ist keine Wandung zu erkennen; der Trichter ist hier offen. Von dieser Richtung erfolgt die Einwanderung der männlichen Geschlechtszellen. Die Spermien müssen also von den Hodensegmenten nach vorn unter Darm und umgebenden Drüsen hindurchwandern und dann seitlich von unten her die Trichteröffnungen erreichen.

Dieser Weg läßt sich am lebenden Tier und auf histologischen Präparaten nachweisen. Spermien wurden in den betreffenden, zwischen Hoden und Samenblasen liegenden, nicht fertilen Segmenten festgestellt. Über die *Vesicula* hinaus gelangen sie selten; nur in wenigen Fällen fanden sich einzelne Samenfäden in den vorderen Segmenten — seitlich vom Pharynx oder ventral vom Gehirn.

Die gefüllten *Vesiculae* pressen den Darm von den Seiten her zu einem fast dreieckigen Querschnitt zusammen und schieben sich in der Höhe des Parapodiums bis an das ventrale Mesenterium heran (Abb. 21d).

Im caudalen Teil des 4. Parapodiensegmentes verjüngen sich die Samenblasen zu kreisrunden Gängen, den *Ductus ejaculatorii*. Diese sind im Anfangsteil 8  $\mu\text{m}$  breit und besitzen eine dünne zellige Wandung mit wenigen langen Wimpern. Sie verlaufen durch das 5. Metamer hindurch und biegen im caudalen Abschnitt dieses Segmentes zur dorsalen Körperseite um. Die Umbiegungsstellen liegen dicht unter der hier sehr dünnen Körperdecke und lassen sich am lebenden Tier als helle, stark lichtbrechende Flecke erkennen.

In ungefähr halber Höhe des Tieres wenden sich die Gänge nach vorn und verlaufen zum Kopf. Bis zum 4. Parapodiensegment haben sie sich auf der Dorsalseite bis auf 25  $\mu\text{m}$  genähert und erreichen die Frontal-seite in ungefähr gleichem Abstand von 8—15  $\mu\text{m}$ .

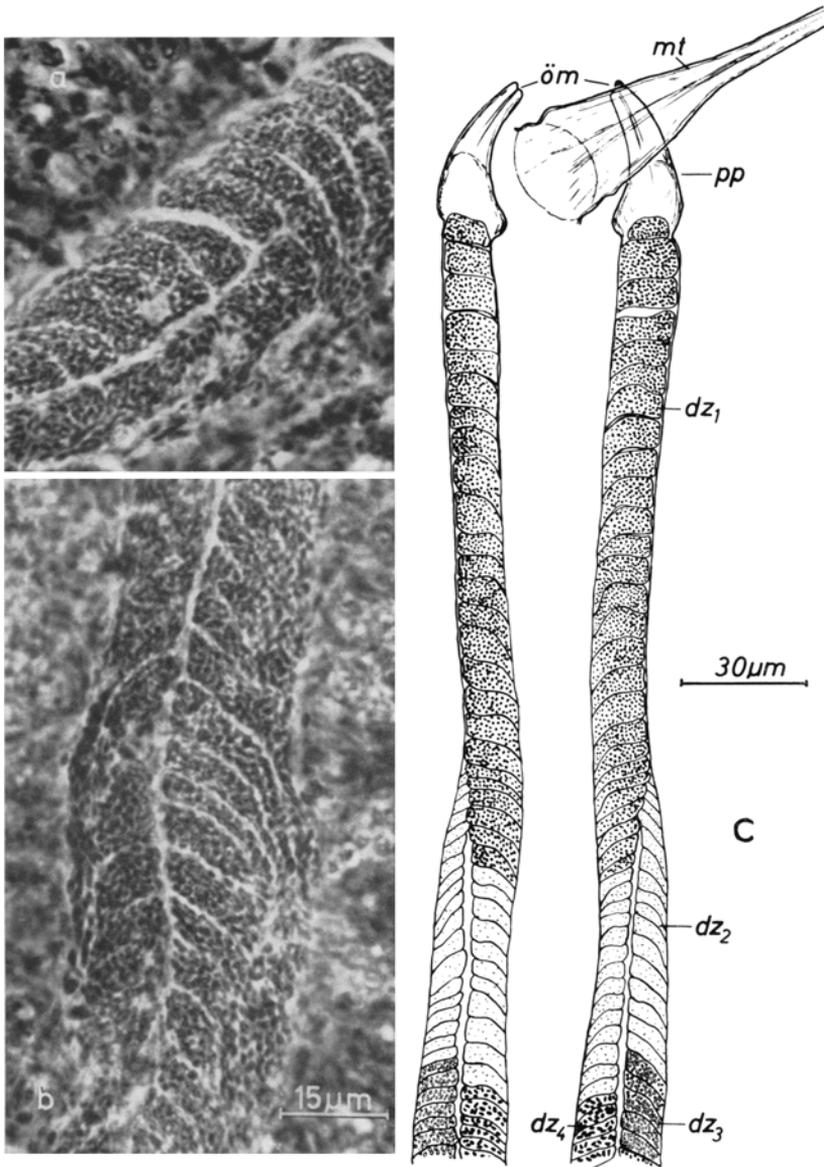


Abb. 20a—c. *H. arenaria*. Ductus glandulares. a, b Phasenkontrastaufnahmen eines Drüsenganges. c Anordnung der verschiedenen Sekrete in den Drüsengängen; Penispapillen. Nach Lebendbeobachtungen

Schon im 5. Segment bohren sich die Gänge in den dorsalen Hautmuskelschlauch ein. Sie werden von der sich aufspaltenden Ringmuskulatur umfaßt und erhalten hierdurch ihre feste Lage im Körper

(Abb. 21 c, d). Die Epidermis wird weitgehend verdrängt; das Lumen liegt dicht unter der Kutikula.

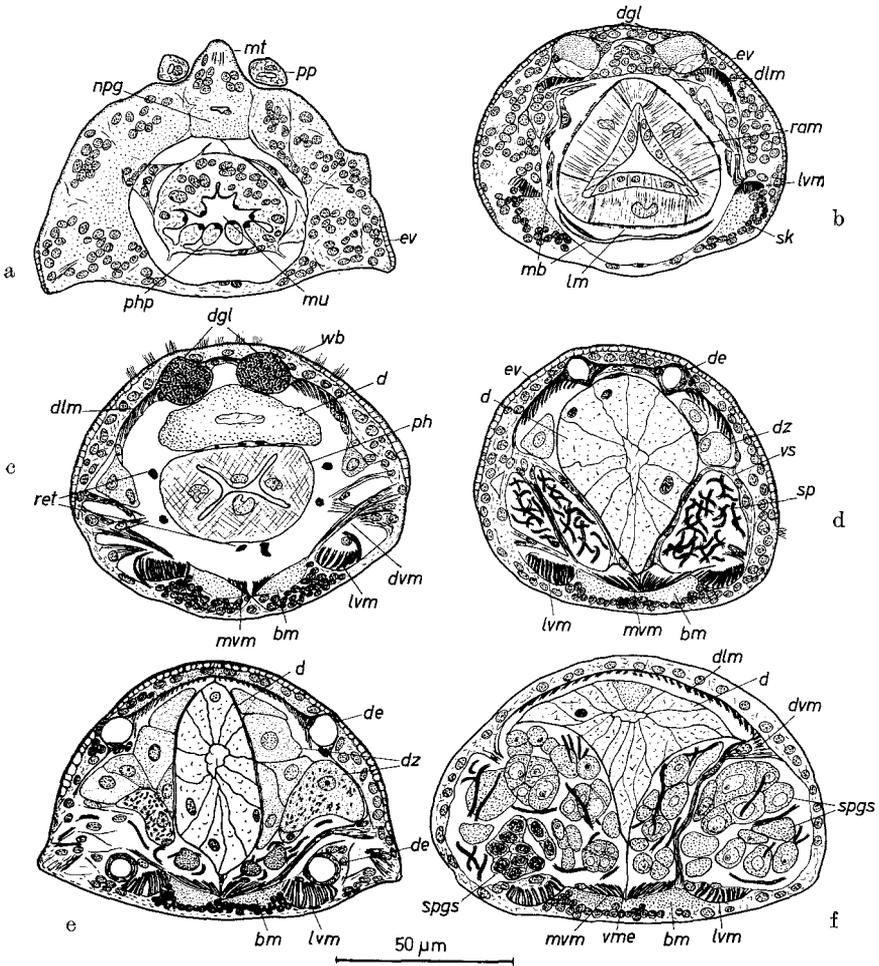


Abb. 21a—f. *H. arenaria*. Querschnitte durch das Vorderende eines geschlechtsreifen männlichen Tieres; Kopulationsorgane. a Querschnitt in Höhe der Penispapillen. b Querschnitt in Höhe des vorderen Pharynxabschnittes. c Querschnitt in Höhe des Überganges Pharynx — Darm. d Querschnitt in Höhe der Vesiculæ seminalis. e Querschnitt durch das 5. Parapodiensegment. f Querschnitt durch ein Hodensegment

Vom 4. Segment an wird es durch Drüsenzellen und Sekrete stark eingengt und schließlich ganz ausgefüllt; hier beginnt der *Ductus glandularis* (Abb. 20, 21).

Im Drüsengang sind mehrere Abschnitte durch die spezifische Anordnung und Anfärbbarkeit der Sekrete unterscheidbar (Abb. 20 c):

1. Eine etwa 45  $\mu\text{m}$  lange Zone, unregelmäßig nur mit schwarzkörnigem Sekret gefüllt.

2. Ein 135  $\mu\text{m}$  langer Streifen mit großen, schräg zu beiden Seiten des Ganges angeordneten Drüsenzellen; die innere Reihe enthält grobkörnige schwarze ( $dz_4$ ), die äußere grobkörnige eosinophile Granula ( $dz_3$ ) (Abb. 21 c).

3. Ein Abschnitt mit ähnlich gestalteten Zellen; das Sekret ist aber in beiden Drüsenreihen einheitlich feinkörnig eosinophil, am lebenden Tier kaum lichtbrechend ( $dz_2$ ).

4. Der Endabschnitt mit 150  $\mu\text{m}$  Länge; er besitzt eine dorsale Drüsenreihe aus relativ großen Zellen mit homogenem eosinophilen Sekret, welches auch am lebenden Tier als dunkle Körnung auszumachen ist ( $dz_1$ ). Die nach außen liegende Drüsenreihe schiebt sich darunter und geht in Zellen ohne anfärbbaren Inhalt über.

Die terminale Zelle des Ductus glandularis wird von der *penisartigen Ausführungspapille* (*pp*) umschlossen (Abb. 20 c). Diese hat die Form eines schlanken gebogenen Kegels, der den medianen unpaaren Kopftentakel leicht umfaßt (Abb. 21 a). Die Länge der Papille beträgt etwa 30  $\mu\text{m}$ , ihre Breite an der Spitze 4  $\mu\text{m}$ . Die dicke Wand ist mit wenigen langen Wimpern versehen; sie umschließt ein rundliches Lumen<sup>3</sup>.

Vom 1. bis zum 9. Borstensegment liegen Anhäufungen großer kugeligter Drüsen im Coelom, die wir als *akzessorische Geschlechtsdrüsen* ( $dz$ ) deuten (Abb. 21 d, e). Sie umfassen den Darm in dichter Packung und füllen vor allem vom 4. Segment an das Coelom völlig aus. Mit HTH-EO tingieren sie rötlich-bräunlich, mit Azan grau-braun-blau. Ihr Durchmesser beträgt ca. 13  $\mu\text{m}$ ; die in der Mitte liegenden Kerne sind relativ groß.

Besonders in den Segmenten 7—9 besitzen die meisten Drüsenzellen schwarze ovale Granula, die nach außen in die ventrale „Spermabahn“ abgegeben werden. Da die Drüsen nur im männlichen Geschlecht auftreten, ist eine Funktion bei der Wanderung und der Abgabe der Spermien zu vermuten.

*Weibliche Geschlechtsorgane.* Die *Ovarien* bilden sich wie die Hoden im mittleren und hinteren Abschnitt der Tiere. Die ersten Eier entstehen im 5. und 6. Metamer, die letzten 1—3 Segmente sind ohne Gonaden. Bei einem normalen Weibchen mit 20 Borstensegmenten sind

<sup>3</sup> Alle angegebenen Tinktionen beziehen sich auf Hämatoxilin-Eosin-Färbung nach HEIDENHAIN bei Bouin-Fixierung. Azanfärbung bei Bouin-Fixierung läßt die dunkelroten, stark eosinophilen Drüsen tiefblau erscheinen, die hellroten schwächer eosinophilen hellblau, die dunkelroten grobkörnigen hellblau-grau; die sich schwarz färbenden Granula bleiben dagegen grau oder farblos.

somit ungefähr 13 Metamere fertil. Sie enthalten zur Geschlechtsreife drei Typen von Eiern unterschiedlicher Größe und Strukturierung, zwischen denen auch verschiedene Übergangsstadien zu erkennen sind.

Die reifen entwicklungsfähigen Eier (*ei*) erreichen einen Durchmesser von ungefähr 45  $\mu\text{m}$ . Sie liegen im Körper dicht zusammengepreßt und werden dadurch stark deformiert (Abb. 22a u. b, 23a).

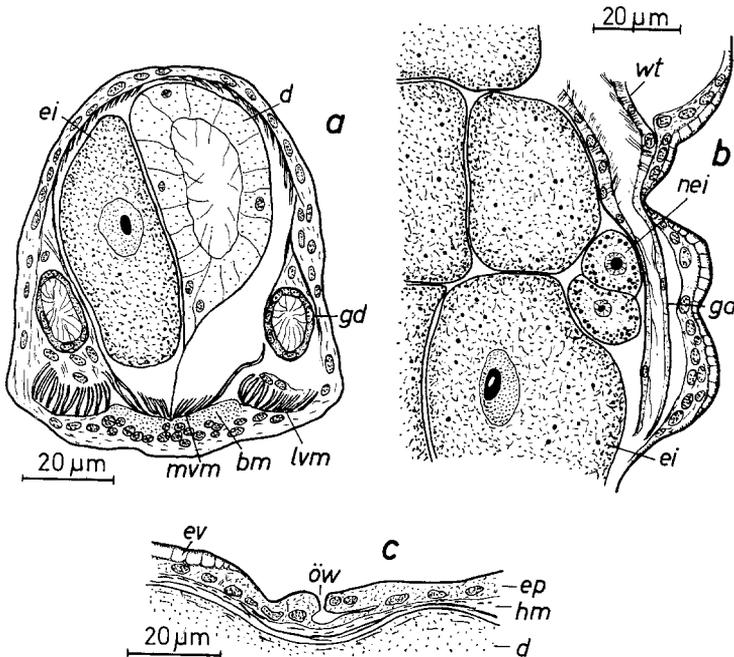


Abb. 22a—c. *H. arenaria*. Schnittbilder eines geschlechtsreifen weiblichen Tieres. a Querschnitt durch das 5. Parapodiensegment, Gonodukte quergeschnitten. b Ventraler Horizontalschnitt im 5. und 6. Segment, Gonodukte längsgeschnitten. c Sagittalschnitt durch die dorsale Körperdecke; Segmentgrenze zwischen 5. und 6. Segment; weibliche Geschlechtsöffnung (Vaginalporus)

Im Zentrum besitzen sie einen ovalen Kern oder lassen Mitosestadien erkennen. Das periphere Plasma ist mit Dotterkugeln durchsetzt. Bis zu 8 reife Eizellen können in einem Segment auftreten. Bei einer durchschnittlichen Zahl von 5 trägt ein Tier ungefähr 60—70 Eier.

Zwischen den reifen Eiern können zwei andere Arten weiblicher Geschlechtszellen analysiert werden, die wir als nicht zur Ausreifung gelangende Oogenesestadien deuten (*nei*). Mit Sicherheit ist dies für den ersten Typ, meist kleine, stark lichtbrechende Zellen (Abb. 23b) anzunehmen, die noch eng aneinanderliegend an der parietalen Coelomwand, dem vermutlichen Bildungsort, gefunden werden. Das Plasma ist

hell und homogen. In der Peripherie lassen sich oft noch Reste eines befruchtenden Spermiums erkennen. Ihr Durchmesser beträgt ungefähr 10—12  $\mu\text{m}$ .

Der zweite Typ ist ebenfalls kleiner als die Normaleier (ca. 15  $\mu\text{m}$ ), erscheint aber wesentlich dunkler; das Plasma ist körnig und mit einem dichten Kranz peripherer Dotterkugeln versehen (Abb. 22 b). Diese Zellen haben möglicherweise die Funktion von Nähreiern. Histologisch

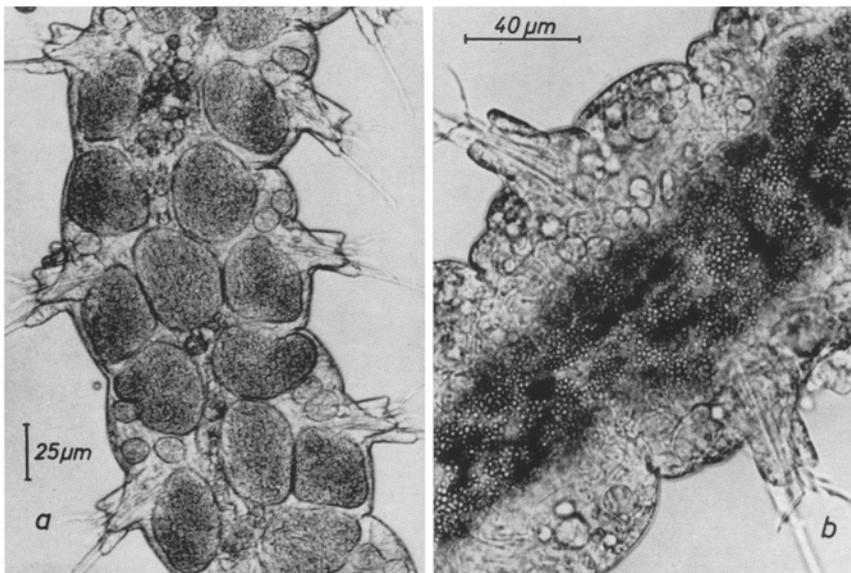


Abb. 23a u. b. *H. arenaria*. Weibliche Geschlechtsprodukte. a Körpermitte mit normalen reifen Eiern, dazwischen kleinere „Nähreier“. b Kleine, stark lichtbrechende, nichtreife Eizellen

sind sie Bildungen bei anderen Polychaeten ähnlich, für die diese Aufgabe angegeben wird (unter anderen REIMERS, 1933). Eine direkte Verbindung zwischen ihnen und den normalen Eiern konnte aber nicht beobachtet werden.

Die Vermutung, daß sich aus diesen beiden Eitypen nach dem Ablassen der Normaleier ebenfalls entwicklungsfähige Geschlechtszellen in einer zweiten Reifungsphase bilden, konnte in Zuchtversuchen nicht bestätigt werden. Nach ungefähr einer Woche waren die im Körper verbliebenen Zellen rückgebildet. Wir können vorläufig jedoch nicht völlig ausschließen, daß unter den natürlichen Bedingungen möglicherweise mehrmals Eier zur Ablage und zur Entwicklung gelangen.

Als *Gonodukte* (*gd*) sind in der vorderen Hälfte der weiblichen Tiere zwei große, einfach gebaute Kanäle ausgebildet (Abb. 22 a, 24 b). Sie

beginnen im caudalen Teil des 5. Parapodiensegmentes mit breiten bewimperten Trichtern (*wt*). Die anschließenden Gänge sind nur locker bewimpert. Sie verlaufen ventro-lateral in das 6. Segment, biegen am Ende des Metamers dorsalwärts und ziehen dann innerhalb der Epidermis unter dem Hautmuskelschlauch wieder nach vorn. Auf dem Rücken vereinigen sich die beiden Gonodukte zu einem flach gedrückten

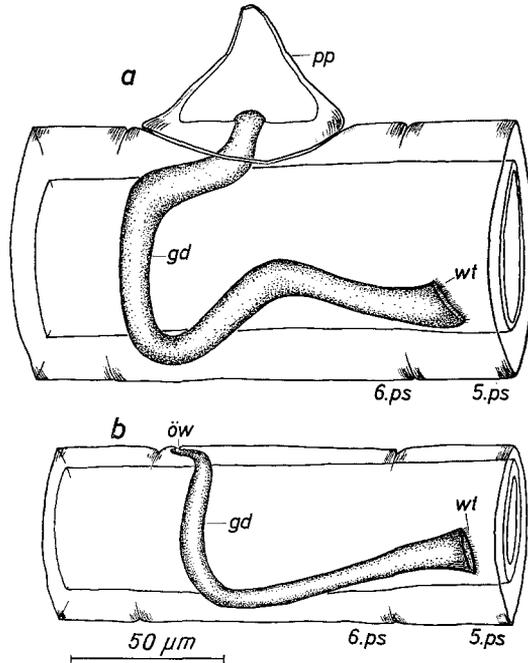


Abb. 24 a u. b. Rekonstruktion der Gonodukte. a *H. maxima*. Rechter Gonodukt; natürliche Lage im Körper. b *H. arenaria*. Rechter weiblicher Gonodukt; natürliche Lage im Körper

Hohlraum, der sich in einer einfachen Einsenkung der Epidermis (*öw*) nach außen öffnet (Abb. 22c).

### 3. *Hesionides maxima*

Die wenigen Beobachtungen an dieser Art geben nur ein unvollständiges Bild der Geschlechtsorgane. Allen Individuen gemeinsam ist eine ovale Platte, die dem Rücken der Polychaeten im 6. Borstensegment breit aufsitzt und aus der eine kegelförmige ca. 35 µm hohe Papille herausragt (Abb. 24a, 70b).

Auf den Schnittserien mündeten zwei Kanäle in diese *Genitalpapille*. Sie beginnen mit einem stark bewimperten Trichter (*wt*) im 5. Segment

und laufen ventro-lateral nach hinten. Sie sind dickwandig (4—8  $\mu\text{m}$ ); das Lumen hat einen Durchmesser von 12  $\mu\text{m}$ . Im caudalen Teil des 6. Segmentes biegen die *Gonodukte* nach dorsal um und verbreitern sich zu ca. 30  $\mu\text{m}$  weiten Röhren. Unterhalb der Epidermis laufen sie nach vorn in die Papille hinein. Die beiden Öffnungen liegen einander gegenüber. Der gesamte Kanal zeigt Bewimperung, die am Ende und Anfang dichter erscheint.

Die Papille ist hohl und ebenfalls bewimpert und teilweise mit Drüsensekret angefüllt, das besonders an den Wänden in starken Ansammlungen schwarzer Granula zu erkennen ist.

In den Metameren vor und hinter dem Genitalsegment wurden Anhäufungen rundlicher Geschlechtszellen (8  $\mu\text{m}$ ) gefunden. Ein Präparat zeigt wenige größere Zellen (30  $\mu\text{m}$ ), die als Eier gedeutet wurden, während wir die kleineren Produkte für Spermiogenesestadien halten möchten. In den Gonodukten befanden sich gleichzeitig dichte Spermienmassen.

Die Struktur der Samen war an Schnitten nicht in Einzelheiten zu analysieren. Sie stimmt mit den Spermien von *H. arenaria* und *gohari* nicht überein. Es sind wesentlich kleinere spindelförmige Gebilde mit Schwanzfaden, die sich mit Azan rot färben.

#### 4. *Microphthalmus szelkowi*

*Männliche Geschlechtsorgane.* Die *Hoden* sind gewöhnlich in 5 Segmenten (Metamere 5—9) ausgebildet. Im Coelom finden sich hier Spermiogenesestadien in verschiedener Ausdifferenzierung. Der Ablauf der Samenreifung findet an der Peripherie großer zentraler Plasmamassen, den Zytophoren statt (s. auch *M. aberrans*, Abb. 34).

Die reifen *Spermien* sammeln sich an der Ventralseite in größeren Bündeln. Es sind äußerst feine Fäden von über 100  $\mu\text{m}$  Länge, die keine Unterteilung in Kopf, Mittelstück und Schwanz erkennen lassen (Abb. 42a); das vordere Drittel ist regelmäßig gewellt. An Quetschpräparaten sind Histogenesestadien zu beobachten, bei denen die stufenweise Auflösung eines zuerst kegelförmigen, dann spindeligen Kopfes zu dem wellenartig gefalteten Vorderende zu erkennen ist. Gleichzeitig erfolgt eine starke Verlängerung des Spermiums (Abb. 42a).

Die *männlichen Kopulationsorgane* (*ko*) von *M. szelkowi* sind paarige gewundene Schläuche im 2. und 3. Parapodiensegment (Abb. 25). Sie bestehen aus einem *Wimpertrichter* (*wt*), einem muskulösen, teilweise als Samenspeicher dienenden *Ductus muscularis* (*dm*) und einem *Ductus glandularis* (*dgl*). An ihrer Ausführungsöffnung besitzen sie ein spezielles als *Saugnapf* (*sn*) ausgebildetes Muskelorgan.

Die beiden Kanalsysteme beginnen im 2. Segment mit je einem weit offenen, stark bewimperten *Trichter* (Breite ca. 25  $\mu\text{m}$ ). Er ist im oberen

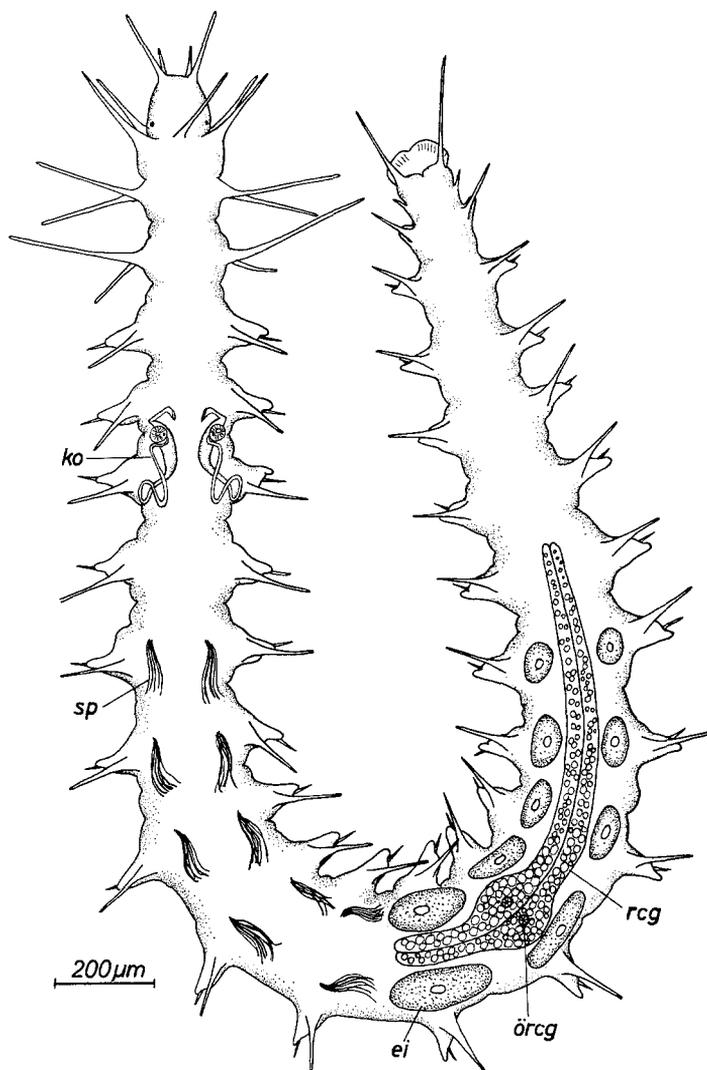


Abb. 25. *M. sczelkowitzii*. Lage der Geschlechtsorgane im Körper. Schematisiert

Körperdrittel nach innen auf den Pharynx gerichtet. Die Spermien aus den Hodensegmenten 5—9 müssen zu diesen Öffnungen hingelangen, entweder aktiv oder passiv durch peristaltische Kontraktion des Polychaetenkörpers. Besondere Leitungswege für diesen Transport sind

nicht festzustellen. Möglicherweise begünstigen die großen lakunenartigen Hohlräume im parenchymatischen Netzgewebe des Coeloms der Spermienwanderung. Kleine Mengen von Samen, ungeordnet und über größere Räume verteilt, liegen dorsal vom Pharynx, vor allem in Höhe des Trichters, sind aber auch in der Nähe des Gehirns zu finden.

Der Trichter mündet in einen runden einfachen *Ductus muscularis*, der fast senkrecht in das untere Drittel des Körpers führt. Das Lumen

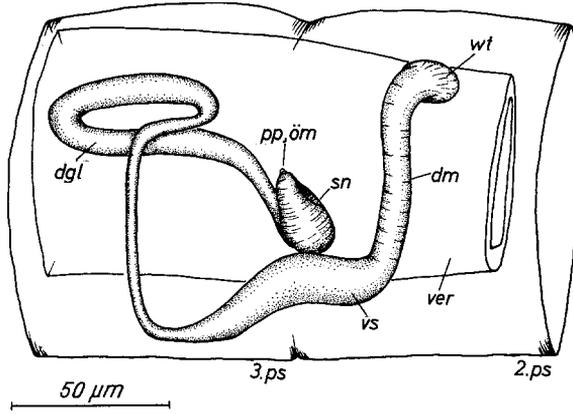


Abb. 26. *M. sczelkowi*. Rekonstruktion des rechten Gonodukts; natürliche Lage im Körper

des Ganges erreicht im basalen Teil einen Durchmesser von  $8\ \mu\text{m}$ ; sein Querschnitt ist fast oval geworden. Die Muskulatur besteht aus  $3\ \mu\text{m}$  hohen Ringen.

Vor der Ventralseite biegt dieser Gang fast rechtwinklig nach caudal um und erweitert sich zu einer bauchigen *Vesicula seminalis*. Sie wird  $20\ \mu\text{m}$  hoch,  $12\ \mu\text{m}$  breit und ist ebenfalls von Ringmuskeln umgeben. Über längere Zeit werden hier Spermien gespeichert, deren Anhäufungen am lebenden Tier als weißliche Flecken zu sehen sind.

Abb. 26 zeigt den weiteren Verlauf des Kanalsystems. Die *Vesicula* verengt sich zu einem schmalen Gang, der unter oder unmittelbar in der Epidermis in den oberen Teil des 3. Segmentes läuft. Sein Durchmesser wird hier weiter; das Lumen ist mit einzelnen langen Wimpern versehen. Die äußere Begrenzung wird wohl durch einen dünnen muskulösen Mantel gebildet.

Der sich anschließende, in einer großen Schleife nach vorn ziehende Abschnitt ist teilweise als *Ductus glandularis* ausgebildet. Er ist mit

zahlreichen Drüsenzellen ausgekleidet, die auf histologischen Präparaten nur undeutlich auszumachen sind, an Quetschpräparaten jedoch als ziegelsteinförmige Sekretpakete analysiert werden können. Sie lassen sich mit HTH-EO rötlich anfärben, mit Azan tingieren sie dunkelblau.

Das Kopulationsorgan mündet in einer Hautfalte zwischen dem 2. und 3. Borstenmetamer in einer kleinen, schwer erkennbaren *Papille* (*pp, öm*) aus, die einen Durchmesser von nur 2—3  $\mu\text{m}$  besitzt.

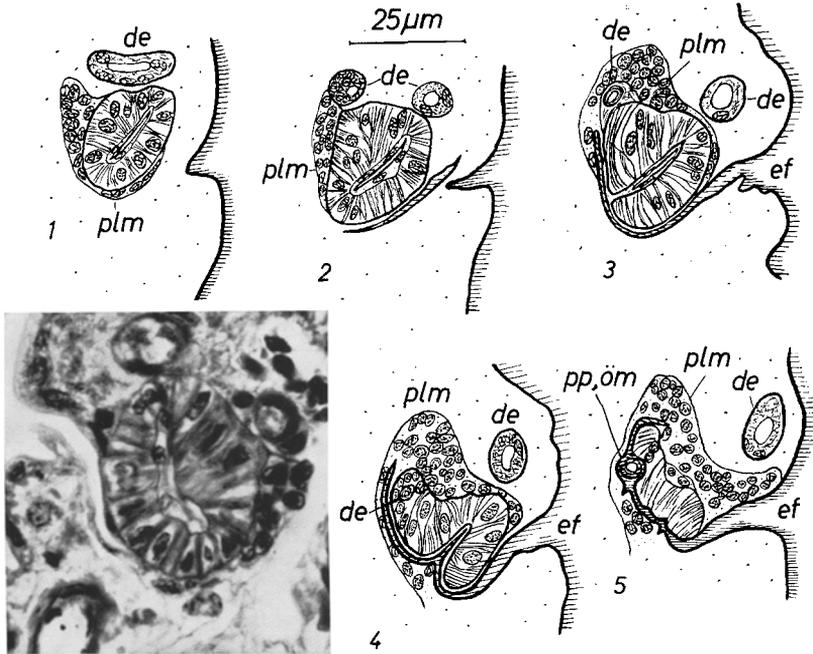


Abb. 28

Abb. 27

Abb. 27 u. 28. *M. sczelkowiei*. Querschnittserie durch das Saugnapforgan (s. Text)

Hier an der Ausmündung tritt das männliche Leitungssystem mit einem besonderen *saugnapfartigen Begattungsorgan* (*sn*) in Verbindung. Zu beiden Seiten des Pharynx liegt — schräg nach hinten geneigt — ein 25  $\mu\text{m}$  breiter becherförmiger Sack, der von einer massiven Muskelwand gebildet wird (Abb. 26). Das Organ besteht aus kästchenförmigen Radiärmuskelzellen von 12  $\mu\text{m}$  Breite, deren Aufbau mit den entsprechenden Zellelementen des Pharynx zu vergleichen ist (Abb. 27—29).

Der Bulbus ist immer von einer dünnen Plasmalamelle mit Kutikula ausgekleidet und außen von einem unregelmäßigen vielkernigen Plasma-

mantel (*plm*) umgeben. Das schlitzförmige Lumen öffnet sich nach vorn und steht nach oben hin mit einer weit in den Körper hineinreichenden Hautfalte (*ef*) in Verbindung. Hierdurch ist der Rand des Muskelbeckers nicht gleichhoch.

Der Endabschnitt des Ductus glandularis besitzt keine Drüsen und zieht als relativ dickes Rohr in dorsaler Richtung in die Hautfalte hinein.

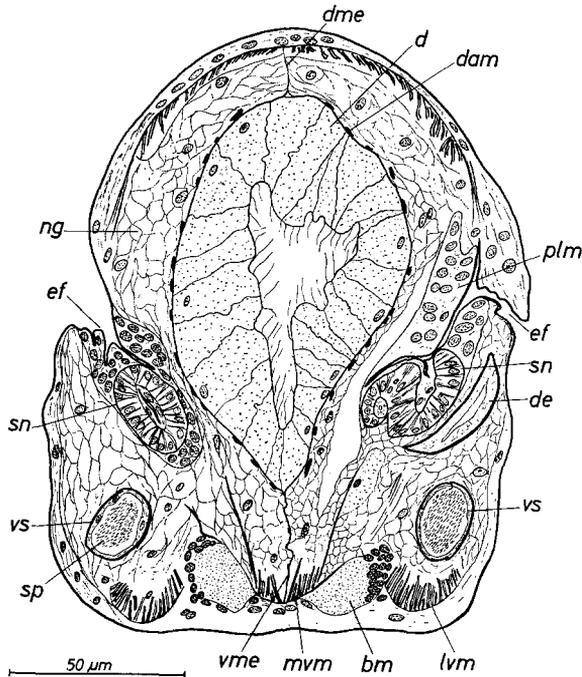


Abb. 29. *M. szzellkowi*. Körperquerschnitt in Höhe der beiden Saugnapforgane und der Vesiculae

Vor seiner Ausmündung trifft er mit dem Muskelsack zusammen (Abb. 26, 27); er durchstößt zuerst den Plasmamantel (Abb. 27<sub>3</sub>), dann die muskulösen Zellelemente (Abb. 27<sub>4</sub>) und endet im Lumen in Höhe des sich öffnenden Muskelkegels (Abb. 27<sub>5</sub>).

Die enge Kommunikation dieses bei Polychaeten einmaligen Organs mit dem Endabschnitt des männlichen Samenausleitungsweges muß mit der Übertragung der Geschlechtszellen in Zusammenhang stehen, zumal beide Gebilde nur zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife aufzufinden sind. Die radiäre nach innen gerichtete Lage der Fibrillen läßt dabei an eine Vergrößerung des Lumens denken, die ein Vakuum

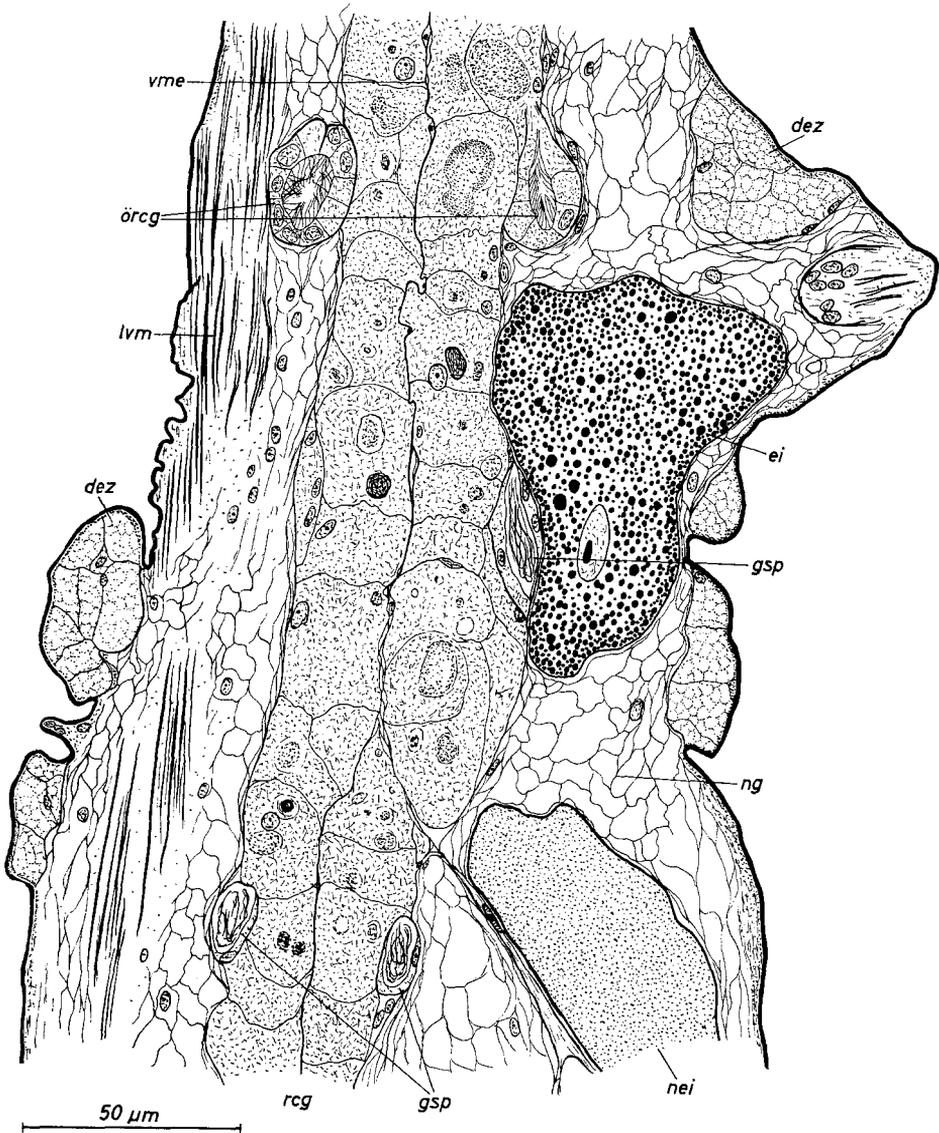


Abb. 30. *M. szcelkowi*. Receptaculäres Gewebe; Vaginalporen und Eier. Ventraler Horizontalschnitt

zu erzeugen vermag. Wir deuten daher die beiden Bulbi als Saugnäpfe mit der Funktion, die männlichen Genitalpapillen auf die weiblichen Öffnungen zu pressen und zu verankern.

Vom 3. bis zum 5. Segment ist der Coelomraum dorsal und lateral mit großen runden, meist eosinophilen Drüsen erfüllt, die wir als spezifische männliche Geschlechtsdrüsen betrachten, ohne jedoch ihre genaue Funktion zu kennen.

*Weibliche Geschlechtsorgane.* Die weiblichen Geschlechtsprodukte werden in der hinteren Körperhälfte gebildet (Abb. 25). Während im 9. Segment noch Spermien zur Reifung gelangen, sind vom 10. an alle

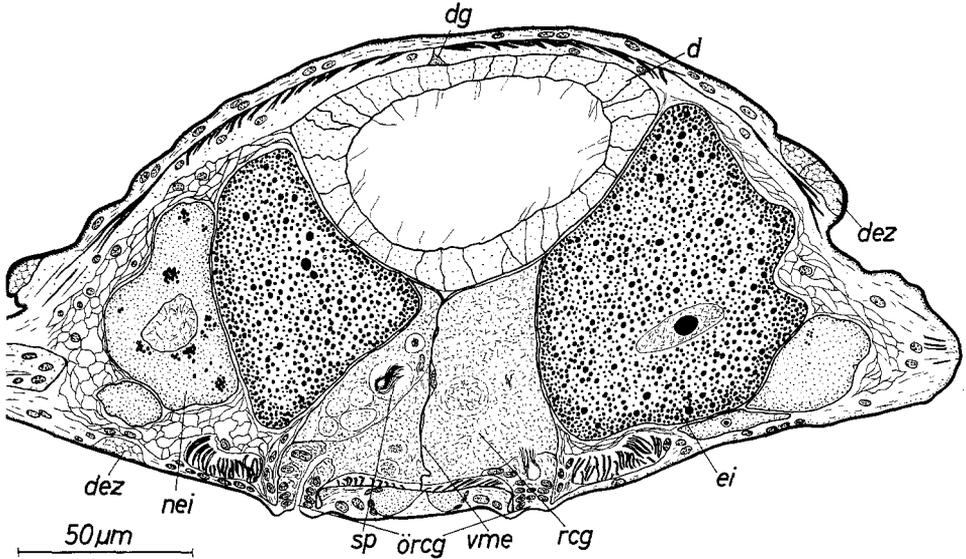


Abb. 31. *M. szelkowi*. Querschnitt durch das 11. Parapodiensegment

folgenden Metamere weiblich. Diese Grenze ist konstant. *Weibliche Gonaden* finden sich in mindestens 5 dieser Segmente, in denen sie jeweils mehrere Eizellen hervorbringen. Von diesen reifen pro Segment 1—3 entwicklungsfähige *Eier* heran. Sie erreichen bis 250 µm Größe. Der zentrale Kern ist von einer mächtigen Hülle verschieden großer Dotterkügelchen umgeben (Abb. 30, 31).

Von diesen Geschlechtszellen unterscheiden sich in gleicher Anzahl vorhandene Eier (*nei*), die meist nur halb so groß sind und nicht abgelegt werden. Sie besitzen ein homogenes graues Zytoplasma und weisen nur wenige Dotterkügelchen auf (Abb. 30, 31). Sie fungieren möglicherweise als Nährzellen.

Die Wachstumsentwicklung der Eier ist im übrigen nicht synchron, die größten Zellen liegen jeweils in den vordersten weiblichen Metameren.

Gleichzeitig mit der Differenzierung der männlichen Kopulationsorgane und der männlichen Geschlechtszellen bildet sich in den hinteren weiblichen Metameren ein eigenartig differenziertes Gewebe aus, welches ich als *receptaculäres Gewebe* (*rcg*) bezeichnen möchte.

Es erstreckt sich normalerweise vom 10.—15. Parapodiensegment und nimmt auf der Ventralseite ungefähr ein Drittel der Körperbreite ein; nur im 11. Segment weitet es sich lateral stärker aus (Abb. 25, 30,

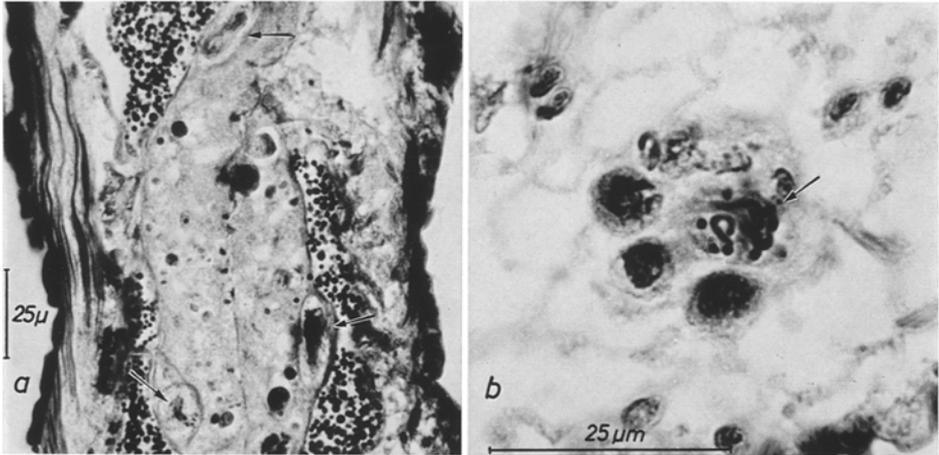


Abb. 32a u. b. Speicherung von Spermien. a *M. sczelkowi*. Ventraler Horizontalschnitt durch das receptaculäre Gewebe, mit Spermien (Pfeile). b *M. aberrans*. Weibliches Keimzellenlager im Coelomgewebe mit Spermien (Pfeil)

31, 32). Durch die vom Darm herablaufenden mit einzelnen Muskelbändern versehenen Mesenterien (*vme*) wird das Gewebe in eine linke und eine rechte Hälfte geteilt; lateral ist es durch das dichte Netzgewebe des Coeloms (*ng*) begrenzt.

Am lebenden Tier fällt dieser Abschnitt durch zahlreiche hellichtbrechende Kügelchen von verschiedener Größe auf, zwischen denen dunkle Körnchen gelagert sind. Das histologische Bild weist diese Region aus als ein Gewebe relativ ausgedehnter neben- und übereinanderliegender Zellen. Sie besitzen große Kerne und ein homogenes Plasma, das allerdings meist von Vakuolen verschiedener Größe verdrängt wird. Ihr Inhalt besteht aus kugelig kondensierten Sekreten verschiedener Tinktion. Mit Azan färben sie sich meist blau an, mit HTH-EO rötlich, bräunlich oder tiefschwarz.

Auf der ganzen Länge des Gewebes sind einige der peripheren Zellen mit Spermien erfüllt (*gsp*); sie besitzen dann nur noch einen dünnen

plasmatischen Wandbelag. Die unbeweglichen Samenfäden erscheinen auf Quetschpräparaten in Form eines Ringes oder einer Acht gebündelt.

Im 11. Borstensegment liegen zwei kleine ventrale Öffnungen (*örcg*). Sie treten als wulstförmige 15  $\mu$ m-breite Erhebungen auf der Körperunterseite hervor. Von hier laufen kurze zylinderförmige Röhren in den Körper hinein (Abb. 30, 31) und verlieren sich bald caudalwärts zwischen den Zellen des Speichergewebes. Die Wand ist aus regelmäßigen, kubischen Zellen aufgebaut; das Lumen ist stark bewimpert.

Die geschilderten Bildungen stellen weibliche *Vaginalporen* dar. Über sie werden die Spermien in das vakuolenreiche Gewebe eingeführt und schließlich in einzelnen Zellen aufgenommen.

Das auffällige Zellager ist in seiner Funktion mithin einem *Receptaculum seminis* gleichzusetzen. In seiner histologischen Feinstruktur entspricht es auffallend dem Bursagewebe vieler Turbellarien.

##### 5. *Microphthalmus aberrans*

*Männliche Geschlechtsorgane.* Die männlichen Geschlechtszellen reifen in den Segmenten 6—9 heran. Sie bilden sich innerhalb des Coeloms; ihre verschiedenen Vermehrungsstadien verdrängen hier zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife das netzförmige Gewebe (*ng*) fast vollständig (Abb. 34).

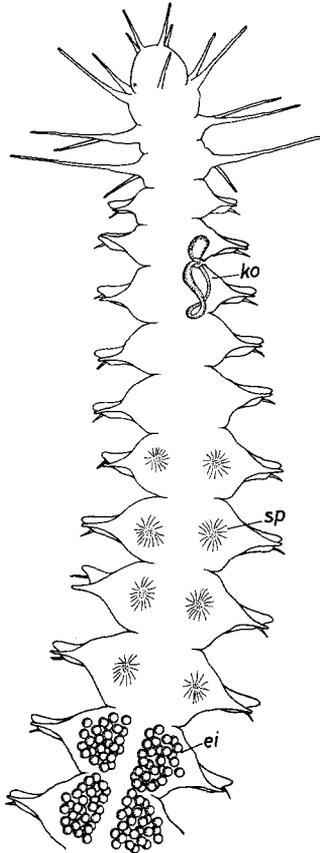


Abb. 33. *M. aberrans*. Lage der Geschlechtsorgane im Körper. Schematisiert

Latero-ventral liegen die frühesten Stadien — große, stark anfärbbare, runde Kerne mit chromosomalen Strukturen und mit dünnen Plasmahöfen umgeben. Aus ihnen gehen bei weiterer Vermehrung mehr oder weniger kugelige Gebilde hervor, die aus vielen kleineren, runden, peripher liegenden Spermatogonien und einer zentral von ihnen abgetrennten Plasmamasse bestehen.

Innerhalb dieser Zytophore (*zy*) gibt es keine Kerne, jedoch finden sich in den frühesten Stadien stark anfärbbare, völlig homogene Kugeln verschiedener Größe, bei denen es sich wohl um Restkörper der Spermio-

genese handelt. Am Rande der zentralen Plasmamasse durchlaufen die Spermatogonien ihre Histogenese zu fertigen *Spermien*; diese legen sich

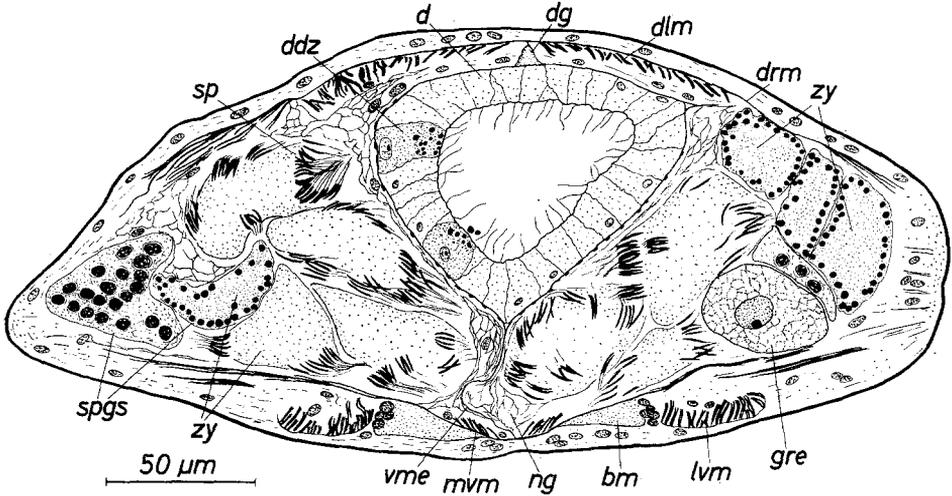


Abb. 34. *M. aberrans*. Querschnitt durch ein Hodensegment mit verschiedenen Spermiogenesestadien

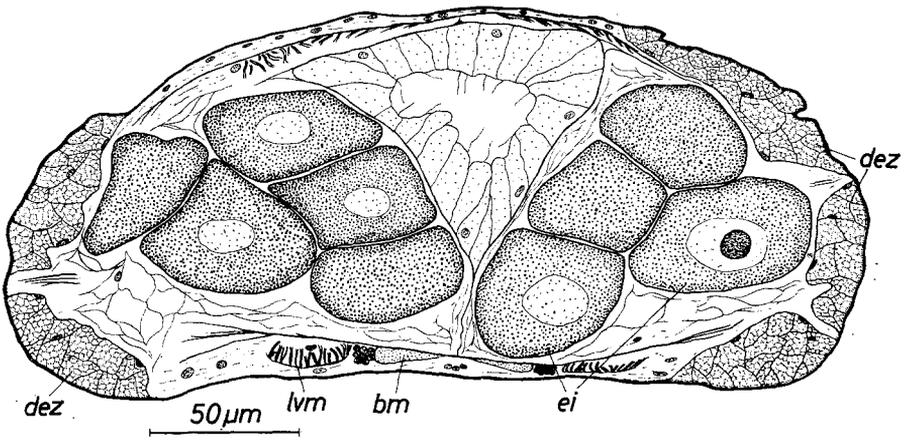


Abb. 35. *M. aberrans*. Querschnitt durch ein weibliches Segment; reife Eier, eitellare Epidermisdrüsen

zu garbenförmigen Bündeln parallel an der Ventralseite des Körpers zusammen.

*M. aberrans* ist die größte der hier untersuchten Arten, besitzt aber die kleinsten Spermien von etwa 35 µm Länge (s. Tabelle 1). Der spitz

zulaufende, spindelförmige Kopf (*k*) geht in ein schraubenförmig strukturiertes Mittelstück (*ms*) über; ein feiner Schwanzfaden (*s*) schließt daran an (Abb. 42c).

*M. aberrans* hat im Gegensatz zu den anderen Formen nur ein unpaares männliches Kopulationsorgan (*ko*), das auf der rechten Seite der Tiere im 2. und 3. Borstensegment liegt (Abb. 33). Es gliedert sich in eine mächtige Samenblase (*vs*) mit Wimpertrichter (*wt*) und einen starken *Ductus ejaculatorius* (*de*), der teils als einfaches Rohr, teils als kräftiger *Ductus muscularis* (*dm*) ausgebildet ist. Die Mündung liegt in einem eingefalteten Sack, der als *Penis* (*p*) ausgestülpt werden kann.

Die *Vesicula seminalis* liegt als kugelig-ovale Blase im 2. Borstensegment. Sie erreicht einen Durchmesser von 75  $\mu\text{m}$  und füllt fast den gesamten Coelomraum der rechten Körperseite dieses Metamers aus (Abb. 36, 37). Der Oesophagus wird durch das voluminöse, mit Spermien prall gefüllte Gebilde zur Seite gedrängt. Als weißlicher Flecken ist diese Samenanhäufung am lebenden Tier gut erkennbar. Die Wand ist dünn und enthält nur wenige Kerne. Der Samenbehälter ist bis auf einen dorso-lateral angesetzten Wimpertrichter allseitig verschlossen. Es ist dies ein schmaler Kanal, dessen Bewimperung auf die Wandung der *Vesicula* (*ve*) übergreift (Abb. 36, 37). Durch eine weite Öffnung des Kanals erfolgt auch bei dieser Art die Einwanderung der Spermien aus den Hodensegmenten; lakunenartige Lücken im Coelom-Netzgewebe bezeichnen den Wanderweg.

Vor dem Übergang in das 3. Segment verjüngt sich die Samenblase rasch zum *Ductus ejaculatorius*. Sein gewundener Lauf ist aus der Abb. 36a zu entnehmen. Von der Ventralseite (Durchmesser 10—15  $\mu\text{m}$ ) steigt er dicht unter der Epidermis nach oben und bildet dann eine weite Schleife, die zuerst caudalwärts und dann in mehreren Windungen nach vorn führt.

Der terminale Abschnitt ist als *Ductus muscularis* differenziert. Am Beginn beträgt sein Durchmesser ca. 25  $\mu\text{m}$ . Die Muskelhülle (*mm*) von 6  $\mu\text{m}$  Dicke besteht hier aus mehreren Schichten, die locker ringförmig oder in rhombusförmigen Netzmaschen übereinanderliegen. Das kleine Lumen wird von einer kernreichen plasmatischen Schicht umgeben (Abb. 39). Im weiteren Verlauf des Kanals nimmt die Muskelhülle an Mächtigkeit ab, und die unter den Muskeln liegende Zellschicht wird umfangreicher. Sie besteht dann aus kleinen zylinderförmigen, dicht nebeneinanderstehenden Zellen in regelmäßiger Anordnung.

Der *Ductus ejaculatorius* wird von rundlichen akzessorischen Drüsenzellen völlig umgeben; sie sind auch noch oberhalb des Darmkanals zu finden. Ihr Inhalt ist zumeist eosinophil, weist aber auch stark anfärbare Sekretkörner spezifischer Gestalt auf. Diese liegen auffällig gehäuft

unmittelbar am muskulösen Abschnitt des Genitalkanals und sind an diesen Stellen in gleicher Form auch innerhalb des zylinderförmigen Epithels zu erkennen (Abb. 40). Einzelne Sekretkörner lassen sich auch im Muskelgeflecht nachweisen. Sie müssen also von außen den

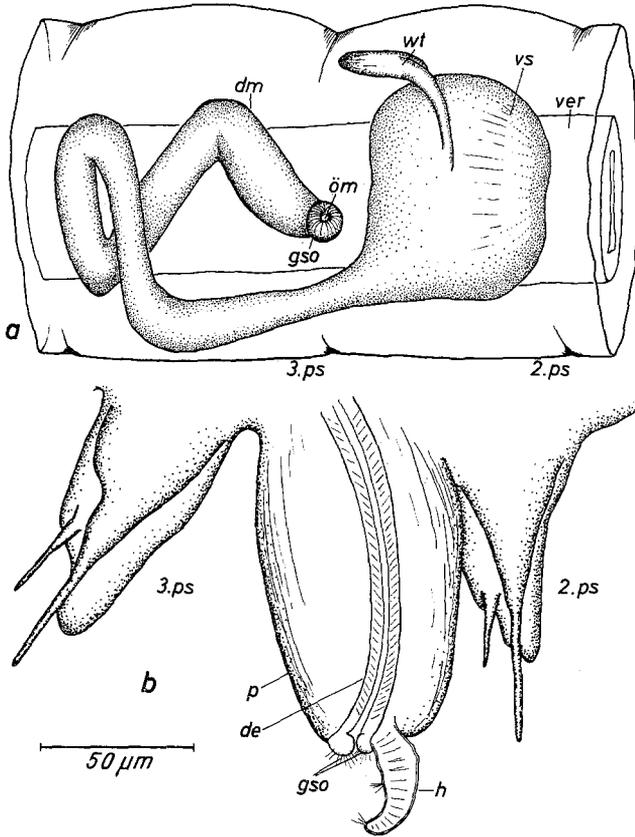


Abb. 36a u. b. *M. aberrans*. a Rekonstruktion des Kopulationsorgans; natürliche Lage im Körper. b Optischer Schnitt durch den ausgestülpten Penis. Nach Lebendpräparat gezeichnet

Muskelmantel durchwandern, um in den Kanal einzudringen. Wir vermuten, daß sie hier das Material für die Spermatophorenhülle und spezifische Genitalsekrete liefern.

Das Endstück des Genitalapparates liegt in einer Hautfalte der Epidermis, die gewöhnlich tief in den Körper eingezogen ist. Sie kann handschuhfingerförmig ausgekrempt werden und fungiert als *Penis*. Der Endteil des Ductus muscularis befindet sich dann innerhalb eines weit aus dem Körper herausragenden Kegels von 120 µm Länge. Dieser

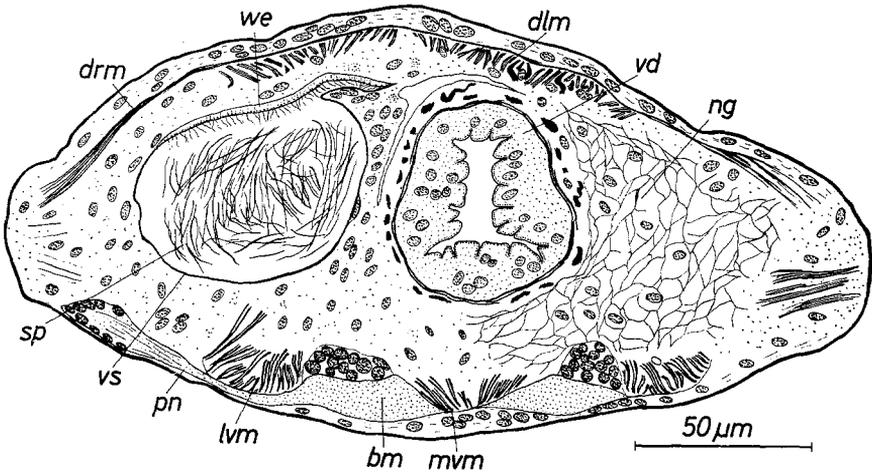


Abb. 37. *M. aberrans*. Querschnitt durch die Region des Kopulationsorgans. Vesicula seminalis, Penisnerv

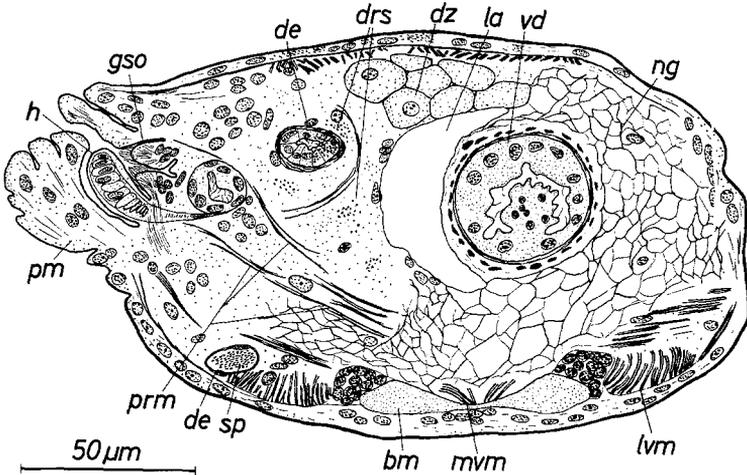


Abb. 38. *M. aberrans*. Querschnitt durch die Region des Kopulationsorgans. Penis halb ausgekrepelt. Haken, Genitalsinnesorgan und Ductus ejaculatorius angeschnitten

kann hin- und herbewegt und beliebig oft ein- und ausgestoßen werden (Abb. 36b, 60b u. c).

Die Ausstülpung erfolgt wahrscheinlich durch den Körperinnen-  
druck, vielleicht unter Beteiligung des Ductus muscularis. Als Retrak-  
toren des Penis sind zahlreiche Muskelzüge (*prm*) zu erkennen, die an  
der Hautfalte inserieren und ihren Ursprung von der medianen ventralen  
Längsmuskulatur nehmen.

Das ausgestoßene Genitalorgan läßt zwei strukturelle Besonderheiten erkennen, ein *Genitalsinnesorgan* (*gso*) und ein sog. *Haken* (*h*). Die Genitalöffnung, die sich ungefähr auf der Spitze des ausgefahrenen Penis befindet, wird von einem starken bewimperten Ringwulst umgeben. Er weist in seinem histologischen Bild große Ähnlichkeit mit den bei Polychaeten weitverbreiteten Nuchalorganen auf (Abb. 36a, 38).

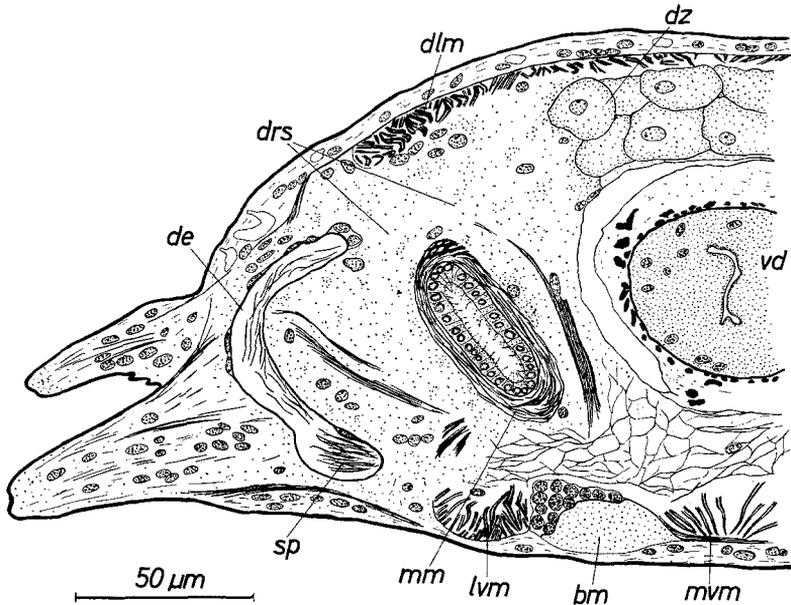


Abb. 39. *M. aberrans*. Querschnitt durch die Region des Kopulationsorgans. Teile des Ductus ejaculatorius angeschnitten; Ductus muscularis

Die Vermutung, daß es sich hier um ein gut ausdifferenziertes spezielles *Sinnesorgan* handelt, wird durch die Art der Innervierung bestätigt (Abb. 37). Ein breiter unpaarer Nervenstrang (*pn*) zweigt in der Mitte des 2. Segments von der rechten Ganglienkeite des Bauchmarks ab und zieht nach caudal in die Hautfalte des Penis hinein. Das Genitalsinnesorgan dient vielleicht zur chemorezeptorischen Erkennung des Geschlechtspartners.

Die zweite strukturelle Besonderheit ist ein fingerförmiger *Haken* an der Spitze des Penis. Die dicke Außenwand ist mit wenigen Sinneshärcchen besetzt; das Innere besteht aus Zellen mit chordoidem Charakter und ovalem Querschnitt. Die Funktion ist unbekannt.

*Weibliche Geschlechtsorgane.* Die Dissepimente zwischen 9. und 10. Borstensegment bezeichnen die konstante Grenze zwischen vorderer männlicher und hinterer weiblicher Region.

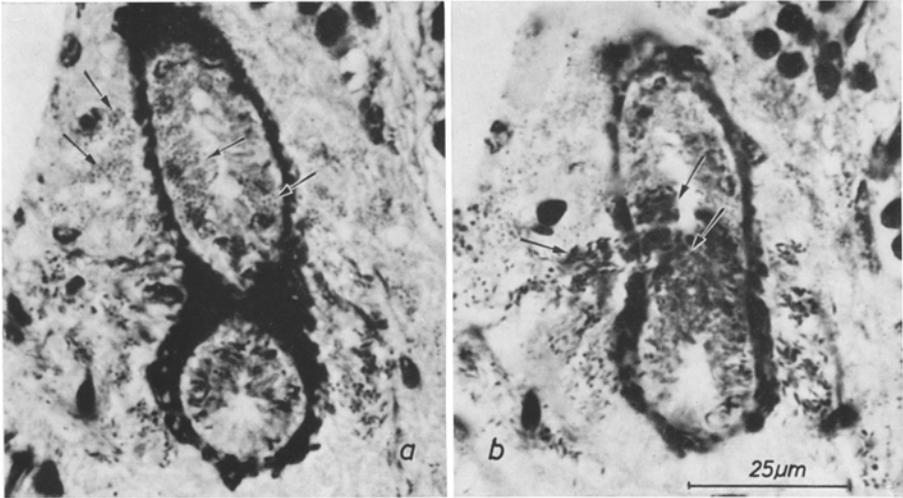


Abb. 40 a u. b. *M. aberrans*. Ductus muscularis. Akzessorische Genitalsekrete außerhalb und innerhalb des Muskelmantels (Pfeile)

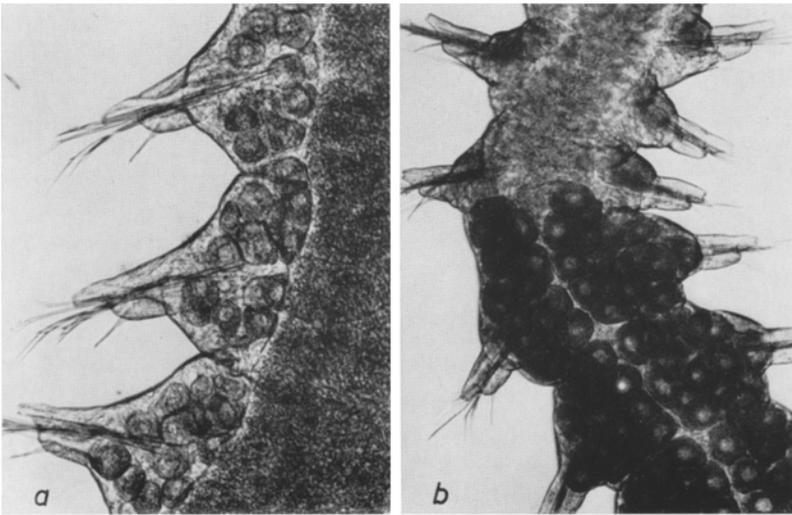


Abb. 41 a u. b. *M. aberrans*. Weibliche Geschlechtszellen. a Junge Eier an der Basis der Parapodien. b Reife Eier; die vorderen männlichen Segmente tragen keine Geschlechtsprodukte mehr, die ersten Eizellen liegen im 10. Segment

Bis auf die letzten nicht voll ausgebildeten Segmente vor dem Pygidium werden im weiblichen Abschnitt in allen Metameren *Eier* ausgebildet. Die relativ kleinen Geschlechtszellen haben einen Durchmesser von ca. 50 µm und sind in Größe und Struktur gleichartig; sie gelangen

sämtlich zur Ablage und sind entwicklungsfähig. Ein Individuum trägt ungefähr 400—500 Eier, mit denen der Hinterleib zur Laichzeit zu einem plumpen Gebilde anschwillt (Abb. 41).

*M. aberrans* besitzt keine weiblichen Geschlechtsöffnungen, keine Receptaculæ und kein besonderes Spermaspeichergewebe. Die aus den Spermatophoren austretenden Samen dringen unmittelbar in das Coelom ein und wandern zu den weiblichen Geschlechtszellen, die zu diesem Zeitpunkt noch nicht voll entwickelt sind. Sie liegen als Oogenesestadien in paarigen kleinen Anhäufungen im netzförmigen coelomatischen Gewebe. Zwischen diesen Zellen sammeln sich die Spermien (Abb. 32b), um dann wahrscheinlich zu einem späteren Zeitpunkt der Oogenese die Geschlechtszellen zu befruchten.

Bei *M. aberrans* übernehmen somit die Keimzellenlager selbst die Aufgabe der SpermienSpeicherung.

#### 6. *Microphthalmus listensis*

*Männliche Geschlechtsorgane.* Die Bildung der *Spermien* ist auf die *Hodensegmente* 7—9, bzw. 6—9 beschränkt; die SpermioGenese findet an der Peripherie von Zytophoren statt (Abb. 44b). Die Histogenese nimmt ihren Ausgang von spindelförmigen Gebilden mit kurzem Schwanzfaden (Abb. 42b). Dieser verlängert sich, und der Kopf löst sich zu einer gewellten vorderen Region auf, an deren Spitze gelegentlich ein punktförmiges Akrosom erkennbar ist. Zwischen diesem Abschnitt und dem Hinterende hebt sich an Spermien, die noch innerhalb der Hoden liegen, ein etwas dickeres Mittelstück ab.

Im ausdifferenziertesten Zustand, in den Drüsengängen der Kopulationsorgane, sind die Samen extrem dünne, ungegliederte Fäden von 125  $\mu\text{m}$  Länge. Kopf, Mittelstück und Schwanzfaden erscheinen nicht gegeneinander angesetzt; die beiden Enden sind oft um 180° gegeneinander abgeknickt.

Die *Kopulationsorgane* (*ko*) von *M. listensis* sind erheblich größer als bei *M. sczelkowi* und *aberrans*. Man erkennt ihre mächtigen Drüsengänge schon an den lebenden, relativ durchsichtigen Tieren. Mit ihrem gewundenen Verlauf und der differenzierten auffälligen Struktur sind sie die kompliziertesten Geschlechtsorgane innerhalb der Polychaeten (Abb. 43, 45).

Die paarigen Gangsysteme erstrecken sich vom 2. bis in das 6. Borstensegment und haben dann eine Länge von ungefähr 250  $\mu\text{m}$ . Wir gliedern ihren Verlauf in *Wimpertrichter* (*wt*), *Vesicula seminalis* (*vs*) und *Ductus glandularis* (*dgl*); eine sehr eigentümliche *Muskelblase* (*mbl*) und ein *kutikulärer Penis* (*eko*) bilden die eigentlichen Ausfuhrvorrichtungen.

Das Organ beginnt mit einem kleinen *Trichter* und einem dünnen Wimperkanal in Höhe des Pharynx auf der Grenze zwischen 1. und 2. Parapodiensegment (Abb. 43, 45).

Die *Vesicula seminalis* schließt als breiter, schräg nach ventral ziehender Schlauch an. Ihre Breite beträgt ungefähr  $20\ \mu\text{m}$ , die Höhe

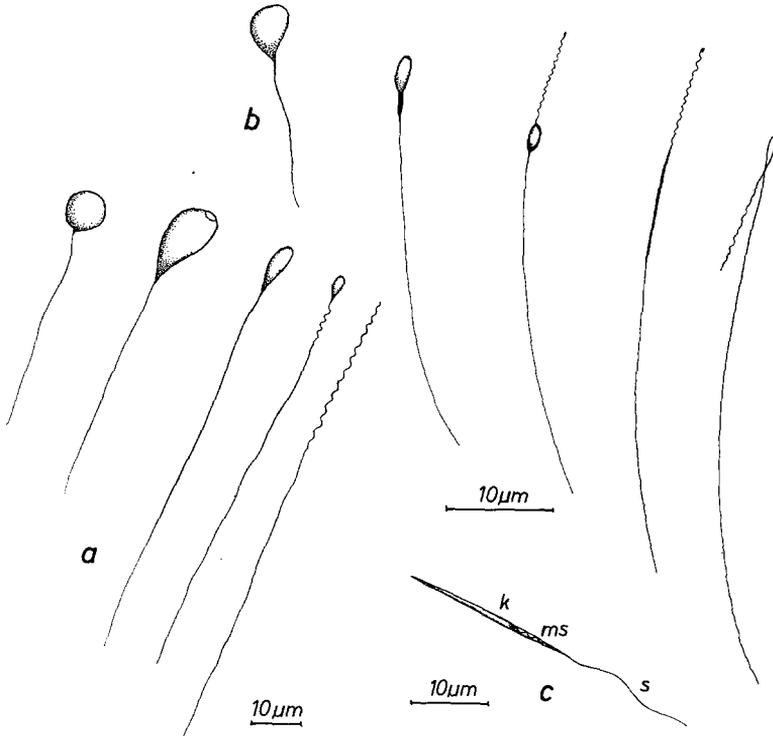


Abb. 42a—c. Männliche Geschlechtszellen und Spermiogenesestadien in der Gattung *Microphthalmus*. a *M. sczelkowi*. b *M. listensis*. c *M. aberrans*

an der bauchigsten Stelle  $15\ \mu\text{m}$ . Die Samenblase verengt sich allmählich und läuft in ein enges Rohr aus, das sich zwischen Epidermis und latero-ventrale Längsmuskulatur schmiegt und teilweise von Muskeln umfaßt wird, die von den Acicula-Protraktoren ihren Ursprung nehmen.

Den weiteren Verlauf des *Ductus ejaculatorius* verdeutlicht die Abb. 45. Im 3. Parapodiensegment verläßt das nur  $4\ \mu\text{m}$  breite Rohr die Ventralseite und zieht innerhalb der Epidermis der rechten bzw. der linken Körperseitenwand in einem weiten Bogen nach vorn in die obere Körperhälfte. Hier erweitert es sich nach caudal zu einem immer breiter werdenden *Ductus glandularis*. Dieser Teil liegt als große drüsige

Schleife zwischen dem 3. und 6. Segment und ist der auffälligste Teil des gesamten Kopulationsorgans. Die beiden Schenkel der Schleife liegen meist übereinander, im 4. Segment bilden sie eine zusätzliche, nach ventral abknickende Windung. Der Durchmesser erreicht 20  $\mu\text{m}$ .

Die Wandung ist mit unregelmäßig geformten Drüsenzellen besetzt (Abb. 44b, 47), die mit körnigem schwarzen Sekret (HTH) ausgefüllt sind. In nicht ausdifferenzierten Gängen berühren sich die in zwei Reihen angeordneten, gegenüberliegenden Drüsen und lassen zwischen sich nur einen geringen Raum frei. Bei vollreifen männlichen Tieren sind sie dagegen durch ein breites Lumen getrennt, das von mächtigen Bündeln parallel liegender Spermien ausgefüllt wird (Abb. 44b).

Im 4. Segment verengt sich der untere Schenkel des Drüsenkanals zu einem 12  $\mu\text{m}$  hohen Gang mit feinkörnigen grauen Drüsenzellen. Der Ductus glandularis besitzt somit zwei verschieden anfärbbare Arten drüsiger Sekrete.

Auf der Höhe zwischen 2. und 3. Borstensegment finden sich nur noch wenige Sekretgranula; der Drüsenang geht in ein einfaches, wenige  $\mu\text{m}$  breites Rohr über, das in der Mitte des Segments nach hinten und unten abbiegt und dann in enger Verbindung mit dem hier liegenden Muskelorgan unter erneuter Schleifenbildung in ein festes, kutikuläres Rohr (*eko*) ausmündet (Abb. 45, 46).

Dieser *Penis* ist unregelmäßig gebogen und mit einer schräg angeschnittenen Öffnung versehen. Das basale Ende ist kragenförmig umgeschlagen. Innerhalb des Körpers ist die Spitze in natürlicher Lage nach dorsal, schräg außen gestellt.

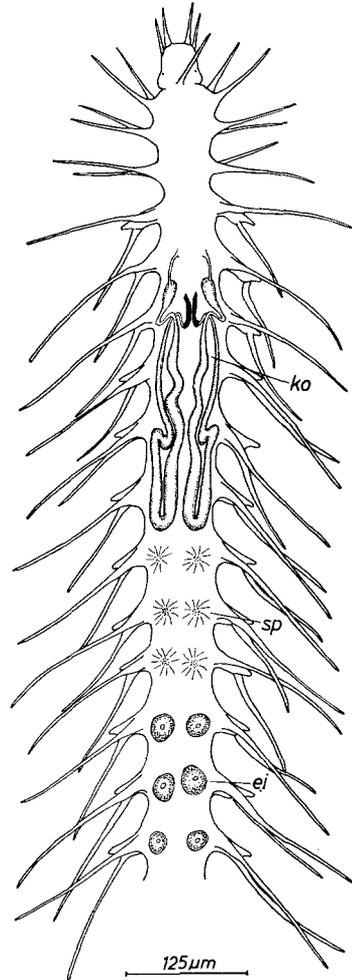


Abb. 43. *M. listensis*. Lage der Geschlechtsorgane im Körper. Schematisiert



Ein breiter Plasmamantel mit zahlreichen Kernen umgibt den unteren Teil der Blase. Darin eingebettet liegt in einer bis zum muskulösen Organ ziehenden Falte der basale Teil des kutikulären Penisrohres. Die Muskelblase selbst ist außen von regelmäßigen breiten Muskelementen umringt, die aus längsverlaufenden, etwas umeinandergedrehten Fibrillen bestehen. Im Inneren liegt lockeres, vakuolisiertes Plasma mit zahlreichen großen Kernen, die sich in der Mitte konzentrieren (Abb. 44a).

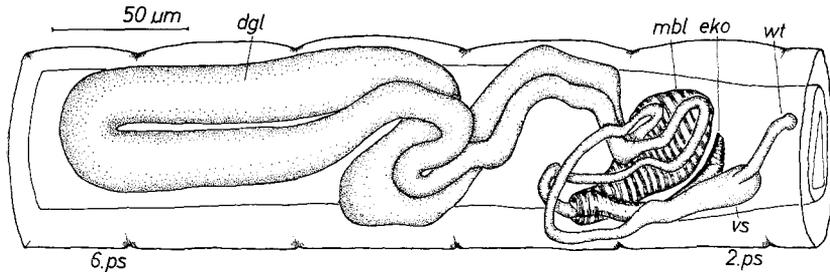


Abb. 45. *M. listensis*. Rekonstruktion des rechten Kopulationsorgans; natürliche Lage im Körper

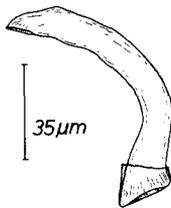


Abb. 46

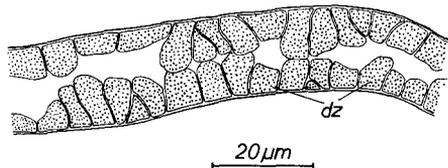


Abb. 47

Abb. 46. *M. listensis*. Kutikulärer Penis

Abb. 47. *M. listensis*. Optischer Schnitt durch den Ductus glandularis

Wir deuten die paarigen Organe als Muskelpumpen im Dienste der Ausstoßung der kutikulären Begattungsorgane und der Ausleitung der Spermien.

*Weibliche Geschlechtsorgane.* Das 9. Metamer ist das letzte Hodensegment. In den folgenden caudalen Körpermetameren differenzieren sich meist 1—2 *Eizellen*, die bis zu einer Größe von 240 µm heranwachsen (Abb. 44c). Ablagebereite Weibchen besitzen gewöhnlich nur 5—7 große Eier.

Unterhalb der reifenden Eizellen liegt ein besonderes, den gesamten ventralen Coelomraum ausfüllendes Gewebe, das Übereinstimmungen mit dem receptaculären Gewebe von *M. sczelkowi* aufweist (*eog*) (Abb. 44c). Es ist stark eosinophil, homogen, besitzt aber keine Öffnungen.

## 7. Diskussion

In einer vergleichenden Übersicht sollen abschließend die Besonderheiten des Genitalsystems von *Hesionides* und *Microphthalmus* innerhalb der Familie Hesionidae und in der Klasse der Polychaeten herausgestellt werden.

*Geschlechtsverhältnisse.* Die überwiegende Zahl der Polychaeten ist getrenntgeschlechtlich. Soweit Hermaphroditismus beobachtet wurde, tritt er in folgenden Varianten auf: 1. Männliche und weibliche Gonaden liegen im Körper in getrennten Bereichen; 2. konsekutive Zwitter entwickeln beide Gonaden in denselben Segmenten, jedoch zeitlich getrennt, so daß Samen und Eier innerhalb eines Tieres nicht zur gleichen Zeit vorkommen; 3. Spermien und Eier werden am selben Ort mehr oder weniger gleichzeitig gebildet.

Bei den getrenntgeschlechtlichen wie bei den zwitterigen Formen können die Fortpflanzungsverhältnisse durch das Auftreten spezieller Übertragungs- und Aufnahmeorgane für die Geschlechtsprodukte kompliziert werden.

Bis auf den konsekutiven Hermaphroditismus sind diese Möglichkeiten auch innerhalb der Familie Hesionidae verwirklicht. Ungelechtliche Vermehrung ist unseres Wissens nicht bekannt.

Nach HESSLE (1925) sind alle von ihm untersuchten Hesioniden — außer *Hesione* — getrenntgeschlechtlich. Das gilt in gleicher Weise für *Podarke obscura* Verrill (TREADWELL, 1901), *Kefersteinia cirrata* Keferstein (PAGE, 1906), *Podarke pugettensis* Johnson (DAVENPORT u. HICKOK, 1957) und *Nereimyra* (= *Castalia*) *punctata* (O. F. MÜLLER).

Die Getrenntgeschlechtlichkeit ist aber nicht auf die großen Arten allein beschränkt, gonochoristisch ist auch die mesopsammale Art *Hesionides arenaria* Friedrich.

Die Formen der Gattung *Microphthalmus* sind demgegenüber zwitterige Organismen mit speziellen Geschlechtsapparaten und mit strenger Trennung und determinierter Lage der männlichen und weiblichen Organe. Bei *M. fragilis* und *M. similis* können nach BOBRETZKY zwar an der Grenze von männlichem und weiblichem Körperabschnitt beide Geschlechtsprodukte in einem Segment vorkommen; sie sind dann jedoch durch Mesenterien getrennt. Schließlich entstehen bei *Hesione pantherina* Risso Eier und Samen in den gleichen Segmenten, in sog. Zwitterdrüsen (EISIG, 1881; BERGMANN, 1903). Dieses sind schlauchförmige Gebilde, die gruppenweise in den Segmenten 6—16 liegen; sie bestehen aus einem zentralen Blutgefäß, von einem Peritoneum umkleidet, auf dem beiderlei Geschlechtsprodukte reifen.

*Spermien.* FRANZEN (1956) hat die engen Beziehungen zwischen Fortpflanzungsbiologie, Genese und Struktur der Spermien aufgezeigt und speziell für die Polychaeten eingehend belegt.

Ein primitiver Spermotyp ist mit dem ursprünglichen Modus der Ablage der Geschlechtsprodukte in das freie Wasser und äußerer Befruchtung korreliert. Aberrante Spermien treten im Zusammenhang mit einer mehr oder minder direkten Übertragung auf den Geschlechtspartner auf. Sie wurden innerhalb der Polychaeten bei den verschiedensten Vertretern erranter und sedentärer Familien (Syllidae, Spionidae, Capitellidae, Sabellidae, Serpulidae) und auch bei den Archianneliden nachgewiesen. Immer handelt es sich dabei um eine Streckung und Verlängerung während der Spermiogenese zu schlanken bis fadenförmigen Samenzellen.

Unsere eigenen Befunde haben eine weitgehende Übereinstimmung mit den Ergebnissen von FRANZEN erbracht. Die Spermien von *Ophiodromus flexuosus* — mit freier Abgabe — repräsentieren den primitiven Typus innerhalb der Hesionidae. Sie besitzen einen breiten, eiförmigen Kopf, ein fast ebenso breites Mittelstück und einen langen Schwanzfaden (FRANZEN). Die männlichen Geschlechtszellen von *H. arenaria* und *Microphthalmus* sind demgegenüber extrem lange Gebilde. Es existieren so auffallende Ähnlichkeiten zwischen Spermien von *M. aberrans* und *Manayunkia aestuarina* (Bourne) bzw. *Spirorbis borealis* Daudin, ebenso wie zwischen *H. arenaria* und *Protodrilus rubropharyngeus* Jägersten oder *Nerilla antennata* Schmidt.

Die strukturellen Übereinstimmungen geben jedoch — wie auch FRANZEN betont — keine Hinweise auf verwandtschaftliche Beziehungen. Sie sind das Ergebnis konvergenter Umbildungen infolge direkter Spermaübertragung.

Bemerkenswert sind auch die unterschiedlichen Differenzierungen innerhalb einer Gattung, z. B. *H. arenaria* — *H. maxima* (s. S. 42); *M. aberrans* — *M. sczelkowi* (Abb. 42). Ähnliches wird für Polychaeten nur für die Gattung *Spirorbis* angegeben (FRANZEN).

*Kopulations- und Speicherorgane.* Kopulationsorgane wurden bisher nur bei sehr wenigen Polychaeten bekannt. Im männlichen Geschlecht sind es meist Vesiculae seminalis und penisartige Bildungen, bei den Weibchen Receptacula. Ich nenne vor allem die Archianneliden *Saccocirrus* (GOODRICH, 1901; DU-BOIS-REYMOND MARCUS, 1946), *Nerilla antennata* Schmidt (GOODRICH, 1912), *Dinophilus* (JÄGERSTEN, 1952) und *Trilobodrilus*.

Weitere Angaben über spezifische morphologische Differenzierungen zur Abgabe und Aufnahme von Geschlechtsprodukten finden sich für *Capitella capitata* (Fabricius) (EISIG, 1887), für die Gattung *Spinther*, einige Alciopiden und Ariciiden, *Paraspio mecznikowianus* (Claprd.) (CERRUTI, 1908), *Pygospio elegans* Claprd. und andere Spioniden (SÖDERSTRÖM, 1920), sowie für *Macellicephalo violacea* McIntosh. Einen sehr

differenzierten Bau weisen die Geschlechtsorgane der Pisionidae auf (ALIKUNHI, 1948, 1951).

Soweit es sich um Differenzierungen der Segmentalorgane handelt, sind vor allem bei den einfach gebauten Organen nähere Vergleiche einzelner Abschnitte möglich. Weiterführende phylogenetische Ableitungen, welche über die Gattungs- und Familiengrenzen hinausgehen,

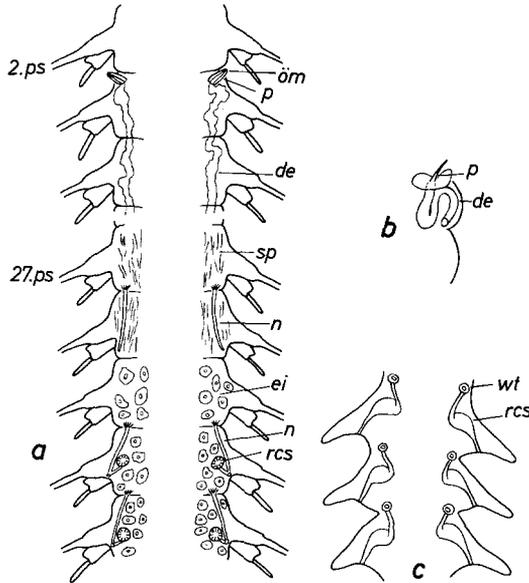


Abb. 48a—c. Geschlechtsorgane, schematisiert. a *M. urofimbriatus* (Umgezeichnet nach ALIKUNHI). b *M. fragilis*, Penisorgan. c *M. fragilis*, Segmentalorgane mit Receptacula seminis (Umgezeichnet nach BOBRETZKY)

stoßen auf Schwierigkeiten. Die bisherigen Kenntnisse lassen jedoch den Schluß zu, daß Kopulationsorgane bei den Polychaeten innerhalb kleiner systematischer Einheiten unabhängig voneinander entstanden sind und nicht zur Aufstellung verwandtschaftlicher Beziehungen herangezogen werden können.

So gibt es auch für die Geschlechtsapparate von *Hesionides* und *Microphthalmus* — die kompliziertesten Bildungen innerhalb der Polychaeten — keine näheren Vergleichsmöglichkeiten.

In der Gattung *Microphthalmus* hat BOBRETZKY (1880) als erster auf die männlichen und weiblichen Organe von *M. fragilis* und *similis* aufmerksam gemacht (Abb. 48b, c). Bei *M. fragilis* ist die Grenze zwischen den männlichen und weiblichen Gonaden das 37. Borstensegment (Gesamtgröße 60—80 Segmente); bei *M. similis* liegt sie zwischen dem 25. und 28. Metamer (50—60 Segmente). Die paarigen männlichen Aus-

führungsöffnungen werden als dünne, kurze konische Wärzchen zwischen zwei muskulösen Lippen beschrieben, welche auf der Grenze von 2. und 3. Segment ausmünden. Sie sind das Endstück eines mehrmals gewundenen Kanals, dessen Öffnung ein Flimmertrichter im 3. Metamer sein soll.

Die weiblichen Organe liegen paarig in allen hinteren Segmenten. In Form retortenförmig erweiterter Trichter repräsentieren sie nur wenig veränderte Segmentalorgane und haben die Funktion von Receptacula seminis.

Die von ALIKUNHI (1948) beschriebenen Fortpflanzungsapparate von *M. wrofimbriatus* sind ähnlich gebaut (Abb. 48a). Die Hoden liegen im 10.—28. Segment, die Ovarien schließen an. Zwischen 2. und 3. Metamer existiert ein Paar konischer, spitzer Papillen, vorschleubar und versteift durch 4—5 kutikuläre Stäbe mit borstenähnlichem Charakter. Eine kleine ringförmige Öffnung mündet in einen sich anschließenden Gang, der bis zum 10. oder 13. Segment zu verfolgen ist. Hinter dem Penis ist der Gang angeschwollen und hat unregelmäßige Ausbuchtungen; er erscheint granulär (Drüsen?). Alle weiblichen Segmente besitzen eine als Receptaculum dienende, bewimperte Kammer, die mit den Nephridien kurz vor ihrer Ausmündung in Verbindung steht.

Den bisher untersuchten 6 *Microphthalmus*-Arten ist also gemeinsam:

1. Die Lage der männlichen Geschlechtsorgane im vorderen Körperabschnitt, die der weiblichen in den sich anschließenden Segmenten;
2. die Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen zwischen 2. und 3. Segment;
3. eine für die einzelnen Arten konstante Grenze zwischen Hoden und Ovarien, die bei *M. aberrans*, *listensis* und *sczelkowi* zwischen dem 9. und 10. Metamer liegt.

Betrachten wir eingehender die Übertragungsorgane selbst. Sie haben die gleichen Funktionen: kurzfristige Speicherung der Samen, Versorgung mit Genitalsekreten und direkte Übertragung auf den Geschlechtspartner.

Hiermit ergeben sich für Verlauf und Struktur der Genitalgänge weitgehende Übereinstimmungen. Allen einheimischen Arten ist eine trichterförmige Öffnung im 2. Segment eigen, die nach innen oder nach vorn zeigt. Sie ist stark bewimpert, und die Wandung des Trichters hat eine andere Struktur als die des übrigen Kanalsystems.

Bei *M. listensis* und *aberrans* ist der Wimpertrichter einer breiten dünnwandigen Blase aufgesetzt; bei *M. sczelkowi* kommt die Blase als Erweiterung eines Muskelganges zustande, in den der Trichter unmittelbar einmündet. Diese Gebilde besitzen bei den drei Arten nicht nur die gleiche Lage, sondern auch eine identische Speicherfunktion. Nach den Kriterien von REMANE homologisieren wir sie als Vesiculae seminalis auch wenn ihre histologischen Strukturen Abweichungen aufweisen.

Größere Unterschiede ergeben sich für die weitere Ausbildung der Gänge; gemeinsam ist jedoch die Richtung des Verlaufs. Die Vesicula verengt sich jeweils zu einem dünnen Rohr, das im 3. Segment die Ventralseite verläßt und unter der Körperdecke nach oben führt. In einer bei den einzelnen Arten unterschiedlich weiten Schleife zieht das Rohr erneut nach hinten, um dann nach vorn umzubiegen und zwischen 2. und 3. Segment auszumünden.

Die Größe der Schleife wird dabei durch die Ausbildung eines Ductus glandularis bestimmt. Bei *M. aberrans* findet wohl nur eine geringe Sekretproduktion im Genitalkanal statt; hier dringen die Sekrete von außen ein. Auch bei *M. sczelkowi* ist der Drüsengang nur wenig entwickelt. Die Schleife reicht daher bei diesen Arten nicht über das 3. Segment nach hinten. Im Gegensatz dazu sind bei *M. listensis* mächtige Drüsen vorhanden, und der *Ductus glandularis* erstreckt sich bis in das 6. Segment.

Zur Ausleitung der Spermien sind bei allen drei Arten bestimmte Abschnitte des Genitalsystems als Ductus muscularis gestaltet, die einander jedoch nicht homolog sind. So sind bei *M. sczelkowi* die Verbindung zwischen Trichter und Vesicula und die Samenblase selbst von Muskeln umgeben. Bei *M. aberrans* werden die Schleife und das terminale Stück des Kanals als Muskelgang ausgebildet, während bei *M. listensis* eine besondere Pumpe die entsprechende Funktion übernimmt.

Die eigentlichen Begattungsorgane differieren bei den einzelnen Arten am stärksten und sind nur schwerlich miteinander zu vergleichen. Bei *M. similis* und *fragilis* ist der Penis der spitz zulaufende Endabschnitt des Ausführungskanals; ähnliche Struktur und ebenfalls zur Versteifung dienende Stäbchen besitzt *M. urofimbriatus*. *M. aberrans* stößt den Endabschnitt mit einer ausgekrempeelten Hautfalte als beweglichen Peniskegel aus. *M. sczelkowi* besitzt Saugnäpfe, die vielleicht mit den muskulösen Lippen bei *M. similis* und *fragilis* zu vergleichen sind. Zur Ausbildung eines festen kutikulären Rohres kommt es schließlich bei *M. listensis*.

Es sei angemerkt, daß die prinzipiell ähnlichen Kopulationsorgane der Oligochaeten ebenfalls eine große Mannigfaltigkeit in der speziellen Ausgestaltung ihres Verlaufs und ihres terminalen Abschnittes aufweisen.

Innerhalb der *Hesionides*-Arten finden sich zwei einwandfrei homologisierbare Differenzierungen. Das sind die Gonodukte bei *H. maxima* und die entsprechenden weiblichen Gänge bei *H. arenaria*. Sie stimmen in Lage, Bau und Funktion überein.

Die männlichen Ausführwege von *H. arenaria* zeigen zu diesen Organen Übereinstimmung in Funktion und Verlauf. Es sind paarige Gebilde mit einer nach vorn gerichteten Öffnung und einem zur Dorsal-

seite verlaufenden Gangsystem zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte. Sie liegen jedoch in anderen Metameren und münden an unterschiedlicher Stelle aus. Übereinstimmungen bestehen auch zwischen diesen Organen und denen von *Microphthalmus*, wobei vor allem die sich durch gleiche Funktion ergebenden ähnlichen Differenzierungen drüsiger und muskulöser Abschnitte auffallen.

Entscheiden wir zunächst, ob es sich hier um Bildungen sui generis handelt, oder ob die Organe aus vergleichbaren morphologischen Elementen hervorgegangen sind.

Für eine Gleichsetzung sprechen: 1. Der allen Organen gemeinsame Wimpertrichter mit rostraler Öffnung und einem ähnlichen histologischen Bau; 2. der komplizierte, prinzipiell gleichartige Verlauf der Kanäle<sup>5</sup>.

Diese Übereinstimmungen weisen gleichzeitig auf die Segmentalorgane als mögliche Grundstrukturen hin, aus denen sie entstanden sein könnten.

Nach der Theorie von GOODRICH (1900) gibt es zwei Wege der Interpretation:

1. Die Genitalorgane sind in verschiedener Richtung modifizierte Coelomodukte, die zu den exkretorischen Kanälen in keinerlei Verbindung stehen.

2. Die Genitalorgane sind umgewandelte Nephridien oder bestehen aus zweierlei morphologischen Komponenten, Teilen des Coelomodukts und Teilen eines umgewandelten Nephridiums. Sie würden dann — nach der Nomenklatur von GOODRICH — abgewandelten Nephromixien entsprechen.

Zumindest für *Hesionides arenaria* ist diese Alternative so zu entscheiden, daß sowohl die männlichen wie die weiblichen Organe umgewandelte Nephromixien darstellen. Bei der Untersuchung der Exkretionsorgane wurden keine Nephridien in den Genitalsegmenten gefunden.

Ich vermute, daß auch bei *Microphthalmus* Nephridien in den entsprechenden Metameren fehlen.

Damit sind die männlichen und weiblichen Genitalorgane von *H. arenaria* und die männlichen Organe von *Microphthalmus* als homoiologe Bildungen zu deuten (REMANE, 1956, p. 53), welche parallel zueinander aus identischen Grundstrukturen entstanden sind. Trichter und Vesiculae können aus Nephridien abgeleitet werden. Die übrigen Gangabschnitte fassen wir als unabhängige Neubildungen auf; sie sind möglicherweise Differenzierungen der Epidermis.

Weitere ähnliche Bildungen sind die bei *Hesionides* und *Microphthalmus* gleichermaßen vorhandenen akzessorischen Genitaldrüsen, die im Coelom zwischen Kopulationsapparat und Hodensegmenten auftreten.

<sup>5</sup> Die scheinbar abweichenden Verhältnisse bei *M. fragilis*, *similis* und *urofimbriatus* bedürfen einer eingehenden Nachuntersuchung.

Tabelle 1. Geschlechtsprodukte von *Hesionides* und *Microphthalmus*

Spermien				
Art	Länge in $\mu\text{m}$		Besamung	
<i>H. arenaria</i>	110 ( $k=42, ms=38, s=30$ )		Spermatophoren, direkt	
<i>H. gohari</i>	36		?	
<i>M. aberrans</i>	37 ( $k=15, ms=5, s=17$ )		Spermatophoren, direkt	
<i>M. szcelkowi</i>	105		direkt	
<i>M. listensis</i>	120		wahrscheinlich direkt	

Eier				
Art	Länge in $\mu\text{m}$	Breite in $\mu\text{m}$	Körperlänge:Eigröße	Anzahl
<i>H. arenaria</i>	45 (mit Eihülle)		50:1	40—80
<i>H. gohari</i>				
<i>M. aberrans</i>	59		110:1	ca. 500
<i>M. szcelkowi</i>	250	150	11:1	10—14
<i>M. listensis</i>	240	120	10:1	5—10

Unterschiedlich verläuft dagegen die Spermio-genese. Zytophoren treten nur bei den *Microphthalmus*-Arten auf. Sie fehlen bei *H. arenaria*.

Im Bau der weiblichen Organe erscheinen die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten größer als bei den männlichen Apparaten.

Die ursprünglichsten Verhältnisse liefern die größeren Formen *M. fragilis*, *similis* und *urofimbriatus*. Hier existieren noch segmental angeordnete Receptacula, bei *fragilis* und *similis* als Verdickungen der Exkretionskanäle, bei *urofimbriatus* als Wimperkammern, die mit den Nephridien in Verbindung stehen. Die anderen Arten besitzen keine derartigen segmentalen Samenspeicher mehr.

*M. szcelkowi* hat dafür ein besonderes Speichergewebe, ein „receptaculäres Gewebe“, das unter den Polychaeten keinen Vergleich findet. Die weiblichen Vaginalporen dieser Art können aber als letzte Rückbildungen metamer angeordneter Receptaculakanälchen gedeutet werden, die meist peripher liegenden Spermien-speicherzellen als weitgehend umgebildete Receptacula. Dafür sprechen Befunde an einem Objekt. Die Speicherzellen sind hier nahezu segmental angeordnet; außerdem tritt bei diesem Tier noch eine dritte weibliche Öffnung im 12. Segment auf.

Ein ähnliches Gewebe ohne Öffnungen findet sich bei *M. listensis*.

*M. aberrans* besitzt neben den Gonaden keine weiteren weiblichen Organe. Sie wurden offensichtlich im Zusammenhang mit der aberranten Spermaübertragung durch Spermatophoren reduziert. So ergibt sich in der Gattung *Microphthalmus* eine bemerkenswerte anatomische Reihe der weiblichen Organe mit stufenweiser Rückbildung samen-

speichernder Strukturen, zugleich aber auch die Bildung eines neuen komplizierten Speichergewebes bei *M. sczelkowi*. Diese Entwicklung steht in Korrelation zu den verschiedenen Arten der Samenübertragung (s. S. 94).

Wir betrachten mithin alle Differenzierungen zur Abgabe und Aufnahme von Geschlechtsprodukten innerhalb der Gattung *Hesionides* und *Microphthalmus* als Organe, die sich aus den Segmentalorganen ableiten lassen.

## D. Ökologie

Die ökologischen Untersuchungen wurden vor allem im Eulitoral der Insel Sylt ausgeführt. Einzelne Beobachtungen liegen für Helgoland vor. Ein Aufenthalt in Banyuls-sur-Mer (Mai 1963) gab Gelegenheit zu Untersuchungen im Amphioxus-Sand von Argelès und Le Racou und am Sandstrand der Côte Catalane zwischen Le Racou und Canet-Plage. Ein Besuch der Station Tour du Valat (Camargue) im Oktober 1964 wurde für Probeentnahmen auch an der Küste des Golfe d'Aigues Mortes bei Sète genutzt.

### I. Methodik

Zur faunistischen Bestandsaufnahme haben wir zuerst rein *qualitative* Anreicherungsverfahren angewandt.

1. Im Eulitoral wurden Löcher gegraben, das zusammenlaufende Wasser aufgewirbelt und wiederholt mit einem Beutel aus feiner Müllergaze durchgeseiht.

2. Kleinere Substratmengen wurden in Weckgläsern mit Wasser aufgefüllt, durchgerührt und die leichtschwebenden Teilchen, zu denen auch die meisten Kleinorganismen gehören, durch einen Kescher gegossen und abgefiltert (s. auch Ax, 1951).

3. Eine direkte Substratentnahme und ihre Aufarbeitung wurde bei erfahrungsgemäß sehr individuenreichen Biotopen vorgenommen.

Die hiermit gewonnenen Ergebnisse lieferten kein exaktes ökologisches Bild. Auch konnten wir nicht genügend Individuen zu Zucht- und Beobachtungszwecken in vitalem Zustand erhalten. Das gilt besonders für die leicht zerbrechlichen Formen wie *H. arenaria* und *M. listensis*, die beim Auskiesern oft verletzt werden.

Unterschiedliche Befunde über die Verteilung der Tiere im Sommer und Herbst 1962 veranlaßten dann in der folgenden Zeit die Anwendung einer streng *quantitativen* Methode, die besonders für die Beobachtungen an *H. arenaria* benutzt wurde.

Ein zylindrisches Glasröhrchen (150 mm lang, 32 mm innerer Durchmesser) mit glattem Boden wird senkrecht in den Sand gesteckt und mit Substrat ausgegraben; weitere Gefäße führen bis in die obere Schicht des Grundwasserhorizontes. Alle Röhren übereinandergestellt enthalten so eine vollständige Sandsäule von der Oberfläche bis zum Grundwasser.

Einem tieferen Eindringen wird durch das Zusammenlaufen des wassergesättigten Sandes eine Grenze gesetzt. Die Probenentnahmen sind daher auch zweckmäßig bei guter Ebbe zur Zeit des tiefsten Grundwasserstandes vorzunehmen.

Mit Korken verschlossen werden die Glaszylinder mit der Öffnung nach unten aufgestellt und sofort durchsucht. Dabei kratzt man möglichst gleichgroße „Sand-

scheiben“ aus den Röhren heraus. In einer Petrischale mit Seewasser werden die Tiere quantitativ ausgezählt. Die Zahl der Sandscheiben, die Höhe der Sandsäule in der entsprechenden Röhre und die Tiefe, aus der die Röhre entnommen wurde, werden vermerkt, so daß der spezielle vertikale Fundort eines bestimmten Individuums nahezu genau in Millimetern angegeben werden kann.

Mit dieser Methode ist die qualitative und quantitative Verteilung einer Art exakt bestimmbar.

Ist eine sofortige Auszählung nicht möglich, so wird der Inhalt der Röhren mit einer 5—10%igen Formollösung aufgefüllt, und die gleichen Untersuchungen können zu einem beliebigen Zeitpunkt auch am fixierten Material erfolgen.

Hinderlich an dieser „Röhrenmethode“ ist der große Zeitaufwand, den ein genaues Aussuchen der kleinen Individuen erfordert. Auch die fehlende Möglichkeit, tiefer in die Grundwasserschichten einzudringen, ist ein Nachteil.

Inzwischen hat UHLIG (1964) eine Methode zur Extraktion mesopsammaler Mikroorganismen entwickelt, die in etwas abgeänderter Art und Weise bei einigen der letzten Proben von uns zur quantitativen Erfassung der Sandfauna getestet wurde. Bei diesem Verfahren werden die Tiere durch ein Konzentrationsgefälle aus dem Substrat vertrieben. Ein einfacher Zylinder ist an einer Seite mit Müllergaze verschlossen und berührt gerade die Oberfläche einer mit Seewasser gefüllten Probenschale. Auf die Gaze wird eine bestimmte Menge zu extrahierendes Substrat gebracht und der übrige Raum der Röhre mit Seewassereis aufgefüllt. Das Schmelzwasser läßt die Tiere aus dem Sand in die Auffangschale austreten. Während UHLIG ein dauerndes Anheben des Filterrohres bei ansteigendem Wasserstand für erforderlich hält, wurde von uns die Anlage so konstruiert, daß der Zylinder in ein gleichbleibendes Wasserniveau eintaucht. Das Schmelzwasser tropft über den Rand der Auffangschale. Der weitaus größte Teil der Organismen, die zumeist kein Schwimmvermögen besitzen, sinkt zu Boden. Diese Methode verkürzt die Zeit beim Auszählen erheblich. Sie ist zusammen mit der Röhrenmethode sehr gut für quantitative und qualitative Untersuchungen der Fauna interstitieller Sandböden geeignet.

Weit schwieriger ist die Erfassung der Grundwasserbiotope. Hier wurden Versuche mit einem Eisenrohr (50 cm) unternommen, die jedoch keine befriedigenden Ergebnisse brachten.

Immerhin läßt sich aus den Resultaten vieler Stichproben ersehen, daß im größten Teil des Jahres nur ein geringer Prozentsatz der Individuen eines Prallstrandes unter dem Niveau des Grundwassers lebt. Dieser Bereich wurde daher aus methodischen Gründen nicht mit in die quantitativen Untersuchungen aufgenommen.

Die Bedeutung dieser Tiefenregion für die Überwinterung von *H. arenaria* ist dennoch ein signifikantes Ergebnis unserer Auszählungen.

## II. *Hesionides arenaria*

### 1. Lebensraum

*H. arenaria* besiedelt zwei sehr unterschiedliche mesopsammale Lebensräume, den eulitoralischen Sandhang und sublitorale Grobsandgebiete (Amphioxussand).

Der Sandhang oder Prallstrand, wie er in typischer Ausprägung auf der Nordwestseite von Amrun und auf der Westseite von Sylt ausgebildet ist, stellt den Hauptlebensraum von *H. arenaria* dar.

In Übereinstimmung mit einer Arbeit von SCHMIDT (1967) über quantitativ-ökologische und populationsdynamische Untersuchungen am Sylter Sandstrand teilen wir diese Region in drei Mikrobiotope ein: 1. Der untere Sandhang mit der Quellregion (auch Otoplanenzone oder „feuchte Zone“), 2. der mittlere Sandhang, 3. der obere Hang (Supralitoral). Unterer und mittlerer Sandhang bilden den „Prallhang“; ein Sandwatt oder ein beweglicher Brandungssand sind ihm vorgelagert.

Die Westseite der Insel Sylt besitzt einen breiten stark-lotischen Strand (AX 1951, GERLACH, 1953) mit der beträchtlichen Neigung von ungefähr 6°. In Stichproben konnte die Existenz von *H. arenaria* entlang der gesamten Westküste nachgewiesen werden (Lister Strandhalle, Klappholtal, Westerland, Hörnum) (s. auch WESTHEIDE, 1966; Abb. 1). Eingehende Untersuchungen wurden hier jedoch nur bei der Lister Strandhalle durchgeführt.

Fundorte in schwach-lotischen Bereichen sind dagegen ein flacher gering ausgebildeter Prallhang bei Munkmarsch, ein relativ schmaler Strand 2 km südlich von Rantum, sowie die ebenfalls schmale Strandzone des Lister Hakens. Diese Biotope befinden sich auf der geschützten Ostseite der Insel. Der Sandhang an der Südseite des Ellenbogens (Café Uthörn) und ein entsprechend südöstlich gelegener Abschnitt unterhalb der Litoralstation List der Biologischen Anstalt Helgoland werden als mittel-lotische Biotope bezeichnet. Mit 10—15 m Breite besitzen diese Hänge auch Ausmaße, die in der Größe zwischen denen des Weststrandes (20—30 m) und den nur wenige Meter breiten Prallstränden an der Ostseite liegen. Ihre Neigung beträgt ungefähr 5°. Die Umlagerung des Sandes ist hier geringer und ihr Profil daher weitaus konstanter als dasjenige des Weststrandes.

Als ein weiterer eulitoraler Fundort konnte der lotische Sandstrand der Côte Catalane (Plage du Rousillon, Mittelmeer, Südfrankreich) in die Untersuchungen aufgenommen werden (s. auch DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960). Durch den geringen Gezeitenunterschied kommt es hier jedoch nicht zur Ausbildung einer typischen Quellregion und eines ausgedehnten Prallhanges. An die breite horizontale Sandfläche des Supralitorals schließt sich eine schmale Brandungskante unmittelbar an.

Der Amphioxus-Sand von Argelès-sur-Mer (LAUBIER u. PARIS, 1962) und Le Racou (Côte Catalane) liefert die bisher einzige sublitorale (Tiefe 5—7 m) Fundstätte. In ähnlichen Grobsandbiotopen bei Helgoland, vor Sylt und anderen Teilen der Deutschen Bucht konnte *H. arenaria* nicht nachgewiesen werden. Auch im Amphioxus-Sand bei Marseille kommt die Art offensichtlich nicht vor (SWEDMARK, 1956). Diese Differenzen lassen sich folgendermaßen erklären. Die sublitoralen Grobsandgebiete der Küste des Roussillon liegen in geringer Entfernung vom Ufer und stimmen im Sediment mit dem Strand überein. So ist ein

kontinuierlicher Übergang zwischen Eulitoral und sublitoralen Bereichen gegeben, der die Ursache für die Einwanderung einer typischen Form des Prallstrandes in die Bereiche mit dauernder Wasserbedeckung sein mag.

Diese Feststellungen gelten auch für zwei weitere interstitielle Polychaeten. *Petitia amphophthalma* Siewing und *Eteonides coineaui* (Laubier) wurden als typische Vertreter des Prallstrandes und des Grundwassers beschrieben und konnten im Mai 1963 ebenfalls vereinzelt im Amphioxus-Sand von Argelès (5 m Wassertiefe) nachgewiesen werden.

Am Weststrand von Sylt liegt dagegen an der Unterkante des Sandhanges unterhalb der NWL ein breiter Sandwall aus feinerem Material, der einer dauernden Umlagerung ausgesetzt ist. Er bildet eine ökologische Barriere für den Übergang kleiner eulitoralischer Formen in die größeren sublitoralen Sande.

## 2. Sediment

Größe der Sandkörner, Porenvolumen, Detritusgehalt und Festigkeit des Sedimentes sind jeder für sich allein besiedelungsbestimmende Faktoren. Für eine ökologische Verbreitungsanalyse kommt diesen Werten daher große Bedeutung zu.

Die Korngrößen der einzelnen Fundorte wurden quantitativ ausgewertet, die übrigen Angaben sind qualitativ (Tabelle 2, 3).

Die Sedimente, in denen *H. arenaria* gefunden wurde, zeigen keine einheitlichen Größenwerte. Dennoch ist aus allen Analysen der überwiegende Anteil des Grobsandes zu erkennen. Großer Porenraum, lockere, mäßig feste Lagerung und vor allem geringer Detritusgehalt begünstigen nach unseren Beobachtungen das Auftreten des Polychaeten.

Tabelle 2. *Sedimentverhältnisse im Eulitoral von Sylt, Prallhangbiotope*

Korngröße mm	Lister Strandhalle		Ellenbogen	Lister Haken	Litoralstation
	%	%	%	%	%
2	44,5	8,0	7,5	1,5	2,5
1	23,0	30,0	23,0	13,0	7,5
0,63	16,0	34,0	43,0	43,5	24,0
0,4	12,0	20,0	15,0	36,5	49,0
0,2	3,5	8,0	10,5	3,0	16,0
0,1	—	—	—	1,5	—
0,063	—	—	—	—	—
Porenraum	sehr groß	groß	groß	mittelgroß	mittelgroß
Detritusgehalt	sehr gering	sehr gering	detritushaltig	wenig	wenig
Festigkeit	sehr locker	sehr locker	locker	locker	locker

Tabelle 3. *Sedimentverhältnisse am Mittelmeer, Brandungszone*

Korngröße mm	Canet-Plage	Zwischen Canet-Plage und St. Cyprien-Plage	Amphioxus-Sand	
	%	%	Le Racou %	Argelès %
2	3,0	3,0	—	4,0
1	11,0	30,5	13,0	73,0
0,63	20,0	21,0	68,0	21,5
0,4	45,0	23,5	13,0	—
0,2	21,0	22,5	5,5	—
0,1	—	—	—	—
0,063	—	—	—	—
Porenraum	gering	mittelgroß	groß	groß
Detritusgehalt	wenig	wenig	wenig	wenig
Festigkeit	fest	fest	locker	locker

So wird das flache, dem Prallstrand vorgelagerte Sandwatt bei der Litoralstation — das im übrigen eine reiche Mikrofauna beherbergt — von *H. arenaria* nicht bewohnt. Zufällig hierher gespülte Exemplare vom Prallhang zeigen mangelnde Vitalität. Hierfür ist nicht nur die geringe Korngröße (Tabelle 9), sondern vor allem der höhere Detritusgehalt und eine größere Festigkeit des Substrates verantwortlich. Diese ebene Sandfläche wird weniger mit Wasser durchströmt, ist sauerstoffärmer und besitzt einen  $H_2S$ -Horizont dicht unter der Oberfläche.

### 3. Vertikale und horizontale Verteilung

Über die Verteilung im Biotop lagen bisher recht unterschiedliche Angaben vor: „Otoplanenzone“ (FRIEDRICH, 1937), „Otoplanenzone“ (VALKANOV, 1954), „zwischen 7 und 130 cm Tiefe“ (SIEWING, 1956), „50 cm tief“ (HARTMANN-SCHRÖDER, 1958), „Grundwasser“ (DELA-MARE-DEBOUTTEVILLE, 1960).

Am Westrand von Sylt wurde das in der Literatur niedergelegte, außerordentlich weite Verteilungsspektrum der Art innerhalb des Eulitorals bestätigt. *H. arenaria* tritt weder im Sublitoral noch im Küstengrundwasser des supralitoral oberen Hanges auf.

Innerhalb dieser Grenzen waren jedoch alle Proben positiv: Die Quellregion, sowie der gesamte, auch bei Niedrigwasser ausreichend feuchte Bereich innerhalb des Prallhanges bis zur normalen Hochwasserlinie.

Die höchste Fundstelle ist ein etwa 25 m von der MNL entferntes Loch im mittleren Hang ungefähr auf der MHL. Hier wurden die Tiere in einer Tiefe von 1,75 m nachgewiesen; das Grundwasser stand bei etwa 1,90 m an.

## 4. Wassergehalt des Sediments

Die eulitoralen Strandzonen fallen bei Niedrigwasser trocken. Ihr Porenraum ist daher je nach Korngröße, Höhe über NN, Höhe über dem Grundwasserspiegel und Grad der Verdunstung unterschiedlich mit Wasser gefüllt.

Die oberflächlichen Schichten des mittleren Hanges trocknen bei starker Sonneneinstrahlung bis in etwa 10 cm Tiefe vollständig aus und werden daher von allen Organismen gemieden. Der Quellhorizont ist dagegen immer mit Wasser gesättigt. Er weist die reichste Fauna des Strandes auf, ebenso wie die mehrere Meter darüberliegende Region der Otoplanenzone, in welche Wasser aus tieferen Schichten kapillar bis an die Oberfläche gezogen wird.

Die übrigen Bereiche des Prallstrandes zwischen Grundwasser und trockener Oberfläche sind weniger feucht, haben aber dennoch eine zwar artenärmere, aber individuenreiche Fauna, zu der auch *H. arenaria* gehört.

So sind für die Art bei einer Wassermenge von 5% des Substratgewichtes (Korngrößenanalyse Litoralstation, Sandhang) ausreichende Lebensbedingungen bis zur nächsten Überspülung gegeben. Die Wassermenge einer entsprechenden gesättigten Probe beträgt ca. 18%. *H. arenaria* überlebte in einem verkorkten Glaszylinder einen 4wöchigen Aufenthalt in Sand mit 10% Wassergehalt. Die Röhre wurde bei Zimmertemperatur unbelüftet aufbewahrt.

## 5. Salzgehaltsverhältnisse

Am Gezeitenstrand müssen wir zwischen dem Grundwasser innerhalb des Prallhanges und dem brackigen supralitoralischen Küstengrundwasser unterscheiden. Für die erstere, weitgehend marine Region ergeben sich keine großen Abweichungen von den normalen Salzgehaltswerten des freien Wassers (s. auch GERLACH, 1952, 1953).

Tabelle 4. Salzgehalt von Grundwasserproben im Sylter Eulitoral, in denen *H. arenaria* gefunden wurde

Lokalität (Aug. 62)	m von MNL	m tief	‰
Lister Strandhalle	7	0,75	28,6
Lister Strandhalle	12	0,5	29,4
Lister Strandhalle	15	1,35	29,3
Lister Strandhalle	25	1,90	24,9
Ellenbogen	7	0,65	30,5
Ellenbogen	10	0,65	29,9
Litoralstation	5	0,15	29,9

Messungen im Grundwasserbereich von Canet-Plage am Mittelmeer zeigten größere Schwankungen von den Normalwerten des freien Wassers. Proben mit *Hesionides* weisen jedoch immer den annähernd natürlichen Salzgehalt auf (Tabelle 5).

Innerhalb des Prallstrandes ist *H. arenaria* weitgehend konstanten Bedingungen ausgesetzt. Größer sind die Veränderungen dagegen für alle Individuen, die an der Oberfläche der Otoplanenzone leben. Hier kommt es bei starken Regenfällen in der Niedrigwasserperiode zu erheblichen Verminderungen des Salzgehaltes.

Tabelle 5. Salzgehalt von Grundwasserproben an der französischen Mittelmeerküste

Lokalität (Mai 63)	‰	Hesionides
Canet-Pl., ca. 1 m von der Brandungszone, 0,3 m tief	35,3	+
Canet-Pl., ca. 1,75 m von der Brandungszone, 0,4 m tief	35,1	+
Canet-Pl., am Ausfluß der Lagune, ca. 1,5 m von der Brandungszone, 0,6 m tief	10,6	—

Einige Experimente zur Salzgehaltstoleranz von *H. arenaria* führten zu Ergebnissen, welche mit Beobachtungen von BOADEN (1963) an einer ökologisch nahestehenden *Trilobodrilus*-Art übereinstimmen. Eine Abnahme des Salzgehaltes wird danach kurzfristig besser vertragen als eine entsprechende Erhöhung. Für 2—8 Tage in ein 20‰ Medium gebrachte *Hesionides* überstehen diesen Aufenthalt ohne merkliche Schädigung; ein 40‰-Salzwasser läßt dagegen schon ein Drittel der Tiere absterben.

Eine gelegentliche, auf wenige Stunden beschränkte Verminderung der Ionenkonzentration ist daher ohne Einfluß auf die oberflächliche *Hesionides*-Population der Nordseeküste. Ein konstant geringerer Salzgehalt bildet aber offensichtlich einen besiedlungsbegrenzenden Faktor; die Art ist bisher nicht in der Ostsee nachgewiesen worden.

## 6. Temperatur

Die Temperatur des Prallhanges ist im Laufe des Jahres und im Gang eines Tages großen Veränderungen unterworfen. Wassergehalt und Salzkonzentration werden indirekt durch sie beeinflußt. Die Temperaturwerte des Strandes sind unmittelbar von denen des freien Wassers abhängig. Lufttemperatur, Sonneneinstrahlung und Bedeckung mit Eis und Schnee können die Erwärmung oder Abkühlung des Eulitorals zwar merklich, jedoch nur sekundär beeinflussen.

Tabelle 6 gibt deshalb Temperaturen der Jahre 1962—1964 an, die im Lister Hafen gemessen wurden. Zwischen Winter und Sommer

Tabelle 6. *Temperaturen im Lister Hofen, gemessen bei Tidenhochwasser am 15. jeden Monats*

	Jan.	Feb.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
1962	2,5	1,5	0,4	5,2	11,0	17,8	15,9	15,8	13,4	12,3	6,4	3,5
1963	-1,6	-1,8	-1,3	5,6	11,8	16,1	16,6	17,5	14,4	10,2	6,9	1,0
1964	-0,3	1,0	0,6	5,0	11,9	16,8	16,5	17,8	14,1	10,0	9,0	3,8

Tabelle 7. *Temperaturen im Prallstrand*

Zeit	Lokalität; allgemeine Verhältnisse	Temperaturen im Grundwasser	Temperaturen im freien Wasser	Sandoberfläche	Luft
29. 5. 64 11 Uhr	Litoralstation, Otoplanenzone; starke Sonne		16,3°	23,5°	20,2°
12. 8. 65 11 Uhr	Litoralstation; mittlerer Hang, starke Sonne	10 cm tief: 15,8°	15,5°	oberer Prallhang 25,5° mittlerer Prallhang 22,5° Otoplanenzone 21,5°	17,2°
22. 8. 62 12 Uhr	Ellenbogen; mittlerer Hang regnerisch	65 cm tief: 15,1°	15,4°	15,6°	15,6°
24. 3. 63	Lister Strandhalle; mittlerer Hang, 23 m von MNL	65 cm tief: 1,5°	0,9°	-1,0°	-1,0°

traten in diesem Zeitraum Differenzen von ca.  $-2^{\circ}$  bis  $+18^{\circ}$  C auf. In eigenen Messungen wurden weitgehende Übereinstimmungen der Werte im Prallhang und Grundwasser mit diesen Temperaturen des freien Wassers konstatiert. Dies gilt besonders für den Winter. Im Sommer kommt es dagegen an Tagen, an denen die Ebbe direkt in die Zeit stärkster Sonneneinstrahlung fällt, zu einer starken Erwärmung des Prallstrandes. Die oberflächlichen Schichten des Hanges trocknen dabei aus und erreichen Temperaturen, die  $10-15^{\circ}$  über denen des Grundwassers liegen (Tabelle 7). In dem unteren Bereich des Strandes setzt ebenfalls starke Verdunstung ein; hier kann jedoch Wasser kapillar von unten nachgezogen werden, so daß eine Temperatur von etwa  $23^{\circ}$  C selten überschritten wird.

Für die Mittelmeerküste bei Canet-Plage gibt DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1960) einen Temperaturgang zwischen  $25^{\circ}$  im Sommer und  $10^{\circ}$  im Winter an. Offensichtlich fallen hier die Werte nicht unter die Nullgradlinie. Eine Relation zwischen Temperatur und Länge der Reproduktionszeit von *H. arenaria* wurde noch nicht untersucht.

### 7. Abundanz

Die Abundanz wurde mit der Röhrenmethode bestimmt. Tabelle 8 gibt einzelne Werte für die oberflächlichen Schichten des unteren

Tabelle 8. Werte zur Abundanz von *H. arenaria* in der Otoplanenzone, Litoralstation; Oberfläche bis in eine Tiefe von 3,1 cm, Substratmenge 25 cm<sup>3</sup>

Lokalität Zeit	2 m-Linie 31. 5. 64	2 m-Linie 28. 6. 64	3 m-Linie 6. 7. 63	2 m-Linie 8. 8. 64	2 m-Linie 23. 9. 64
<i>H. arenaria</i>	70	74	21	86	35
<i>Protodrilus spec.</i>	25	9	4	1	10
<i>Nematoplana coelogygnoporoides</i>	38	9	8	11	16

Prallhanges an. Hiernach können in einer Sandfläche von 1 qm und 3,1 cm Tiefe ca. 100 000 *H. arenaria* auftreten. Neben dem Archianneliden *Trilobodrilus axi* Westheide und Jugendstadien von *Ophelia rathkei* McIntosh, für die noch viel höhere Zahlen vorliegen, ist *H. arenaria* damit einer der häufigsten mesopsammalen Polychaeten des Sylter Sandstrandes.

Diesen aus Proben von stark-lotischen und mittel-lotischen Prallhängen gewonnenen Werten steht eine viel geringere Abundanz schwach-lotischer Fundorte gegenüber — weniger als 10 Tiere in 25 cm<sup>3</sup>.

Ferner sind Unterschiede im Habitus lotischer und schwach-lotischer Populationen erwähnenswert. So ist die Pigmentierung der Individuen

vom Lister Haken und von Munkmarsch intensiver<sup>6</sup> und ihre durchschnittliche Länge beträchtlich größer; z. B. Lister Haken, Anfang Juni durchschnittliche Segmentzahl 22,4, entsprechend Wattenmeerstation 19,3 bzw. 17,9 Borstensegmente.

### 8. Jahreszeitliche Verteilung

Die Untersuchung über die Verteilung im Lebensraum, über die Abundanz und vor allem über die Fortpflanzungsbiologie hatten eine bemerkenswerte jahreszeitliche Diskontinuität von *H. arenaria* innerhalb des Eulitorals ergeben. Die zunächst rein qualitativen Feststellungen erforderten genaue quantitative Untersuchungen im Jahresablauf. Sie wurden am mittel-lotischen Prallstrand unterhalb der Litoralstation List durchgeführt.

Dieses Gebiet ist nicht der starken Brandung der offenen See ausgesetzt und daher in Ausdehnung und Neigung hinreichend konstant. Als engeres Untersuchungsgebiet wurde der Bereich zwischen der 1. und 2. Buhne südöstlich des Lister Hafens gewählt. Bezugspunkt für die Entfernung der Probenlöcher ist die Grenze zwischen der Quellregion des Hanges und dem vorgelagerten Watt, welche als „Strandknick“ deutlich ausgebildet ist. Von dieser Nulllinie wurden jeweils im Abstand von 1, 2, 3, 5, 7 und 10 m Röhren bis in das Grundwasser eingestoßen und quantitativ ausgezählt.

In den Diagrammen (Abb. 49—52) ist im unteren Teil einmal die gefundene Anzahl der Tiere aus verschiedenen großen Quadraten abzulesen; diese entsprechen jeweils 25 cm<sup>3</sup> Sand und 3,1 cm hohen Abschnitten der aus den Röhren zur Auszählung gelangenden Sandsäule. Die Mengenquadrate wurden in der jeweils zugehörigen Tiefe im Prallhang eingezeichnet.

Die Kurven im oberen Teil der Darstellungen geben 1. die addierte, absolute Menge der in den einzelnen Sandproben enthaltenen Tiere an, 2. die Abundanz, bezogen auf die Menge des untersuchten Sandes. Diese Substratmenge ist allerdings je nach Höhe des Grundwasserspiegels verschieden; sie wurde oberhalb der Abszisse vermerkt.

Die absoluten Werte unserer Messungen können an den entsprechenden Stellen des Strandes durchaus unterschiedlich sein. Das Verhältnis der einzelnen Auszählungsergebnisse zueinander ist aber nahezu gleich. Die Form einer Kurve für einen bestimmten Zeitraum ist daher weitgehend konstant.

Bei der Besprechung der Ergebnisse soll die Verteilung von *H. arenaria* im Prallhang chronologisch im Verlauf eines Jahres abgehandelt werden, beginnend mit der Zeit der Fortpflanzung.

<sup>6</sup> Eine stärkere Pigmentierung von Turbellarien der Gattungen *Promesostoma*, *Provortex* und *Monocelis* aus detritusreichen Stillwasserzonen erwähnt Ax (1951).

*Juni* (Abb. 49). Die Anfang Juni aufgenommene Kurve gibt das Verteilungsbild von Ende Mai bis Mitte Juni wieder. Auffallend ist das Maximum der Individuendichte im unteren Bereich des Prallhanges (Otoplanenzone mit Quellregion).

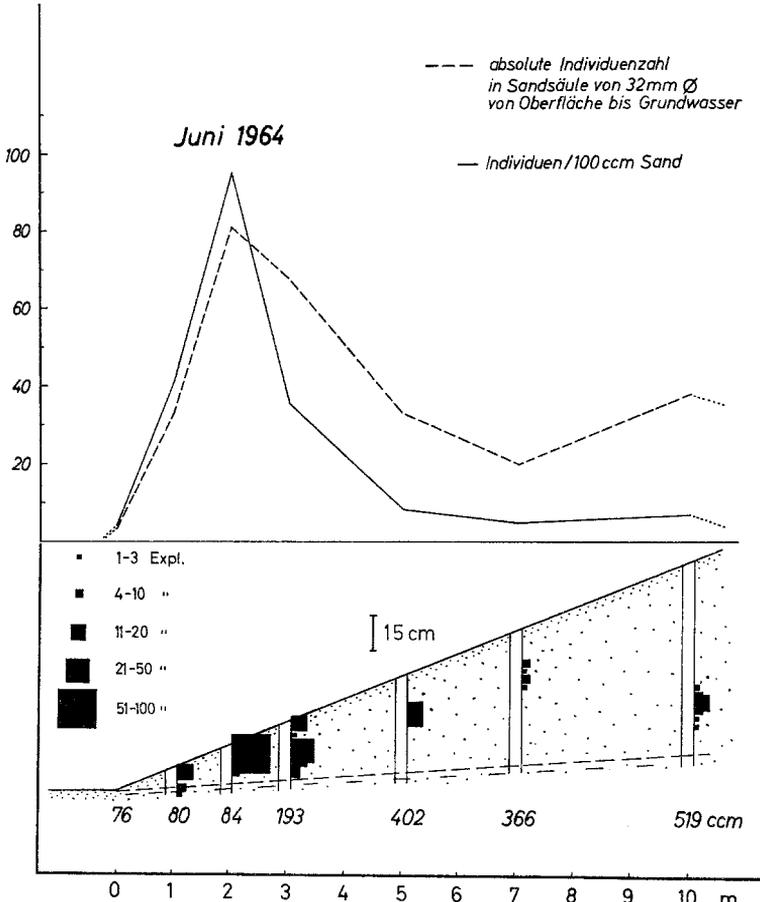


Abb. 49. *H. arenaria*. Horizontale und vertikale Verteilung im eulitoralen Prallhang vor der Litoralstation in List, Juni 1964. Auszählung der Tiere in Sandsäulen von der Oberfläche bis in das Grundwasser (s. Methodik S. 69). Die gestrichelte Kurve gibt die absolute Zahl der gefundenen Tiere wieder. Die Abundanz wird durch die ausgezogene Kurve verdeutlicht: also Individuen in 100 cm<sup>3</sup> der gesamten in der Probe ausgezählten Sandmenge. Im unteren Teil der Darstellung sind die Individuenzahlen jeweils in der entsprechenden Tiefe innerhalb des Prallhanges eingezeichnet. Die einzelnen Kästen stellen eine bestimmte Anzahl Tiere dar, die in einem 3,1 cm langen Abschnitt einer Sandsäule (= 25 cm<sup>3</sup>) gefunden wurden

Der gesamte mittlere Prallhang ist dagegen weniger besiedelt. Dies kommt besonders in der Abundanz-Kurve zum Ausdruck. Weiterhin ist die Zusammenballung der Tiere innerhalb dieses Maximums an der Oberfläche des Sandes kennzeichnend. 2—3 m vom Strandknick entfernt halten sich ca. 90% der Tiere in den oberen

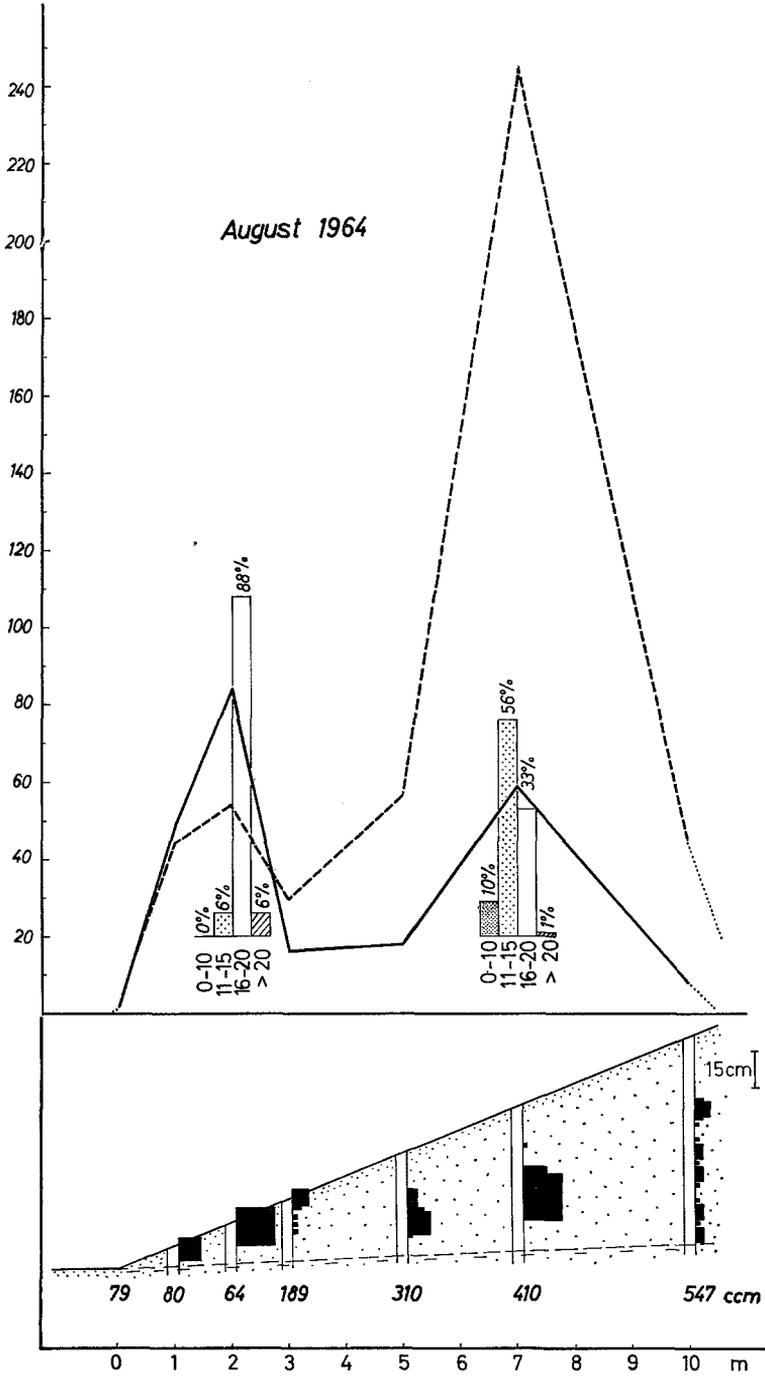


Abb. 50 (Legende s. S. 81)

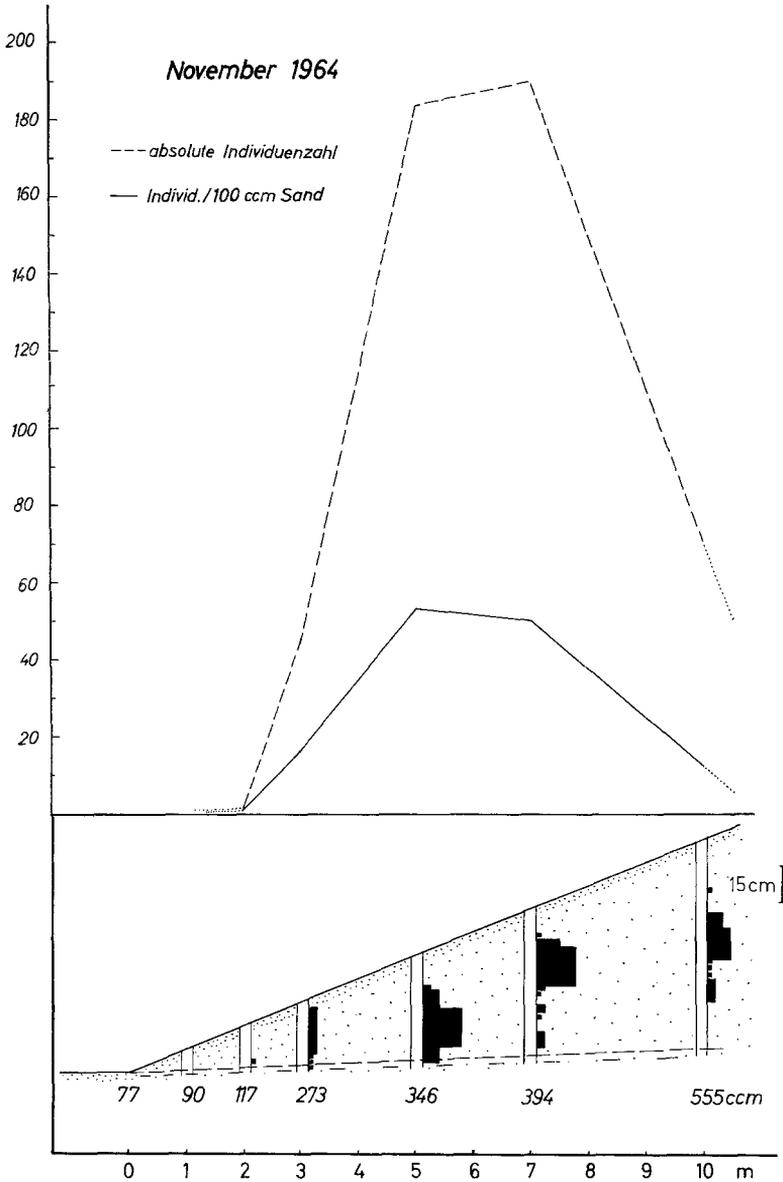


Abb. 51. *H. arenaria*. Horizontale und vertikale Verteilung im eulitoralen Prallhang Litoralstation in List, November 1964 (s. Abb. 49)

Abb. 50. *H. arenaria*. Horizontale und vertikale Verteilung im eulitoralen Prallhang, Litoralstation in List, August 1964 (s. Abb. 49). In das obere Kurvenbild wurden die prozentualen Größenverhältnisse von Individuen aus zwei Proben aus dem unteren Hang bzw. dem mittleren Hang eingezeichnet (s. Text).

--- Absolute Individuenzahl, — Individ./100 ccm Sand

4 cm des Hanges auf und bilden hier während der Fortpflanzungszeit eine Dichte von über 80 Individuen in ca. 25 cm<sup>3</sup> Substrat.

August (Abb. 50). Gegen Ende der Reproduktionsperiode erhalten wir eine völlig andere Kurve. Neben dem Maximum im unteren Bereich des Strandes tritt

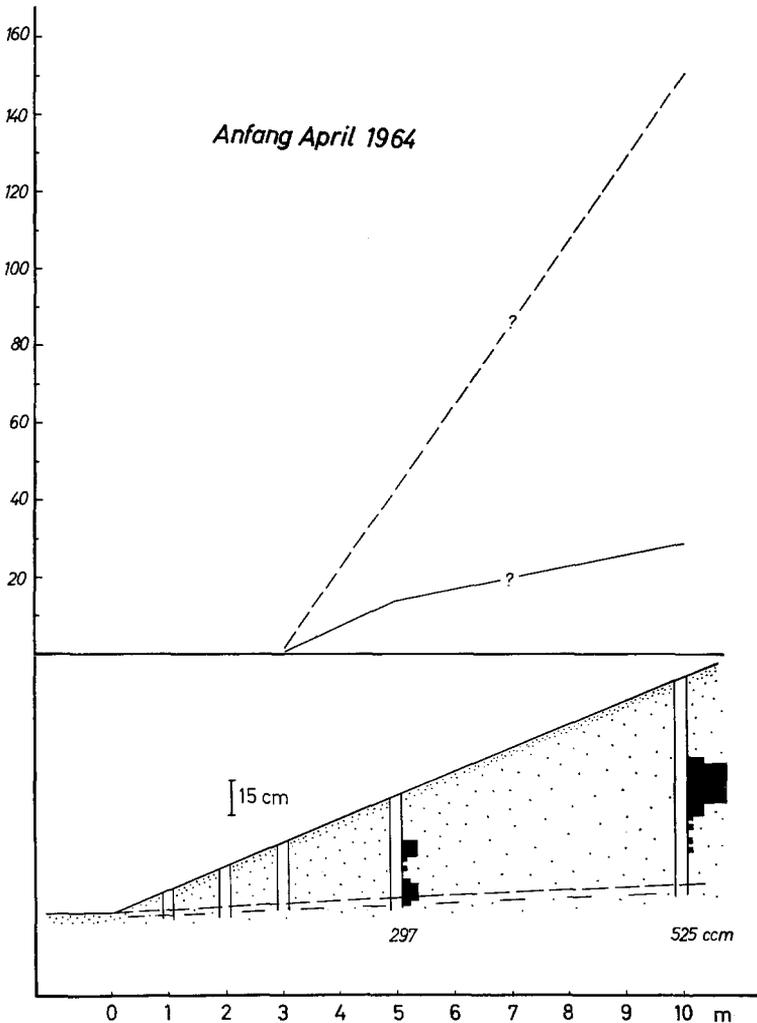


Abb. 52. *H. arenaria*. Horizontale und vertikale Verteilung im eulitoralen Prallhang, Litoralstation in List, Anfang April 1964 (s. Abb. 49)

ein zweiter größerer Extremwert im mittleren Prallhang auf. In einer Tiefe von 25—40 cm wurden teilweise über 100 *Hesionides* in 25 cm<sup>3</sup> Sand ausgezählt. Dieser August-Aspekt ließ sich 1964 auch im September noch nachweisen; das untere Maximum war jedoch kleiner geworden, das obere nicht mehr so ausgeprägt.

November (Abb. 51). Im November schließlich sind im unteren Bereich des Hanges keine oder nur vereinzelte *Hesionides* zu finden. Die Masse der Tiere bildet

im mittleren Prallhang in ca. 30 cm Tiefe ein breites Maximum mit großer Individuendichte. Bemerkenswert ist das Vordringen der Tiere in tiefere und höhere Bereiche des Strandes.

*Januar.* Untersuchungen für den Winter liegen für 1963 (22.—25. März), 1964 (2.—6. Januar) und 1965 (26.—30. Januar) vor. In den beiden ersten Jahren konnte zu dieser Zeit nicht ein einziges Tier gefangen werden. Erst 1965 gelang es in der 3 m-, 5 m- und 7 m-Linie mit der Eisextraktionsmethode aus größeren Sandmengen des Grundwassers ungefähr 20 Exemplare zu isolieren. Auf ein Diagramm wurde verzichtet.

*April* (Abb. 52). Der Frühjahrsaspekt zeigt das Gros der Tiere im mittleren Prallhang. Der untere Bereich des Sandstrandes ist unbesiedelt, so daß die Kurve steil zur Quellregion abfällt. Damit wird sie zu einem hangwärts verschobenen Novemberdiagramm.

### 9. Lebenszyklus

Bei den Auszählungen wurde gleichzeitig ein Teil der Tiere auf Vitalität, Größe, Alter und Geschlechtsreife geprüft. Als Resultat kann ein jahreszyklischer Wanderweg der *Hesionides*-Population im Prallhang aufgestellt werden, welcher zugleich den Lebensablauf einer Generation wiedergibt (Abb. 53).

Zu den spezifischen Verhaltensweisen der mesopsammalen Mikrofauna gehört eine direkte Übertragung der Samen. Der enge Porenraum des Sandlückensystems läßt eine Ausbreitung der Geschlechtszellen im Sand und eine äußere Befruchtung kaum zu (s. auch SWEDMARK, 1958).

Eine direkte Spermaübertragung erfordert jedoch entweder eine sehr große Individuendichte oder eine periodische Sammlung der Tiere zur Zeit der Fortpflanzung.

*Hesionides arenaria* führt spezifische Wanderungen im Gesamtlebensraum durch, die einen großen Teil der Population in den Monaten April bis Mai in einem bestimmten Strandabschnitt zusammenführen. Der Sammlungsort ist die Quellregion und die darüberliegende Feuchtzone. Dieser Bereich des Prallhanges ist durch ausreichende Feuchtigkeit, relativ niedrige Temperatur, hohen Sauerstoffgehalt und durch ein Überangebot an Nahrung (Diatomeen!) ausgezeichnet. Hier findet die Reifung der Eier, die Spermatophorenübertragung (s. S. 94) und die Eiablage (s. S. 105) statt.

Auch nach Abgabe der Geschlechtsprodukte wird im August der untere Prallhang in annähernd gleichbleibender Menge von adulten Tieren besiedelt. Zu diesem Zeitpunkt entwickelt sich jedoch im mittleren Prallhang eine zweite große Population. Die Gesamtzahl der Individuen hat sich gegenüber dem Frühjahr verdoppelt.

Bei den Tieren dieses zweiten Extremwertes handelt es sich offensichtlich um eine neue Generation. Der Prozentsatz juveniler Exemplare ist auffallend hoch. In einer Auszählung (Abb. 50) besaßen 10% weniger als 10 Parapodiensegmente, 56% zwischen 11 und 15, wogegen im unteren Prallhang nur 6% junge Individuen nachgewiesen wurden.

Als besonders aufschlußreich erscheint in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß die kleinsten und jüngsten Tiere in der Regel der Oberfläche am nächsten gefunden werden.

Damit grenzen wir innerhalb des Prallstrandes zwei Bezirke ab: 1. Die Fortpflanzungsregion im unteren Prallhang bis zur 4m-Linie und 2. die Entwicklungsregion als eine breite Zone in der Mitte des Prallhanges, welche von der Oberfläche bis in größere Tiefen reicht. Wir vermuten, daß die Jungtiere in dieser Region schlüpfen und hier ihre post-embryonale Entwicklung durchlaufen.

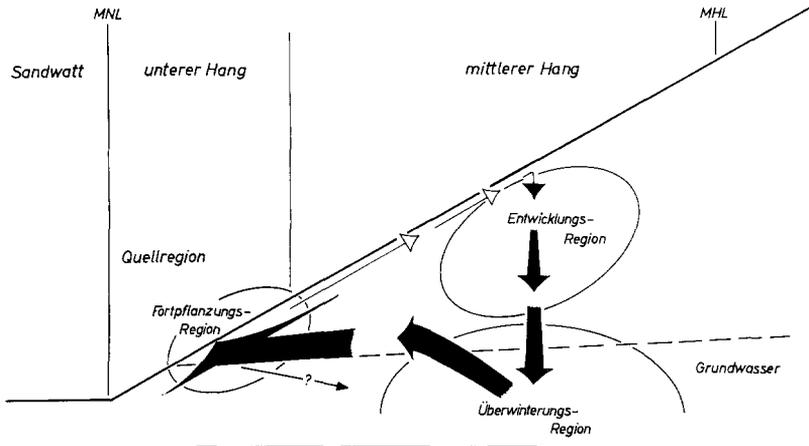


Abb. 53. Hypothetischer Wanderweg einer *Hesionides*-Population in einem mitteltolithischen Sandhang von Sylt innerhalb eines Jahres. Einzelheiten im Text

Eine derartige Einteilung erfordert die Annahme, daß die im unteren Prallhang abgelagerten Eier auf den mittleren Prallhang emporgespült werden. Obwohl keine direkten Beobachtungen vorliegen, läßt sich die Hypothese durch verschiedene Argumente stützen: a) Adulte und juvenile Tiere treten räumlich getrennt auf, die einen im unteren, die anderen im oberen Prallhang. b) Die Eier werden hauptsächlich in den oberen Sandschichten abgelegt. c) Die Eier werden nicht angeklebt, sind also leicht beweglich. d) Die jüngsten Stadien von *Hesionides* wurden in der Regel in den obersten Sandschichten des mittleren und oberen Prallhanges gefunden. e) Die Brandung bewirkt eine dauernde Verfrachtung und Ablagerung von Sediment und Detritus vom unteren auf den oberen Hang. f) Innerhalb der Entwicklungsregion wurden zahlreiche Entwicklungsstadien auch anderer mesopsammaler Formen gefunden (*Nematoplana*, *Protodrilus*, Gastrotrichen u. a.), die teilweise nur im unteren Prallhang vorkommen.

Die junge Generation wächst im mittleren Prallhang bis zum Winter auf eine Größe von durchschnittlich 16 Segmenten heran. Allerdings sind

noch im November Stadien mit 5 Segmenten neben fast ausgewachsenen Tieren zu finden. Wir schließen daraus, daß die Eiablage sich über einen langen Zeitraum erstreckt. Möglicherweise können die Weibchen auch mehrmals während einer Fortpflanzungsperiode Eier zur Reifung bringen (s. S. 40)<sup>7</sup>.

Die Elterngeneration bleibt im unteren Prallhang zurück. Ihre Zahl nimmt zum Herbst ab. Die meisten Tiere besitzen schon im September keine Geschlechtsorgane mehr. Sie werden überwiegend zugrunde gehen. Eine geringe Zahl mag vielleicht im Grundwasser den Winter überstehen, um im nächsten Jahr erneut zur Fortpflanzung zu schreiten; wir schließen dies aus vereinzelt gefundenen großen Exemplare im Frühjahr.

Im Winter bietet sich ein völlig anderes Bild. Im gesamten Bereich des Prallhanges werden in den Monaten Januar bis März keine Tiere gefunden. Erst Anfang April sind im mittleren Prallhang wieder zahlreiche Individuen nachzuweisen. Am Ende dieses Monats ist die Population auch in die unteren Bereiche des Hanges vorgerückt, und Mitte Juni haben die Tiere die Fortpflanzungsregion wieder maximal besiedelt. Für die vollständige Räumung des Hanges in den Wintermonaten bietet sich folgende Erklärung an. In der kalten Jahreszeit wandern die *Hesionides* aktiv aus ihrem eigentlichen Lebensraum aus und dringen in die von ihnen sonst gemiedenen tieferen Zonen, insbesondere in die oberen Abschnitte des Prallstrandes ein. Hier wurden 1965 im Januar mehrere Individuen innerhalb des Grundwassers nachgewiesen, und wir bezeichnen diesen Bereich daher als Überwinterungsregion.

Gewisse Vergleichsmöglichkeiten mit den vorgelegten Befunden gestattet eine ausführliche ökologische Studie von RENAUD-DEBYSER (1963) über die Mikrofauna der Bucht von Arcachon und der Bimini-Inseln. Mit exakten quantitativen Auszählungen werden für verschiedene mesopsammale Arten starke jahreszeitliche Unterschiede in der Verteilung im Prallhang belegt.

Für die Polychaeten *Stygocapitella subterranea* und *Hesionides arenaria* gibt RENAUD-DEBYSER an Hand einiger Diagramme allerdings nur einen ungefähren Überblick über die Besiedlung des Prallhanges in den Monaten März bis August. Genauere Zählungen waren infolge geringer Individuendichte nicht möglich. Außerdem wurde die für *H. arenaria* wichtige Region der Otoplanenzone zu wenig berücksichtigt.

---

<sup>7</sup> Der Größenzuwachs während des Winters ist gering; als durchschnittliche Segmentzahl wurden auch im April nur 16—17 gemessen. In den folgenden Wochen haben wir eine langsame, kontinuierliche Zunahme der Längen bemerkt. Im Juni erreichen die Tiere in der Population ihre durchschnittlich maximale Größe von 19—20 Borstensegmenten.

Dennoch zeigt der Vergleich, daß sich die Populationen von *Hesionides arenaria* am Atlantik und an der Nordsee prinzipiell ähnlich verhalten. Im März ist der Strand von Arcachon fast frei von *Hesionides*; im April befinden sich die Tiere im mittleren Prallhang; im Mai, Juni und August besiedeln sie hauptsächlich den Fuß des Prallstrandes.

Die Winterwanderung in das Grundwasser steht in Zusammenhang mit der Verschlechterung der Klimabedingungen. SWEDMARK (1955), RENAUD-DEBYSER (1963) und GRAY (1965) vermuten ebenfalls eine mit dem Abfall der Temperatur korrelierte Tiefenverschiebung bei Populationen von *Protodrilus symbioticus*, *Psammodrillus balanoglossoides* und verschiedenen anderen Arten.

### III. Gattung *Microphthalmus*

#### 1. Lebensraum, Sediment, Verteilung im Biotop, Abundanz

*M. aberrans*, *sczelkowi* und *listensis* sind im Eulitoral von Sylt typische Bewohner lenitischer Wattbiotop.

Für *M. aberrans* liegt der einzige deutsche Fundort am Lister Haken im Königshafen. Häufigste Fundstelle ist hier eine 10 m breite Zone, die dem gering ausgebildeten Strand nach NO vorgelagert ist. Einzel-funde wurden hier jedoch im gesamten Gebiet des bei Ebbe weit trocken liegenden Watts gemacht. ELIASON (1920), THORSON (1946) und RASMUSSEN (1956) geben verschiedene sublitorale Fundorte in der Ostsee an.

*M. sczelkowi* tritt am Lister Haken vergesellschaftet mit *M. aberrans* auf. Die lokale Verbreitung ist hier allerdings noch mehr auf die direkt unterhalb des Prallstrandes gelegene Zone beschränkt. Ein weiteres

Tabelle 9. *Sedimentverhältnisse einiger Microphthalmus*-Biotop

Korngröße	Litoralstation Sandwatt %	Munkmarsch Watt-Uferzone %	Helgoland Schill %
2	—	24,5	31,0
1	—	35,5	51,5
0,63	1,0	21,5	14,5
0,4	37,0	10,0	2,5
0,2	61,5	6,0	0,5
0,1	0,5	3,0	—
0,063	—	—	—
Porenraum	mittelgroß	mittelgroß	groß
Detritusgehalt	detritushaltig	sehr groß	detritushaltig
Festigkeit	mäßig fest	fest	locker
Vorkommen von	<i>M. listensis</i>	<i>M. sczelkowi</i>	<i>M. sczelkowi</i>

Vorkommen auf Sylt liegt in einem grobsandig-kiesigen, flach in ein Schlickwatt auslaufenden Uferstreifen bei Munkmarsch. Einzelne juvenile Exemplare wurden im Sandwatt am Ellenbogen nachgewiesen. Der locus typicus der Art (MECZNIKOW, 1865) sind die Schillansammlungen in den Rinnen des Helgoländer Felswattes, in denen bei Ebbe Wasser zurückbleibt.

*M. listensis* lebt getrennt von diesen Arten. Das Typolocal ist das ca. 50 m breite Sandwatt, welches dem mittel-lotischen Sandstrand an der Lister Litoralstation vorgelagert ist. Sie wurde ferner für einige andere flache sandige Uferstellen zwischen Hafen und Lister Haken und im Sandwatt am Ellenbogen nachgewiesen. Drei Exemplare sind an der Helgoländer Ostmauer im Sublitoral (Wassertiefe 5 m) erbeutet worden.

Der grobe Sand des Königshafens und des Munkmarscher Watts ist mit reichlich Detritus überlagert und vermischt. Auch der Helgoländer Schill ist grobkörnig, detritusreich, mit feinem roten Mud durchmengt.

Im Vergleich dazu muß das Arenicola-Watt vor der Litoralstation als relativ detritusarm bezeichnet werden; die Sedimentanalyse zeigt die geringste Korngröße aller auf Sylt untersuchten Lebensräume. Der Porenraum ist daher klein, die Festigkeit sehr hoch. Die flache Lagerung des Wattbodens garantiert einen ausreichenden Wassergehalt. Der Lebensraum ist aber im Gegensatz zum Prallhang in vertikaler Richtung eingeschränkt. Je nach Sediment und Detritusgehalt breitet sich ein ausgedehnter lebensfeindlicher  $H_2S$ -Horizont in wechselnder Tiefe unter der Oberfläche aus. Das feste Substrat und der Detritusgehalt lassen nur eine maximal 15 cm tiefe, braune Oberfläche zur Ausbildung kommen.

Tabelle 10. Verteilung und Abundanz von *M. aberrans*, *sczelkowi*, *listensis*

Art	Lister Haken 2. 10. 64	Litoralstation 22. 6. 63	Munkmarsch 21. 8. 63	List, Ablaufbahn 23. 7. 63
<i>M. aberrans</i>	1—3 cm Tiefe 12/25 cm <sup>3</sup>			
<i>M. listensis</i>		2—6 cm Tiefe 2/25 cm <sup>3</sup>		2—6 cm Tiefe 20/25 cm <sup>3</sup>
<i>M. sczelkowi</i>	1—3 cm Tiefe 6/25 cm <sup>3</sup>		1—3 cm Tiefe 3/25 cm <sup>3</sup>	

## 2. Lebenszyklen

Die Reproduktionszeit von *Microphthalmus sczelkowi* (Abb. 54) liegt im Herbst und kann sich bis in den Winter hineinziehen. Die zwitterigen Organismen sind proterandrisch. Anfang Juli werden die

männlichen Kopulationsorgane und die Hoden sowie das weibliche receptaculäre Gewebe gebildet; die durchschnittliche Segmentzahl beträgt zu diesem Zeitpunkt 14—16. Bis zum September werden Spermien in den Speichergeweben gefunden und geben so Hinweise auf stattgehabte Kopulationen.

Anfang August treten bei Tieren mit ungefähr 19 Segmenten die ersten Eier auf. Von September (Beobachtung von 1963) bis zum November (1964) werden Kokons gebildet. Bei den ablagereifen Individuen

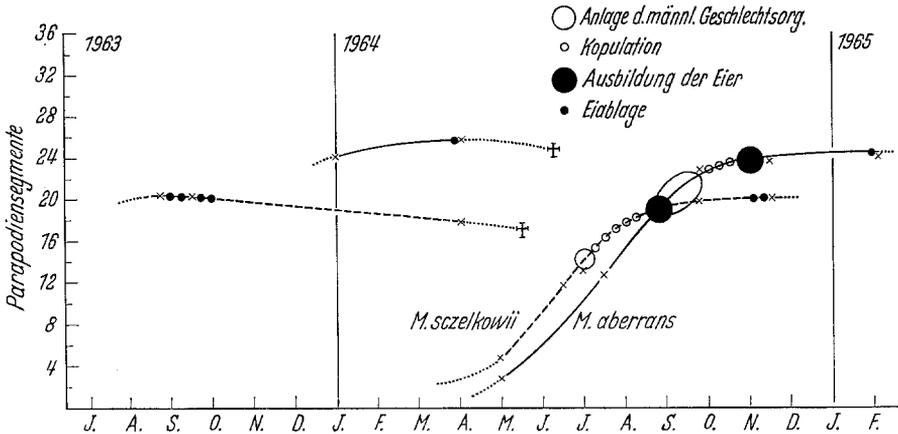


Abb. 54. Darstellung des Lebensablaufes von Populationen der Arten *M. sczelkowi* und *M. aberrans* aus dem Eulitoral der Insel Sylt zwischen 1963 und 1965. Die Wachstumskurven wurden nach der durchschnittlichen Zahl der Segmente aller zu einem bestimmten Zeitpunkt gefundenen Tiere gezeichnet. Die wichtigsten biologischen Daten sind vermerkt

mit ca. 20 Segmenten sind die männlichen Organe bereits reduziert. Die Tiere gehen nach dem Laichakt im Winter oder Frühjahr des nächsten Jahres zugrunde.

Die neue Generation schlüpft nach etwa 7 Tagen, wird aber wenig größer während der kalten Jahreszeit; erst im Frühjahr des nächsten Jahres liegt die eigentliche Wachstumsphase.

Auch *M. aberrans* ist ein proterandrischer Zwitter. Der einjährige Lebenszyklus (Abb. 54) ähnelt prinzipiell dem von *M. sczelkowi*. Es besteht nur zwischen beiden Arten eine recht auffällige Phasenverschiebung der Reproduktionszeiten.

Die Anlage der männlichen Geschlechtsorgane zieht sich innerhalb der Population über mehrere Wochen des August und September hin (Länge ca. 20 Parapodiensegmente). Im September und Oktober erfolgt die Besamung durch Spermatothorenübertragung.

Bereits Anfang Oktober beginnt die Rückbildung der männlichen Organe. Im Hinterleib bilden sich gleichzeitig zahlreiche Eier aus. Die Tiere besitzen jetzt durchschnittlich 24 Segmente. Erst im nächsten Jahr werden die Geschlechtszellen abgelegt. Erste Laichakte konnten Ende Januar (1965), die letzten Ablagen Ende März (1964) beobachtet werden. In den darauf folgenden Wochen sterben diese adulten Tiere ab. Aus den Eiern entwickeln sich pelagische Trochophora-Larven, die nach wenigen Wochen zum Bodenleben übergehen. Sie bilden die neue Generation, welche im September wieder geschlechtsreif wird.

Bei *M. listensis* werden die männlichen Geschlechtsorgane erst im späten Herbst angelegt. Die volle männliche Reife ist am Anfang des Winters (November-Dezember) erreicht. Die ersten Eier sind zu dieser Zeit bereits im hinteren Körperabschnitt erkennbar. Sie reifen bis zur Reproduktionszeit im Frühjahr (März-April) zu großen dotterreichen Gebilden; gleichzeitig werden die männlichen Organe rückgebildet.

Der weitere Verlauf des Zyklus ist unklar. Die im Sommer und Frühherbst gefundenen Exemplare waren nicht geschlechtsreif, besitzen aber recht unterschiedliche Größen. So wurden beispielsweise Mitte Juli sowohl extrem große, ausgewachsene Exemplare mit 28 Segmenten wie auch zahlreiche recht junge Individuen mit nur einem ausgebildeten Parapodienpaar gefunden. Wir vermuten jedoch auch für diese Art eine jährlich einmalige Geschlechtsperiode und einen einjährigen Lebenszyklus.

Über Lebensdauer und Lebensablauf der Polychaeten ist wenig bekannt. Eine einjährige Generationenfolge und eine Geschlechtsperiode im Jahr ist wohl die Regel. Es gibt jedoch einige Ausnahmen.

Neben den vier näher analysierten *Hesionides*- und *Microphthalmus*-Arten haben wir noch drei andere, sehr häufige Polychaeten des Sylter Eulitorals in unsere Untersuchungen miteinbezogen.

*H. arenaria* Friedrich, *M. listensis* nov. spec., *Stygocapitella subterranea* Knöllner und *Trilobodrilus axi* Westheide sind typische Bewohner interstitieller Räume. Die mehrjährige *Ophelia rathkei* McIntosh ist im adulten Zustand ein „Sandwälder“; die in großen Massen auftretenden juvenilen Stadien sind ausgesprochene Sandlückentiere. *M. aberrans* (Webster u. Benedict) und *M. szcelkowi* Meczniow leben im Porensystem sandig-schlammiger Biotope; sie werden hier im weiteren Sinne zur interstitiellen Fauna gezählt.

Sechs dieser Arten ist eine einmalige, zeitlich begrenzte Vermehrungsperiode gemeinsam (Abb. 55). *Stygocapitella* macht eine Ausnahme; sie wurde im Winter, Sommer und Herbst mit Eiern angetroffen. *Ophelia* bedarf mindestens zweier Jahre bis zur Geschlechtsreife. Alle übrigen Formen sind in der Regel einjährig.

Die Arten unterscheiden sich jedoch sehr charakteristisch durch den Zeitpunkt ihrer Fortpflanzungstätigkeit (Abb. 55). *M. aberrans*, *M. listensis*, *Ophelia rathkei* laichen im Winter und beginnenden Frühjahr. *H. arenaria* und *Trilobodrilus axi* pflanzen sich im Frühjahr und Sommer fort. Die beiden letzten Formen stellen wir als *Sommerlaicher* den vier *Winterlaichern* gegenüber.

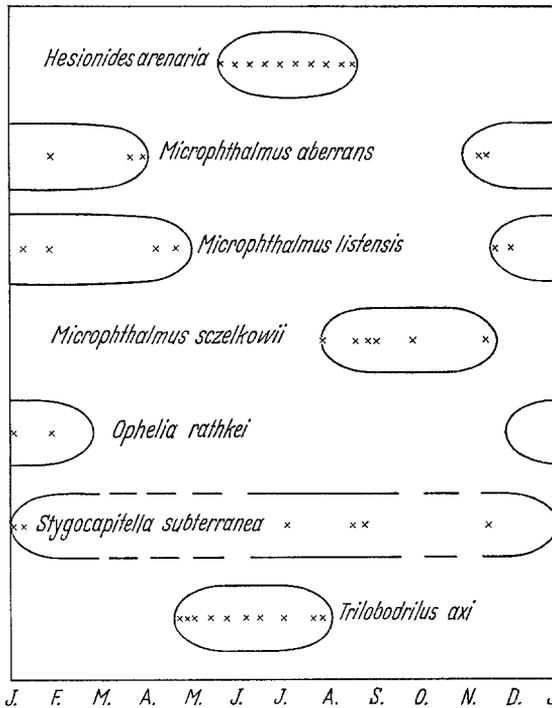


Abb. 55. Zusammenstellung der Zeiten weiblicher Geschlechtsreife bei den wichtigsten psammobionten eulitoralischen Polychaeten von Sylt

Innerhalb der Polychaeten des eulitoralischen Mesopsammons von Sylt gibt es somit keine zeitlich übereinstimmenden Vermehrungsphasen.

#### IV. Verhalten im Biotop

Die Arten der Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus* gehören zwei deutlich unterscheidbaren Biotopen des Eulitoral an, dem *Sandhang* und dem *Sandwatt*. Beide Lebensräume beherbergen unterschiedliche Faunenelemente, die sich auch in verschiedenen Verhaltenseigentümlichkeiten unterscheiden. Am auffallendsten sind die Differenzen in der Bewegungsweise und in den Reaktionen auf mechanische Reizung.

Die Oberfläche des *lotischen Prallstrandes* ist durch dauernde Umlagerung des Substrates gekennzeichnet. Die Brandungswellen durchwirbeln die oberen Sandschichten, verlagern das Sediment und durchspülen es mit einem hin- und rücklaufenden Wasserstrom, der alle leichten Partikel aus dem Porenraum auswäscht.

Außerordentlich hohe Beweglichkeit und intensives Haftvermögen sind daher spezifische Adaptationen der Prallhangbewohner, mit denen vor allem einer Verdriftung aus dem Lebensraum begegnet wird (REMANE, 1952).

Die Verhaltensweisen der Festheftung und der Flucht in geschütztere Räume sind bei *H. arenaria* in vollkommener Form entwickelt. Ein sehr schnelles Laufen ist der einzige Bewegungsmodus dieser Art. Hierbei paßt der schlanke Körper sich den Gegebenheiten des Porenraumes vollständig an. Der Lauf wird dauernd durch ein „witterndes“ Verhalten des Tieres unterbrochen. Dabei hebt sich das Vorderende etwas vom Substrat ab, und der Raum wird mit den hin- und herspielenden Tentakeln abgetastet. Ein Hindernis löst dann eine ruckartige, sehr schnelle Reaktion des Vorderendes aus, das gleichzeitig in eine andere Richtung geworfen wird. *H. arenaria* kann über kurze Strecken auch rückwärts kriechen.

Bei Reizung treten die Haftlappen in Aktion. Sie werden an das Substrat gepreßt und mit der Außenkante festgeklebt; einzelne Sandkörner können klappenförmig umfaßt werden. Starke mechanische Reizung — wie der Wasserstrom einer Pipette — führt darüber hinaus zu Kontraktionen, verbunden mit Verkrümmungen des ganzen Körpers. Hierbei hebt das Tier den Körperstamm vom Untergrund vollständig ab und haftet dann nur noch mit den Anallamellen am Substrat. Bei Nachlassen der äußeren Reizung streckt sich das Individuum, der Vorderkörper führt wiederum witternde Bewegungen aus, und nach Loslösung der Schwanzlappen flüchtet das Tier davon.

Extreme Haftfähigkeit und hohe Bewegungsintensität zeichnen auch die im Prallhang lebenden Turbellarien der Familie Otoplanidae aus (Ax, 1956). Ruckartiges Vorschnellen, momentanes Anheften und erneutes Vorschnellen unter ständiger Veränderung der Bewegungsrichtung sind die ungemein ähnlichen Formen der Bewegung.

Im Gegensatz hierzu steht *M. listensis* als Lebensformtyp des ruhigen *Sandwatts*. Sie ist durch eine vergleichsweise langsame Bewegung und völlig andere Schutzreaktionen ausgezeichnet. *M. listensis* zwingt sich durch Undulationen langsam durch das Porensystem. Das Tier kann nicht schwimmen. Bei Reizung rollt es sich spiralförmig zusammen und scheidet Sekrete ab, so daß allseitig Sandkörner am Körper haften bleiben. Es bildet sich eine kleine Sandkugel, in deren Innerem das Tier passiv die mechanischen Einwirkungen übersteht. Nach Beendigung der Störung verbleibt der Polychaet noch geraume Zeit in seiner Starre.

*M. aberrans* und *sczelkowi* sind keine typischen Angehörigen des Mesopsammals. Sie zeigen das langsame Kriechen erranter Polychaeten und können sich weder zusammenrollen noch mit dem Substrat verkleben. Die Verankerung mit dem Schwanzlappen ist bei adulten Tieren nicht sehr wirkungsvoll. Schwimmbewegungen wurden nicht beobachtet.

Bei den untersuchten Arten konnte ferner *Thigmotaxis* und *negative Phototaxis* festgestellt werden.

*H. arenaria* und *M. listensis* suchen in Kulturschalen ihren Aufenthalt regelmäßig unter dem Substrat und schmiegen sich eng an die Sandkörner an. Es ist bisher nicht gelungen, die Tiere ohne Substrat über längere Zeit zu halten. *H. arenaria* entfernt sich in geradem gerichteten Lauf vom Lichteinfall und sucht die jeweils dunkelste Stelle in der Zuchtschale auf. Sehr starkes Licht (Filmaufnahmen!) wirkt nach wenigen Minuten tödlich.

#### V. Nahrung, Feinde, Parasiten

Die Fauna des Mesopsammals besitzt verschiedene Nahrungsquellen: Lebende und tote tierische Organismen, einzellige Algen, Bakterien und Detritus. Die untersuchten *Hesionides*- und *Microphthalmus*-Arten gehören — mit einer Ausnahme — zu der großen Gruppe der Diatomeen- und Detritusfresser.

Bei *M. aberrans* und *sczelkowi* verweist schon der gelbbraune Darminhalt auf die Diatomeennahrung. Schalen fanden wir regelmäßig im Verdauungstrakt vor allem junger Tiere. Bei den gefressenen Algen handelt es sich besonders um die länglichen pennalen Formen, die im Sommer eine bräunliche Schicht an der Oberfläche des Sandwatts bilden. Für *M. listensis* sind Detritus und kleine Algen die Hauptnahrungsquelle.

*H. arenaria* frißt in erster Linie Diatomeen und Foraminiferen. Sie wurden in einigen Individuen in sehr großer Menge gefunden. In einem Exemplar zählten wir ca. 40 Kieselalgen, die mehr als 7 verschiedenen Arten zugehören. Auch von diesem Polychaeten werden die schlanken Pennales bevorzugt aufgenommen, die sich offenbar besser einsaugen lassen als runde oder ovale Arten. Bei den Foraminiferen handelt es sich fast immer um eine zu den Rotaliaridae gehörende Form.

Während im April, Spätsommer und Herbst regelmäßig Diatomeen als Darmeinschlüsse beobachtet wurden, sind viele Individuen — insbesondere in der Reproduktionszeit — ohne Nahrungspartikel. Aus zahlreichen Lebenduntersuchungen ist so auf eine gesteigerte Nahrungsaufnahme in Frühjahr und Herbst zu schließen.

Kieselalgen und Foraminiferen können aber nicht die alleinige Nahrung von *H. arenaria* sein. Zumindest die Algen stehen nur in der Oberfläche der dauernd feuchten Otoplanenzone eines schwach- oder

mittel-lotischen Strandes zur Verfügung. Die untere Hangregion einer stark-lotischen Uferzone, wie sie z. B. durch den Westrand von Sylt repräsentiert wird, besitzt keine autochthone Diatomeenflora. Hier werden nur die pelagischen Algen durch die Brandung in das Lückensystem eingespült.

Aber auch der mittel-lotische oder schwach-lotische Prallstrand bietet den Diatomeen in seinem breiten oberen Bereich und in den Zonen des Grundwassers keine Lebensmöglichkeiten. Ohne eigene Diatomeenflora sind wohl auch die sublitoralen Biotope des Amphioxus-Sandes an der Mittelmeerküste, in denen *Hesionides* nachgewiesen wurde. In diesen algenfreien Lebensräumen dürfte flockiger und geformter Detritus mit einer starken Bakterienflora, mit Tierleichen und kleinen Einzellern die Ernährungsgrundlage bilden.

Detritusbrocken unterschiedlicher Ausbildung werden häufig im Darmkanal gefunden; ferner beobachteten wir wiederholt Chitinteile von Harpacticiden und Halacariden und in einem Fall eine vollständige *Metepsilonema* (Nematodes). Das Einsaugen kleinster Ciliaten wurde bei *Hesionides* direkt gesehen.

Im übrigen kann *H. arenaria* in Kulturschalen mehrere Monate ohne ersichtliche Nahrungsaufnahme leben. Dabei ist in den ersten Wochen der Hungerzeit kein merkliches Nachlassen der Vitalität festzustellen.

Diesen überwiegend phytophagen Arten steht innerhalb der beiden Gattungen nur *H. maxima* als Räuber gegenüber. Diese Art saugt kleinere Tiere — beobachtet wurde als Beuteobjekt *H. arenaria* — mit dem Pharynx ein. Damit steht *H. maxima* ernährungsbiologisch den größeren Arten der Familie am nächsten, die wohl sämtlich räuberisch und kannibalisch leben, möglicherweise auch Aasfresser sind.

Der Typus der Detritus- und Diatomeenfresser ist dagegen als Anpassung an die Gegebenheiten des Sandlückensystems zu betrachten, in dem ca. 20% aller Arten diese Nahrungsquellen ausnutzen, darunter Gastrotrichen, verschiedene Rotatorien, Tardigraden, Harpacticiden, Nematoden, Turbellarien und Ciliaten (REMANE, 1952).

Mit den Gastrotrichen, verschiedenen Nematoden und Turbellarien haben diese Polychaeten auch die Art der Nahrungsaufnahme (s. S. 30) gemeinsam. Die Sandkörner werden von ihnen beim Umherkriechen auf Nahrungspartikel hin abgesucht und diese dann durch Einsaugen in den Verdauungstrakt befördert, ein Ernährungstyp, der von REMANE als „Sandweider“ bezeichnet wird.

Die Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus* besitzen offenbar nur wenige natürliche Feinde. Für *Hesionides* kommen in erster Linie Turbellarien der Unterordnung Kalyptorhynchia in Frage. Auch junge, im unteren Prallhang auftretende *Nereis diversicolor* werden gelegentlich die Hesioniden erbeuten. Es sei erwähnt, daß eine in den Prallhang

eingespülte *Pilidium*-Larve beim Verschlingen eines *Hesionides* direkt beobachtet wurde.

*Microphthalmus aberrans*, *sczelkowi* und *listensis* sind in der Regel von Sporozoen befallen. Es handelt sich um längliche, apfelsinenscheibenförmige Gregarinen; Länge 75—380  $\mu\text{m}$ , ca. 15—25  $\mu\text{m}$  breit. Sie liegen häufig im Verdauungstrakt und sind hier am Darm verankert. Oft findet man sie in den Hodensegmenten zwischen den Zytophoren (Abb. 34) oder in der Nähe der Kopulationsorgane.

Als Parasiten mutmaßlich pflanzlicher Herkunft (Pilze oder Algen) deuten wir weiße, mehrere Millimeter lange Fäden, die in dicken Büscheln den gesamten Körper von *M. aberrans* und *sczelkowi* bedecken können. Sie bestehen aus einer oder wenigen schlauchförmigen, vakuolisierten Zellen.

Bei *H. arenaria* finden wir schließlich regelmäßig „grüne Körperchen“ unbekannter Natur. Es sind Kugeln von wenigen  $\mu\text{m}$  Größe und mit körnigen, lichtbrechenden Strukturen, die in allen Borstensegmenten auftreten können. Sie liegen einzeln oder zu mehreren segmental zu beiden Seiten des Darmes, kommen allerdings fast nur bei männlichen Tieren vor. Die grünen Körper zeigen keine Fluoreszenz, d. h. die Farbe dürfte wahrscheinlich nicht von Chlorophyll herrühren.

## E. Fortpflanzung und Entwicklung

### I. Spermaübertragung

Verschiedene Einzelheiten des Geschlechtsapparates — Hermaphroditismus, Kopulationsorgane, Spermaspeicher und die aberrante Form der Spermien — sind Hinweise auf eine besondere Fortpflanzungsbiologie innerhalb der beiden Gattungen, die sich von der verbreiteten äußeren Befruchtung bei Polychaeten weitgehend unterscheiden muß.

In zahlreichen Beobachtungen konnte für *Hesionides arenaria* und *Microphthalmus aberrans* eine direkte Samenübertragung nachgewiesen werden. Bei *M. sczelkowi* ist der Vorgang der Besamung aus den anatomischen Verhältnissen zu erschließen.

#### 1. *Hesionides arenaria*

Die Übertragung der männlichen Geschlechtsprodukte erfolgt bei *H. arenaria* durch *Spermatophoren* (WESTHEIDE u. AX, 1965, AX, 1966).

Sie wurden in den Jahren 1963 und 1964 regelmäßig zur Hauptfortpflanzungszeit in den Monaten Mai und Juni beobachtet; die letzte Übertragung wurde am 10. 8. 64 festgestellt.

Die Spermatophoren von *H. arenaria* sind walzen- oder spindel-förmige Gebilde von unterschiedlicher Gestalt und Ausmaß. Es wurden Längen zwischen 60 und 175  $\mu\text{m}$  und Breiten zwischen 9 und 18  $\mu\text{m}$

gemessen; die durchschnittliche Größe ist eine Länge von  $100\ \mu\text{m}$  und eine Breite von  $14\ \mu\text{m}$ . Die Hülle ist durchsichtig, im Inneren liegen die Spermien unregelmäßig und dicht gepackt.

Die Pakete sind an beliebiger Körperstelle stets in Zweifzahl befestigt, es handelt sich also um Doppelspermatophoren. Beide Schenkel sind mit ihren abgerundeten Enden an der Körperwand festgeklebt. Der frei

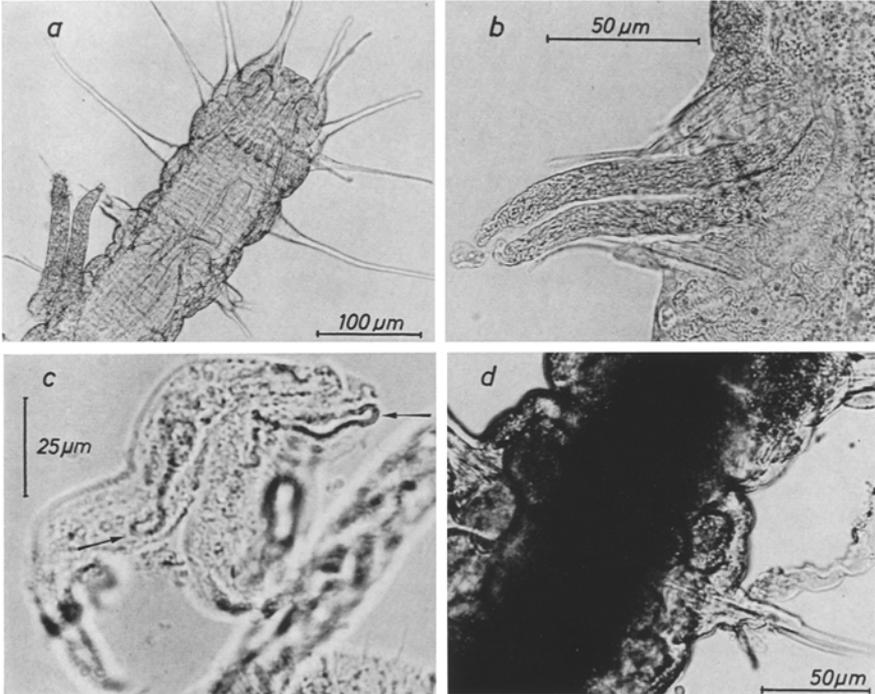


Abb. 56a—d. *H. arenaria*. Spermatophoren. a Vorderende mit Doppelspermatophore. b Doppelspermatophore am Körperstamm angeheftet. c Spermatophorenhülle mit zahlreichen Sekretgranula und zwei zurückgebliebenen Spermien (Pfeile). d Leere Spermatophorenhülle an einem Parapodium

abstehende Teil verjüngt sich und läuft in ein knittriges Häutchen aus. Die beiden Hälften sind in der Regel leicht nach außen gebogen. (Abb. 56, 58).

Über die *Zahl* der Spermatophoren liegen folgende Beobachtungen vor. Im Jahre 1963 (2. Juni bis 31. Juli) konnten wir an 20% von 125 frisch aus dem Sand isolierter Tiere Samenpakete erkennen. 1964 (29. Mai bis 10. August) gelangten 150 Tiere zur näheren Untersuchung. 17% hatten Spermatophoren. Die Hälfte dieser Individuen besaß nur eine Doppelspermatophore, die übrigen mehrere — maximal sechs.

Die Spermien verlassen die Spermatophorenhülle innerhalb eines Tages an der Anheftungsstelle und dringen durch Kutikula und Epidermis in das Coelom der Tiere ein. Die Körperwand wird wahrscheinlich an dieser Stelle aufgelöst, möglicherweise durch eines der in die Hülle abgegebenen Sekrete des Ductus glandularis.

Samenpakete sind in allen Stadien der Entleerung zu finden. Neben frisch abgesetzten, prall mit Samen gefüllten Spermatophoren (Abb. 56a u. b) werden Hüllen mit nur wenigen Spermien und leere, zusammengeschrumpfte Gebilde beobachtet (Abb. 56d). Letztere fallen ab oder werden abgestreift.

Die Spermien sammeln sich unter der Anheftungsstelle meist zu beiden Seiten des Darmes und bilden hier weißliche Anhäufungen. Sie verteilen sich später im Coelom und befruchten die Eier.

Die *Spermatophorenübertragung* wurde an geschlechtsreifen, einzeln aus der Fortpflanzungsregion des Strandes isolierten Tieren nachgewiesen. Sie waren in Boveri-Schälchen mit wenig Substrat oder kurzfristig auf engem Raum in Blockschälchen völlig ohne Sandkörner untergebracht. Die Reaktionen wurden mit einem Binokular (Vergrößerung 25mal oder 50mal) kontinuierlich und mit Unterbrechungen über mehrere Tage verfolgt.

Gleichgeschlechtliche Individuen zeigen im allgemeinen keine Reaktionen, wenn sie sich während des Laufes begegnen. Sie entfernen sich voneinander oder setzen ihren Lauf ohne Unterbrechung in gleicher Richtung fort. Männchen und Weibchen reagieren bei Berührungen mit unterschiedlichen Verhaltensweisen. Die weiblichen Individuen erscheinen erregt und versuchen sofort, aus der Kontaktzone zu entkommen.

Das paarungsbereite Männchen heftet sich augenblicklich am weiblichen Partner fest. Die Verankerung erfolgt mit dem Vorderende; wahrscheinlich hakt oder saugt sich das Tier mit dem kräftigen, papillenbesetzten Pharynx an der Körperwand fest. Nach der Vereinigung versucht das Weibchen weiterhin, mit lebhaften Schlängelbewegungen, Windungen und Kontraktionen den Partner abzuschütteln oder an Sandkörnern abzustreifen. Diese Handlungen verlaufen jedoch meist ohne Erfolg. Die Paarung endet erst, wenn das Männchen sein Vorderende vom Weibchen löst. Hierbei erscheinen am Kopf des Männchens die Samenpakete (Abb. 57). Sie sind bereits am Weibchen festgeklebt und werden vom Männchen aus den Penispapillen herausgedrückt oder durch Zurücksetzen des Körpers herausgezogen. Der Kopf ist während dieses Vorgangs mit den Tentakeln nach unten abgewinkelt; der mediane Anhang wird nach hinten abgeknickt.

Das Weibchen erscheint auch nach der Übertragung noch immer erregt; es krümmt und kontrahiert den Körper für kurze Zeit. Offenbar üben die anhaftenden Spermatophoren einen negativen Reiz aus.

Unmittelbar nach der Übertragung sind die Spermatophorenhüllen sehr klebrig. Ein einmal angeheftetes Samenpaket wurde in unseren Beobachtungen niemals abgestreift. Wir fanden dagegen ein Weibchen, das kurz nach der Übertragung mit der äußeren Spitze der Spermatophore an der Glaswand des Blockschälchens festklebte und sich nicht befreien konnte.

Der schnelle Modus der Übertragung erklärt zugleich, warum Spermatophoren überall am Körper auftreten. Die fehlende Paarungsbereitschaft des Weibchens zwingt zur Absetzung an jenen Körperstellen,

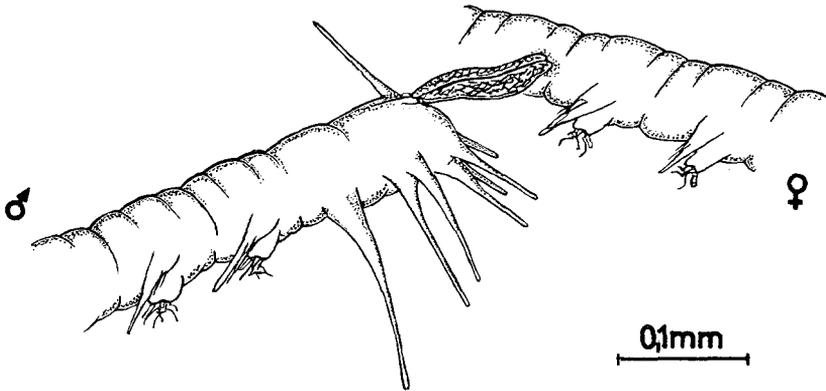


Abb. 57. *H. arenaria*. Spermatophorenübertragung. Das Männchen hat die Doppelspermatophore auf dem Weibchen festgeklebt und zieht sie aus den Penispapillen heraus

die zufällig berührt werden. So finden sich Samenpakete in gleicher Häufigkeit auf den Schwanzlappen und Uriten wie auf dem Vorderende und den einzelnen Segmenten.

Die Handlung dauert im allgemeinen weniger als eine Minute. Der ganze Vorgang kann sich aber auch über mehrere Minuten hinziehen oder innerhalb weniger Sekunden ablaufen.

In der Regel sind die Männchen nicht fähig, nach einer erfolgreichen Kopulation sofort wieder eine Übertragung vorzunehmen. Bei erneutem Kontakt mit einem Geschlechtspartner erfolgt nur eine kurzfristige Festheftung ohne Absetzen von Spermatophoren. Erst nach ungefähr 10 min wird eine neue Übertragung beobachtet.

Aus diesen Befunden könnte man vermuten, daß eine bestimmte Vorbereitungszeit für die *Bildung* neuer Spermatophoren im Ductus ejaculatorius notwendig ist. Dem widerspricht jedoch eine glückliche Beobachtung, bei welcher zwei Doppelspermatophoren unmittelbar hintereinander angesetzt wurden. Ein sehr vitales Männchen gab fast

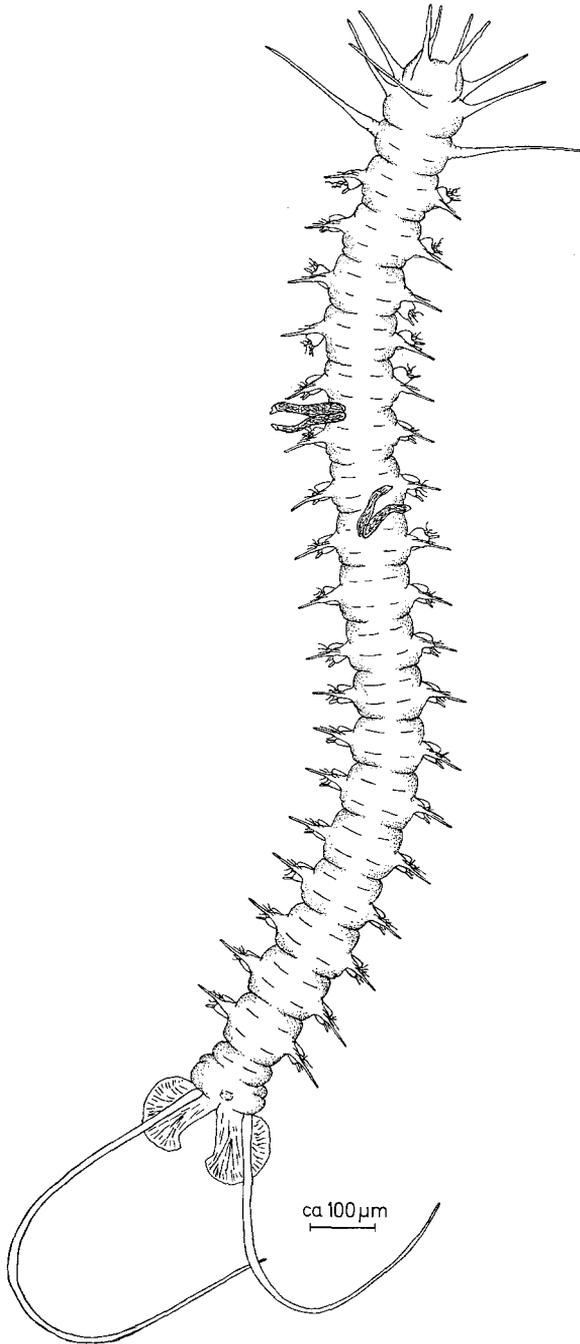


Abb. 58. *H. arenaria*. Habitusbild eines adulten Tieres mit zwei Doppelspermatophoren

gleichzeitig mit dem Kontakt eine Doppelspermatophore ab, ohne daß es sich vorher am weiblichen Körper festheften konnte. Die Spermatophore war aber nicht genau plaziert und haftete nicht. Sofort wurde ein neuer Paarungsversuch mit Abgabe einer zweiten Doppelspermatophore unternommen. Auch diese Übertragung mißlang, da es dem Männchen wiederum nicht gelang, sich festzusetzen. Die beiden sehr kleinen Doppelspermatophoren blieben am Boden der Kulturschale liegen.

Eine derartige schnelle Aufeinanderfolge der Spermaabgabe ist nicht die Regel. Wir schließen jedoch aus dieser Beobachtung, daß die Spermatophoren von *H. arenaria* nicht unbedingt eine gewisse Zeit für ihre Bildung in den Ductus glandulares brauchen. Die zumeist vorhandene „Refraktärzeit“ zwischen zwei Kopulationen ist nach unserer Meinung nur auf eine Sammlung und Konzentrierung der Spermien in der Vesicula-Mündung und im Anfangsteil des Ductus ejaculatorius zurückzuführen.

Wir machen diese Feststellung in Übereinstimmung mit histologischen Untersuchungen. Nur bei wenigen Exemplaren fanden sich vereinzelte, offensichtlich zurückgebliebene Spermien im Ductus glandularis. Auf zwei Schnittserien liegen größere Spermienmassen im nichtdrüsigen Teil des Ductus ejaculatorius. Vorgebildete Spermatophoren wurden aber niemals festgestellt, auch nicht bei einer Reihe von Tieren, die während oder unmittelbar vor einer Übertragung fixiert wurden.

Damit ist der Bildungsprozeß der Samenpakete in folgender Weise zu interpretieren. Die durch Kontraktion des Hautmuskelschlauches nach vorn gepreßten reifen Spermien sammeln sich in der Vesicula seminalis und lagern eventuell auch im Anfangsabschnitt der Genitalgänge. Erst bei der Paarung werden die Spermien von hier aus zwischen den Drüsenzellen nach vorn gedrückt. Dies geschieht einmal durch die Muskeln des Hautmuskelschlauches, die die Drüsenkanäle vollständig umfassen, zum anderen wohl ebenfalls durch mehrmaliges ruckartiges Zusammenziehen des gesamten Körpers. Die Drüsenzellen sondern gleichzeitig einen Teil ihrer Sekrete ab. Dabei müssen die Samen zuerst mit den schwarzen grobkörnigen Granula, dann mit den eosinophilen Absonderungen in Berührung kommen (s. S. 38). An Schnitten durch leere Spermatophoren läßt sich diese Annahme bestätigen. Die äußere Hülle besteht immer aus einer eosinophilen, hellen einheitlichen Schicht; in ihrem Inneren liegen schwarze Sekrete. Auch bei Lebendbeobachtungen wurden die zurückgebliebenen, geformten Sekrete in einer leeren Hülle nachgewiesen (Abb. 56c). Die Bedeutung der Granula und die differentielle Funktion verschiedener eosinophiler Komponenten ist unbekannt. Möglicherweise dienen sie nicht nur zum Aufbau der Spermatophorenhülle, sondern haben auch eine histolytische Wirkung zur lokalen Auflösung der Körperwand. Die schwarzen Granula hemmen vielleicht die Beweglichkeit der männlichen Geschlechtszellen. Spermien

innerhalb von Spermatophoren liegen bewegungslos, während sie sich im männlichen oder weiblichen Körper stetig hin- und herschlängeln.

Die Spermatophorenübertragung bei *H. arenaria* ist ein außerordentlich primitiver Vorgang. Diese Aussage stützt sich auf den einfachen, unregelmäßigen Bau der Spermatophoren, auf die Verhaltensweisen der Weibchen mit völlig fehlender Paarungsbereitschaft und besonders auf einige *aberrante* Kopulationserscheinungen.

So finden Spermatophorenübertragungen nicht nur auf Weibchen statt. 1963 waren 10%, 1964 sogar ein Viertel aller mit Samenpaketen versehenen Tiere männlich. Diese gleichgeschlechtlichen Paarungen unterscheiden sich in keiner Weise von dem geschilderten Normalfall. Auch das Männchen, welches zur Übertragung angegriffen wird, versucht, dem Partner zu entkommen. Abwehrreaktionen und Anheftung laufen in identischer Form ab. Bei der Entleerung der Spermatophoren und dem Eindringen der Geschlechtszellen konnten wir keine Unterschiede feststellen. Die Spermien vermischen sich im Körper der Männchen mit dem Eigensperma.

Die Tendenz zur Paarung zwischen Männchen wird erhöht, wenn sich wenige oder keine Weibchen in einer Kultur aufhalten. So wurden in einer Versuchsschale mit 10 Männchen und 1 Weibchen nach wenigen Stunden bereits 5 Männchen mit Spermatophoren gesehen.

Auch die beobachteten Übertragungen auf Weibchen, welche bereits abgelegt haben und keine Eizellen besitzen, erscheinen biologisch unzweckmäßig.

## 2. *Microphthalmus aberrans*

Einen ähnlichen, jedoch höher differenzierten Modus der Übertragung von Spermatophoren finden wir bei den zwittrigen *M. aberrans*.

Im Gegensatz zu *H. arenaria* handelt es sich bei den Samenpaketen dieser Art um unscheinbare, winzige Gebilde (40  $\mu\text{m}$ ) von konstanter Form (Abb. 59). Sie sind meist am hinteren weiblichen Teil des Körpers aufgesetzt, häufig auf den Parapodien. Oft sind mehrere Samenpakete an einem Individuum vorhanden.

Die walzenförmigen Gebilde haben eine breite basale Fußplatte (Abb. 59). Dem Durchmesser dieser Platte von 12  $\mu\text{m}$  entspricht ungefähr die Breite des inneren Hohlraumes. Unterhalb der Spermienkammer liegt ein kurzer enger Stiel. Die zwei Schichten der Spermatophorenhülle sind an dieser Einschnürung besonders gut zu erkennen (Abb. 59a).

Die Spermatophoren enthalten nur eine geringe Zahl von ca. 15 parallel liegenden Spermien. Sie schlüpfen durch Stiel und Fußplatte und bohren sich — wahrscheinlich von histolytisch wirksamen Sekreten unterstützt — durch die Körperwand in das Innere der Tiere. Die leeren Hüllen schrumpfen zusammen und werden abgestreift.

Der Mechanismus der *Übertragung* wurde wie bei *H. arenaria* unter dem Binokular analysiert.

Die zwittrigen Organismen verhalten sich bei übereinstimmender Geschlechtsreife gleich. Die lebhaft in einer Schale umherkriechenden

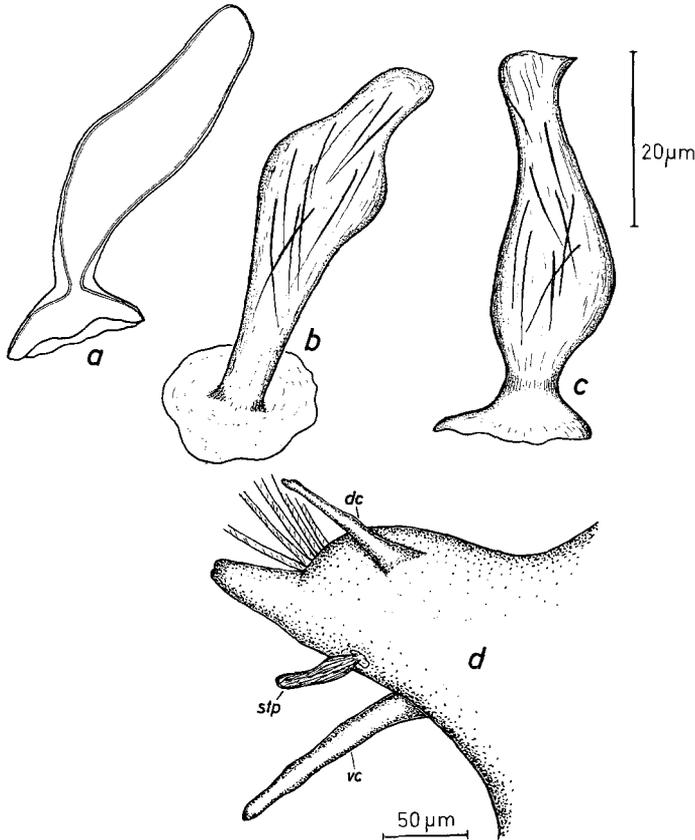


Abb. 59a—d. *M. aberrans*. Spermatophoren. a Optischer Schnitt. b, c Normalform, der Spermatophoren. d Spermatophore auf einem Parapodium

Tiere reagieren sofort auf die Berührung durch einen Partner. Sie unterbrechen den Lauf und stülpen beide an der rechten Körperseite zwischen 2. und 3. Parapodium das kegelförmige Genitalorgan aus.

Sowohl das Individuum, welches mit dem Vorderende einen Geschlechtspartner berührt, wie auch der zufällig an irgendeiner Körperstelle angestoßene Partner fahren in der Regel gleichzeitig ihr Übertragungsorgan aus. Die sexuelle Erregbarkeit ist also nicht auf die Sinnesorgane des Vorderendes lokalisiert. Wird der Kontakt zwischen

den beiden Partnern gelöst, so wird auch der Penis nach kurzer Zeit eingezogen, um bei einer erneuten Begegnung mit diesem oder einem anderen Tier hervorzutreten. Gewöhnlich sind aber beide Individuen

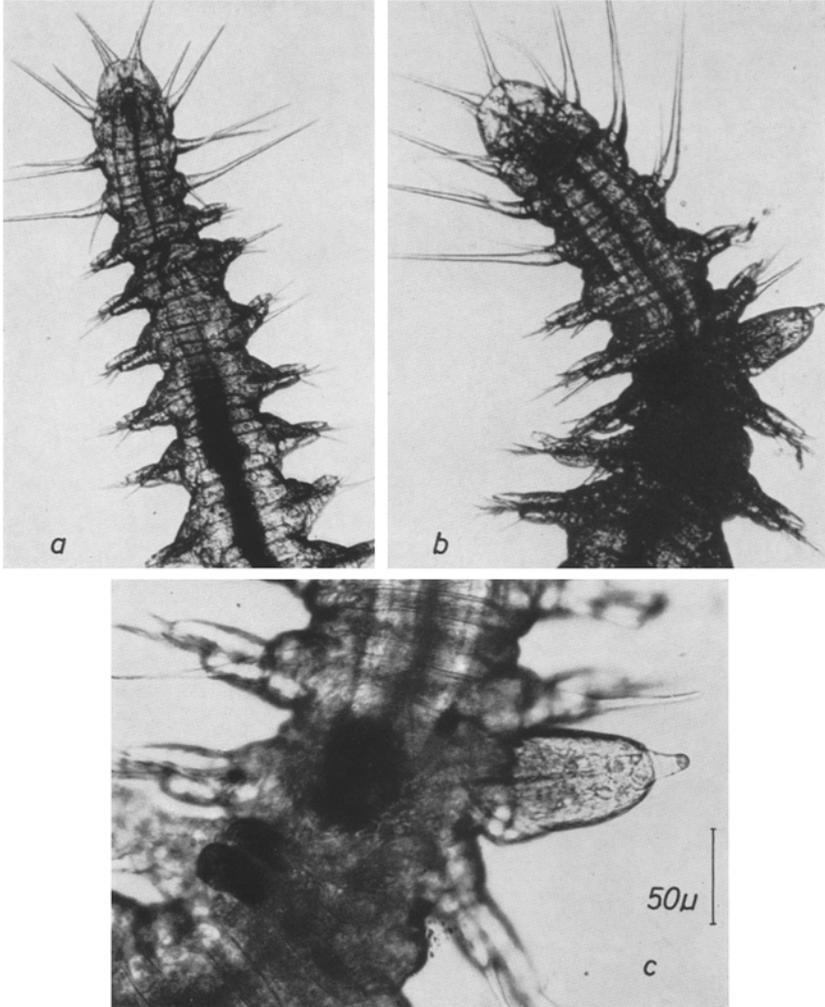


Abb. 60a—c. *M. aberrans*. a Vorderende eines adulten Tieres. b Dasselbe Tier mit ausgestülptem Penis. c Ausgestülpter Penis

bestrebt, die Berührung untereinander zu bewahren. Der Penis wird in gestrecktem Zustand hin- und herbewegt. Um die Genitalorgane nahe an den Partner heranzubringen, ist der Körperstamm zwischen 2. und 3. Segment zu einem stumpfen Winkel geknickt (Abb. 60b). Die Poly-

chaeten unterkriechen dabei einander und versuchen die Körperunterseite des Partners mit dem Penis zu erreichen. Bei diesem Versuch wird hin und wieder die Dorsalseite des Vorderendes nach lateral oder ventral umgebogen und das männliche Geschlechtsorgan über die Körperoberseite herübergeführt.

Die gesamte Handlung läuft langsam ab, die Bewegungen sind schleppend ungerichtet. Bei der Kontaktsuche mit dem Penis entfernen sich die Tiere häufig wieder voneinander, und es kommt zu keiner Übertragung.

Die Kopulationshandlung ist artspezifisch — bei Berührung mit reifen Exemplaren von *M. sczelkowi* erfolgt keine Reaktion — kann aber auch schon durch junge Individuen ausgelöst werden.

Über die *Bildung* und *Ausdifferenzierung* der Spermatophoren machen wir uns ähnliche Vorstellungen wie bei *H. arenaria*. An allen Schnittserien reifer Tiere sind die Spermien auch hier immer nur in den Vesiculae zu erkennen. Fertige oder vorgebildete Samenpäckchen wurden innerhalb des Genitalsystems nicht gefunden. Auch Untersuchungen an zahlreichen Quetschpräparaten haben niemals den Nachweis vorgeformter Spermienpakete erbracht. Lediglich in einem Fall waren zahlreiche Samen in den Ductus muscularis vorgedrungen; eine Hülle war aber noch nicht ausgebildet. Die Spermatophoren dürften also erst im Endabschnitt des männlichen Übertragungsapparates unmittelbar vor der Übertragung entstehen. Hier dringen größere Sekretmengen aus den akzessorischen Genitaldrüsen durch die Muskelwandung in das Lumen des Genitalkanals (s. S. 53). Die kräftige Muskulatur des Apparates preßt zum Zeitpunkt der Kopulation eine Portion Spermien durch den Endabschnitt des Ganges hindurch. Das hier lagernde Sekret umgibt diese Samen mit einer Hülle, die beim Austritt aus dem Organ spezifisch gestaltet wird und bei Berührung mit dem Außenmedium zu einer festen Form erstarrt. Die basale Fußplatte könnte aus Sekreten entstehen, die vor den Spermien hergeschoben und beim Auftreffen auf die Wand des Partners flachgedrückt werden.

### 3. *Microphthalmus sczelkowi*

Bei *M. sczelkowi* wurden bisher keine auffälligen Paarungsgewohnheiten beobachtet. Die Analyse der Geschlechtsorgane macht es jedoch möglich, eine direkte Samenübertragung zu postulieren und den Vorgang der Kopulation indirekt zu erschließen.

Zwei paarigen männlichen Genitalöffnungen zwischen 2. und 3. Segment entsprechen zwei weibliche, ebenfalls paarige Vaginalporen im 11. Borstensegment (Abb. 25). Sie führen in ein receptaculäres Gewebe in dem gespeichertes Fremdsperma gefunden wird.

Der Vorgang der Besamung kann hiernach auf zwei Wegen erfolgen:

1. Die Partner legen sich wechselseitig gegeneinander und pressen jeweils ihre männlichen Organe auf die entsprechenden weiblichen Öffnungen.
2. Nur ein Tier besamt das receptaculäre Gewebe des Partners. Beide Individuen liegen dann in gleicher Richtung mit ihren Bauchseiten aneinander.

Die saugnapfartigen Muskelbulbi werden vermutlich um die wulstförmigen Ränder der weiblichen Öffnungen gepreßt. Sie saugen sich hier fest und führen gleichzeitig die in ihrem Lumen liegenden Papillen in die Wimpergänge des Speichergewebes. Die Muskulatur des Genitalkanals preßt dann Spermien und Sekrete des Ductus glandularis durch das Gangsystem in diese weiblichen Organe. Das Spermium wandert im Speichergewebe zu einer der peripher liegenden Zellen und wird hier bis zum Zeitpunkt der Befruchtung gelagert.

#### 4. Diskussion

Bei den Polychaeten und auch innerhalb der Familie *Hesionidae* ist die *freie Abgabe* von Samen und Eiern und die *äußere Befruchtung* mit Sicherheit ursprünglich. Die Ausleitung der Geschlechtsprodukte erfolgt dabei durch die Segmentalorgane oder durch Ruptur der Körperwand. Bei vielen Arten kommt es zu Schwarmbildungen und synchroner Abgabe der Geschlechtszellen.

Für die *Hesionidae* sind Nephromixien als Ausführkanäle bei *Podarke obscura* Verril (GREGORY, 1907) beschrieben worden.

Äußere Befruchtung und Schwarmverhalten ist weiterhin für *Podarke pugettensis* Johnson (DAVENPORT u. HICKOK, 1957) bekannt, aber auch für alle übrigen Formen der Familie mit Schwimmvermögen und ähnlichen Segmentalorganen wahrscheinlich.

Demgegenüber gibt es eine Reihe von Arten, bei denen die äußere Befruchtung auf wenige oder zwei Geschlechtspartner beschränkt ist. Es kommt hier nicht mehr zu einer freien Ausschüttung der Geschlechtsprodukte. Der Laichakt erfordert einen engeren Kontakt, da Eier und Samen in einer gemeinsamen Gallertmasse abgegeben werden. Diese „*Pseudokopulationen*“ (THORSON, 1952) sind von *Nicolea zostericola* Mgrn. (HERPIN, 1925), *Nereis diversicolor* O. F. Müller (DEHORNE, 1925), *Scolecopsis* (MECZNIKOW, 1869) und verschiedenen *Autolytus*-Arten (GIDHOLM, 1965) bekannt, jedoch unseres Wissens nicht bei den Hesioniden verwirklicht.

Solche Verhaltensweisen bilden in vergleichender Sicht den Übergang zur *direkten Übertragung* und *inneren Befruchtung*<sup>8</sup>. Bei diesen

<sup>8</sup> Als einzigartiger Sonderfall einer Kopulation muß hier die Fortpflanzung von *Platynereis megalops* (Verril) erwähnt werden. Das Weibchen verschlingt die

Besamungsmechanismen stellen wir formal die Spermatophorenübertragungen von *Hesionides arenaria* und *Microphthalmus aberrans* vor die komplizierten Kopulationen, ohne damit eine stammesgeschichtliche Aussage zu verbinden. Die Verhaltensweisen bei diesen beiden Arten sind im Vergleich mit ähnlichen Vorgängen bei anderen Wirbellosen (z. B. Skorpione, Oribatiden, Geophiliden, Symphylen, Machiliden) sehr einfach. Innerhalb der Polychaeten haben sie jedoch als hohe Spezialisierung zu gelten, welche sich als besonderes Lebensformmerkmal in mesopsammalen Biotopen entwickelt hat.

Die Übertragung von Samenpaketen ist im übrigen noch bei *Protodrilus rubropharyngeus* Jägersten beobachtet worden (JÄGERSTEN, 1952). Bei diesem Archianneliden werden in einer indirekten Übertragung ballonförmige, am Boden abgelegte Samenbündel vom Weibchen mit Hilfe eines dorsalen Organs aufgenommen.

Spermatophoren sind allerdings in der Polychaetenliteratur mehrmals erwähnt worden. Zumeist handelt es sich um Beschreibungen einfacher, unregelmäßiger, verklebter Spermaknäuel, wie z. B. bei den Spioniden (SÖDERSTRÖM, 1920). EISIG (1887) hat bei der Gattung *Capitella* Blainville Spermatophoren entdeckt, GOODRICH (1930) bei *Pionosyllis neapolitana* Goodrich. *Paraspio mecznikowianus* (Claprd.) bildet recht komplizierte Samenpakete aus; es sind spindelförmige Gebilde konstanter Gestalt mit einem besonderen mit Papillen besetzten Vorderteil (CERRUTI, 1908).

Für alle Arten jedoch, bei denen außer männlichen Kopulationsorganen noch weibliche samenspeichernde Bildungen auftreten — wie vor allem bei Archianneliden (s. S. 63) — ist eine direkte Begattung nachgewiesen oder anzunehmen. Die Kopulation mit direkter Spermaübertragung stellt bei den Polychaeten die höchste Stufe des männlich-weiblichen Kontaktes dar. Sie ist bei den *Hesionidae* für die Arten *Microphthalmus fragilis*, *similis*, *sczelkowi*, *urofimbriatus* und wohl auch *listensis* wahrscheinlich.

## II. Eiablage

Bei *Hesionides arenaria* wurde die Abgabe von Eiern 1963 von Ende Juni bis Ende August beobachtet, 1964 waren von Anfang Juni bis Ende Juli Laichakte festgestellt worden.

---

hinteren mit Spermien erfüllten Segmente des Männchens. Die Samen durchbrechen den Verdauungskanal und befruchten im Coelom die Eier (JUST, 1914).

Eine weitere äußerst spezialisierte Übertragung wird von *Micronereis variegata* Claprd. (RULLIER, 1954) beschrieben. Bei dieser Art verwundet das Männchen mit besonderen, umgewandelten Borstenhaken das Integument des Weibchens und überträgt durch diese Öffnung sein Sperma.

Ablagebereite Weibchen sind leicht zu identifizieren. In der vorderen Hälfte der Tiere sind die Eier dicht zusammengelagert und im 6. Segment hebt sich ein heller Wulst vom Rücken ab. Er wird aus mehreren Eiern gebildet, die sich innerhalb der beiden großen Segmentalorgane dieses Segmentes befinden. Sie erweitern dabei das Lumen der Gänge um das Vielfache und vergrößern gleichzeitig auch den Körperquerschnitt an dieser Stelle; einer Eigröße von 30—40  $\mu\text{m}$  steht ein Querschnitt der Gänge von nur wenigen  $\mu\text{m}$  gegenüber.

Die Ablage erfolgt einzeln durch den unpaaren Geschlechtsporus auf dem Rücken des 6. Segments. Beim Laichakt werden die reifen Geschlechtszellen jedoch gewöhnlich zu mehreren hintereinander abgegeben, in einigen Fällen der gesamte Eivorrat eines Tieres.

Die Eier eines Individuums liegen dann eng zusammen zwischen den Sandkörnern. Sie werden nicht festgeklebt und haften selbst kaum, so daß man sie mit dem Wasserstrom einer Pipette leicht hin- und herbewegen kann.

Der Transport der weiblichen Geschlechtszellen aus den hinteren Segmenten nach vorn und ihre Abgabe werden durch Kontraktionen des ganzen Tieres bewirkt. Hierbei verkürzen die Weibchen hin und wieder ruckartig den Körper; ein Teil der vorderen Segmente wird leicht hochgekrümmt, und eine peristaltische Kontraktionswelle läuft über die Metameren hinweg. Die Aufnahme in die Segmentalorgane erfolgt über die bewimperten Gonostome, durch deren Cilienschlag auch Spermien, die nach ihrer Übertragung in diesen Körperabschnitt geraten, in die Gonodukte eintreten und sie vollständig verstopfen können.

Bei *M. aberrans* werden sämtliche Eier zum gleichen Zeitpunkt in einem schleimigen Gelege abgegeben. Die Ablage erfolgte in unseren Kulturen nachts.

Ein derartiger Laich wurde bereits von RASMUSSEN (1956) beschrieben, aber irrtümlich *M. szcelkowi* zugerechnet.

Innerhalb des ca. 3 mm großen durchsichtigen Laichballens (Abb. 61c) liegen die Eizellen als dicke Schnur in Form einer kurzen Spirale. Der Kokon ist seitlich meist von Sandkörnern und Detritus umgeben; die Unterseite liegt der Glaswand der Kulturschale flach an. Das von RASMUSSEN gefundene Gebilde war auf einem Zosterablatt festgeklebt.

Bei *Microphthalmus szcelkowi* ist der Beginn der Eiablage durch erhöhte Aktivität zu erkennen. Beim Umherlaufen zwischen den Sandkörnern wird die hintere Hälfte des Körpers leicht vom Boden abgehoben, hin- und hergependelt und mit Detritusteilchen aller Art in Berührung gebracht. Diese kleben an einer von den Epidermiszellen ausgeschiedenen Schleimhülle fest und bilden zusammen mit den Sekreten

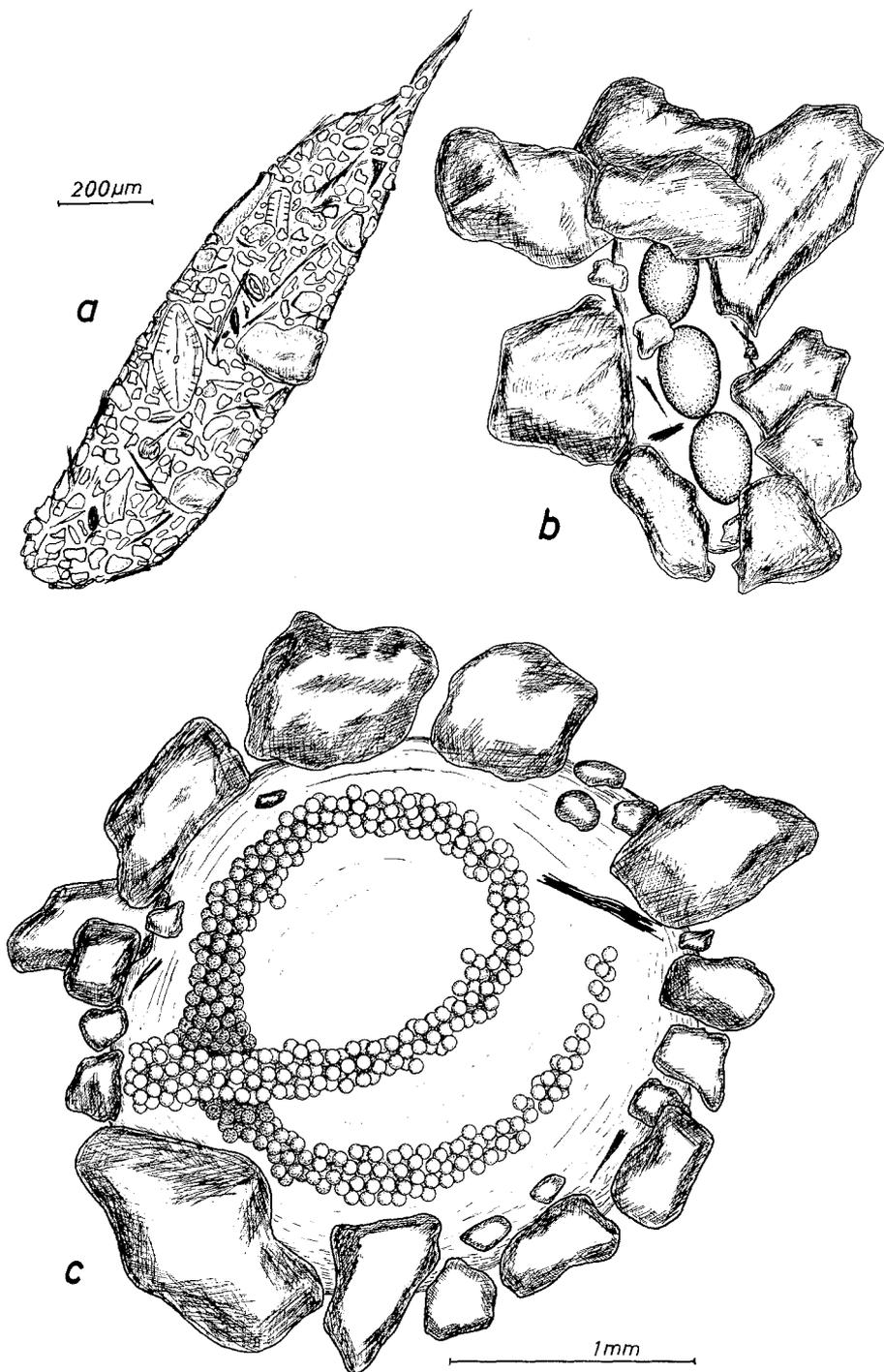


Abb. 61 a—c. Eigelege. a *M. szcelkowi*. Normaler Kokon. b *M. szcelkowi*. Gelege zwischen Sandkörnern. c *M. aberrans*

einen ovalen unregelmäßigen Ballen. Er wird zunächst weiter umhergeschleppt (Abb. 63); aber nach ungefähr einer halben Stunde zieht sich der Polychaet aus dem Schleimmantel heraus oder versucht ihn zwischen Sandkörnern abzustreifen. Zurück bleibt ein spindelförmiger,

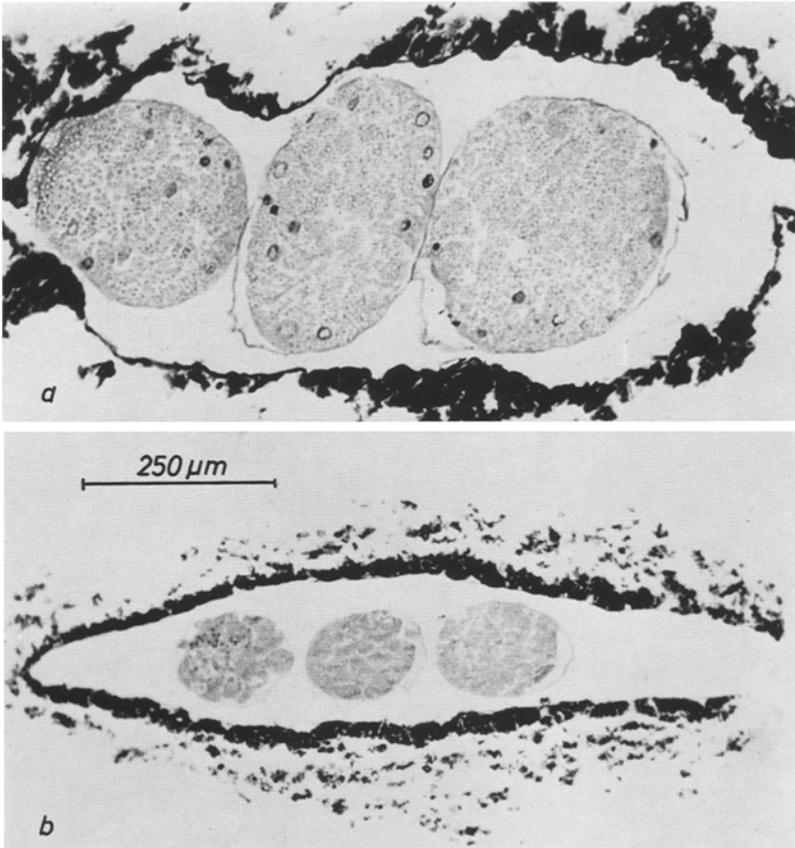


Abb. 62 a u. b. *M. sczelkowi*. Schnitte durch Eikokons

mit Detritus verklebter Kokon. Er hat eine Länge von ca. 1 mm (Abb. 61 a). In Kulturschalen ohne Detritus sind die Gelege fast durchsichtig (Abb. 61 b). Ein Kokon kann 1—8 Eizellen enthalten, durchschnittlich sind es 2—3 (Abb. 62).

Die Abgabe in die Schleimhülle kann nicht beobachtet werden. Bei verschiedenen Individuen habe ich die Sekrethülle vom Körperstamm entfernt, jedoch in keinem Fall Eier gefunden. Diese füllten vielmehr noch die letzten Segmente der legebereiten Tiere aus. Ich vermute

daher, daß die weiblichen Geschlechtsprodukte erst unmittelbar beim Abstreifen der Kokons in diese hineingedrückt werden. Die Eier verlassen das Hinterende entweder über den After oder durchbrechen die Körperwand des Analsegmentes.

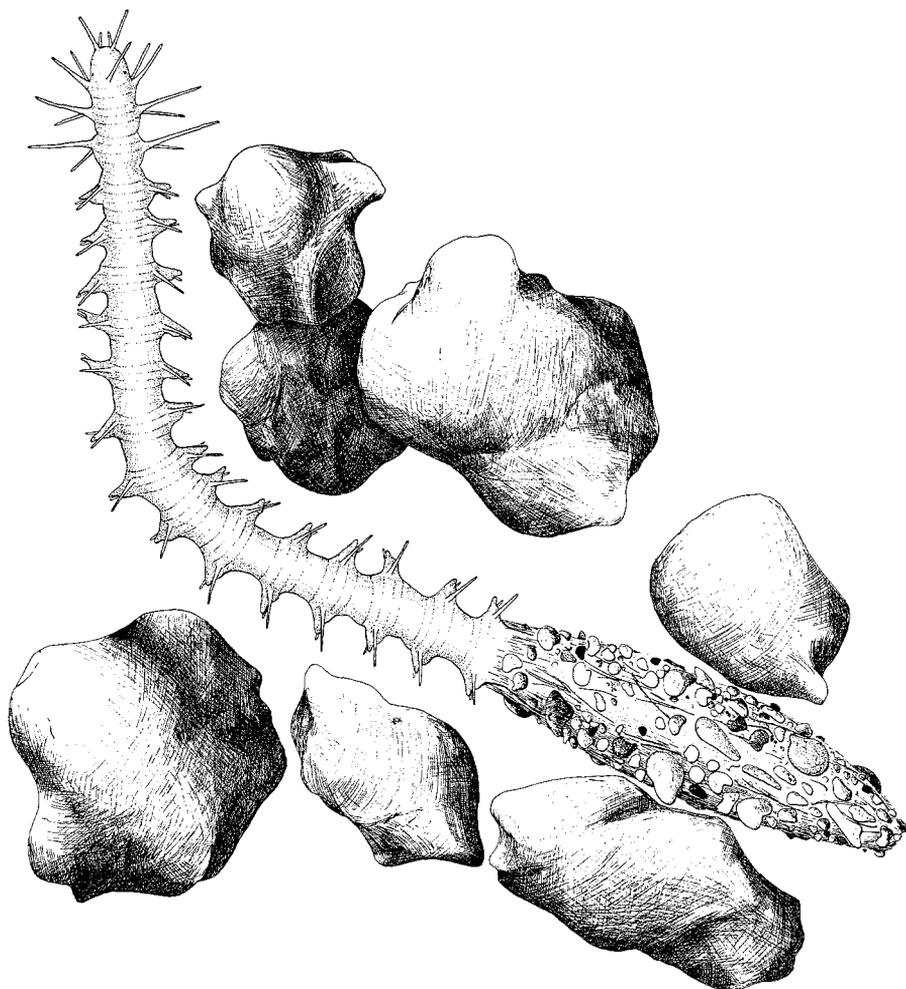


Abb. 63. *M. sczelkowi*. Tier bei der Ablage eines Kokons

### III. Entwicklung

Bei *Hesionides arenaria* kamen die in den Kulturschalen abgelegten Eier niemals zur Entwicklung. Sie lösten sich nach der Ablage innerhalb weniger Stunden auf oder zerfielen nach den ersten total-äqualen Furchungen in ihre Blastomeren.

THORSON (1952) gibt als unterste Grenze für direkte Entwicklung bei Polychaeten die Eigröße von 150—180  $\mu\text{m}$  an, speziell bei Sylliden 100—120  $\mu\text{m}$ . Die relative Größe der *Hesionides*-Eier (absolute Größe etwa 45  $\mu\text{m}$ ), d. h. ihr Verhältnis zur Körperlänge — 1:50 — und ihre nicht sehr große Zahl — ca. 40—80 — lassen jedoch auch bei dieser Art eine direkte Entwicklung ohne freies Larvenstadium vermuten, wie sie für die meisten Bewohner des Sandlückensystems typisch ist (REMANE, 1952).

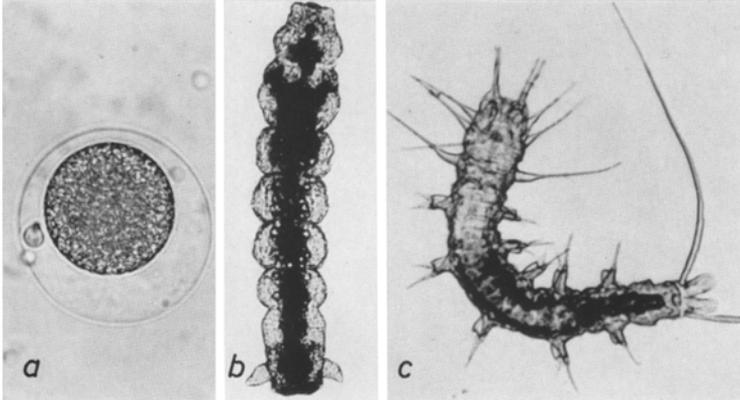


Abb. 64a—c. *H. arenaria*. Entwicklungsstadien. a Ei nach der Ablage. b Post-embryonales Stadium (s. Text). c Jungtier mit 5 Borstensegmenten; Länge ohne Anhänge 550  $\mu\text{m}$ , Breite 70  $\mu\text{m}$

Ein junges Tier aus dem Prallhang repräsentiert mit großer Wahrscheinlichkeit ein postembryonales Entwicklungsstadium von *H. arenaria* (Abb. 64b). Es ist 480  $\mu\text{m}$  lang und 70  $\mu\text{m}$  breit; Parapodien und Borsten fehlen, ebenso alle Kopfanhänge. Von den Körperanhängen sind nur die Anlagen der Uriten zu erkennen. Die Segmentierung mit Prostomium, 6 Metameren und Pygidium ist dagegen schon sehr ausgeprägt. Die Bewegung erfolgt durch eine Kriechwimpersohle. Das 2. Segment besitzt außerdem einen Wimperkranz. Deutliche Übereinstimmung zu adulten *Hesionides* besteht in der bräunlichen Pigmentierung; zahlreiche rote Pigmentflecke (Augenflecke?) finden sich zusätzlich am Vorderende.

*Microphthalmus sczellowii* besitzt eine direkte Entwicklung. Nach ungefähr 7 Tagen verlassen die Jungtiere die Eikokons (Abb. 65a, 66a). Sie sind 250  $\mu\text{m}$  lang und 90  $\mu\text{m}$  breit und nur wenig gegliedert. Die Färbung ist weißlich mit schwach rötlicher lateraler Pigmentierung. Außerdem sind zwei rote Augenflecke (a) vorhanden. Am Vorderende zeichnen sich die Anlagen der dorsalen Kopftentakel (*dt*) als zwei kleine astförmige Vorsprünge ab, lateral die drei Tentakelcirrensegmente (*tc*)

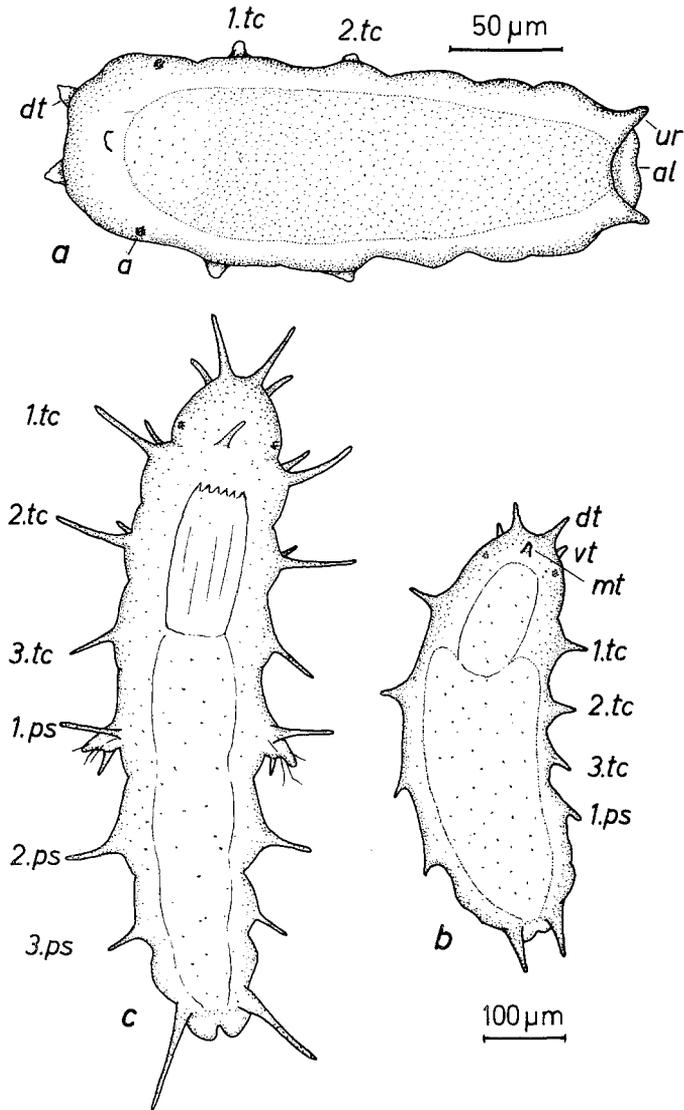


Abb. 65a—c. *M. sczelkowi*. Postembryonale Entwicklungsstadien (s. Text)

als feine Aussackungen. Das Hinterende läuft in zwei nach hinten abstehende Analcirren (*ur*) aus, unter denen eine schwach gekerbte, nach unten abgewinkelte Anallamelle (*al*) hervorragt.

Bei einer Größe von 550 µm sind weitere Körperanhänge zu erkennen (Abb. 65b, 66b). Unter den dorsalen prostomialen Tentakeln haben sich die knopfförmigen Anlagen der ventralen Tentakel (*vt*)

entwickelt; zwischen den Augen ist der mediane Anhang (*mt*) sichtbar. Die lateralen Aussackungen zeigen ein kontinuierlich von vorn nach hinten fortschreitendes Wachstum; zu den ersten 3 Segmenten haben sich nach wenigen Tagen weitere hinzugefügt. Am weitesten ist die Ausbildung von Uriten und Anallappen fortgeschritten.

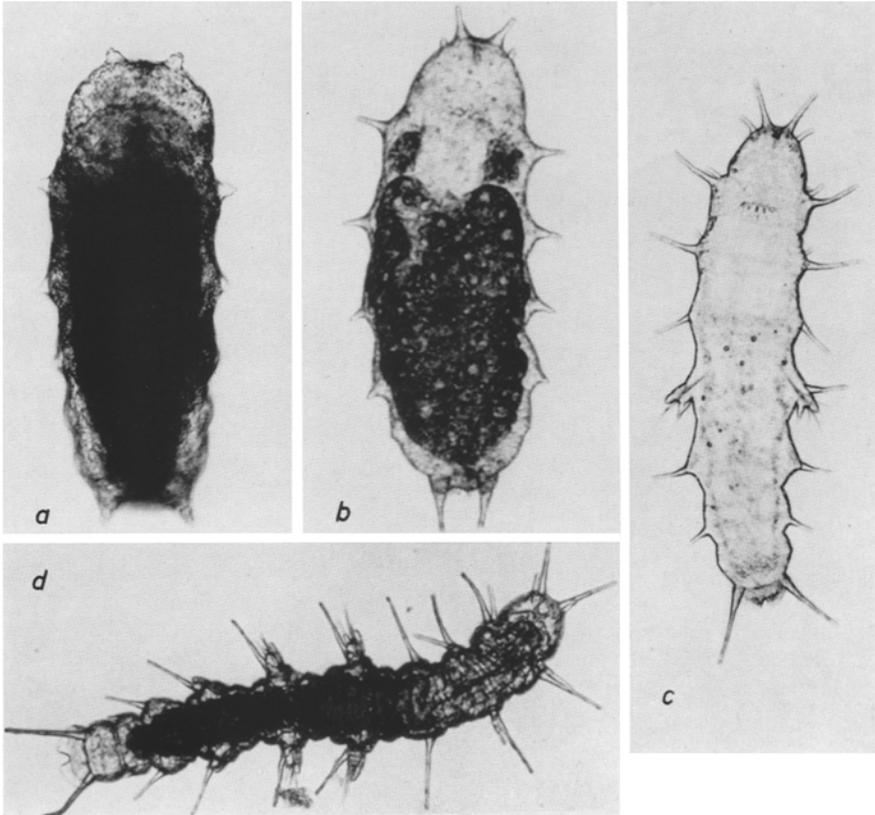


Abb. 66 a—d. *M. szelkowi*. Postembryonale Entwicklungsstadien (s. Text).  
Lebendaufnahmen

Diese ersten postembryonalen Stadien vermögen noch nicht zu schwimmen. Mit einer medianen Wimpersohle kriechen sie langsam auf dem Substrat. Erst nach der Ausgestaltung mehrerer Borstensegmente sieht man langsame undulierende Bewegungen mit Hilfe der ersten Parapodien.

Bei der weiteren Entwicklung erfolgt eine fortschreitende Ausgestaltung der vorderen Anlagen des Prostomiums (Abb. 65 c, 66 c u. d). Die Ausstülpungen der Tentakelcirrensegmente erweisen sich als dor-

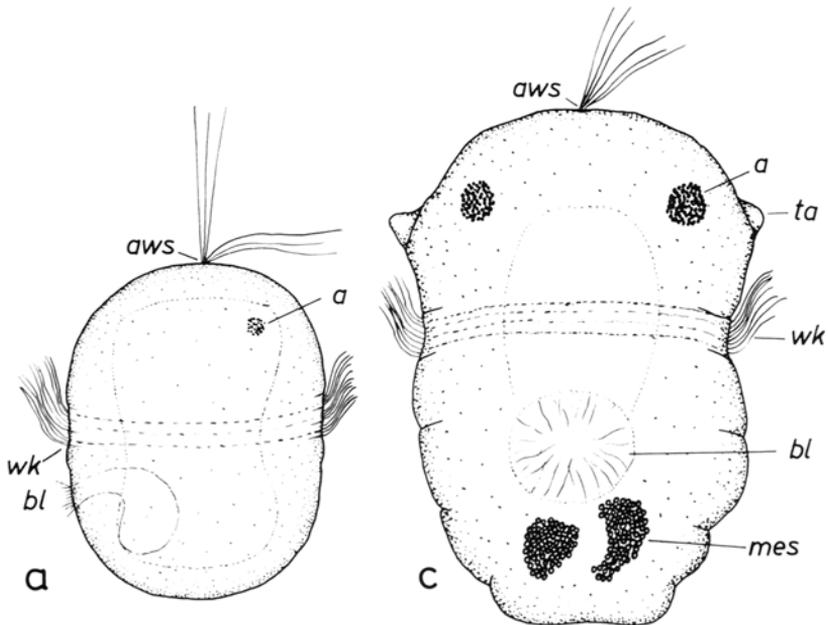
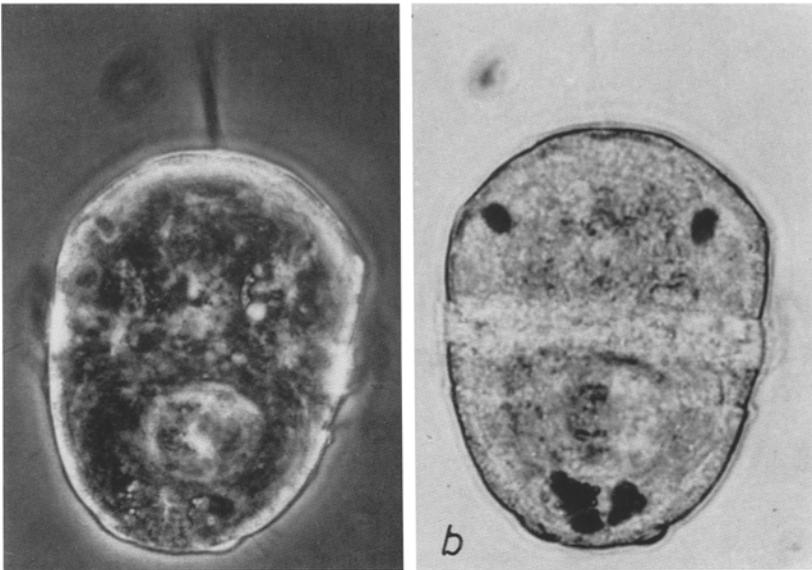


Abb. 67 a—c. *M. aberrans*. Postembryonale Entwicklungsstadien; Trochophora-Larven (s. Text)

sale Anhänge, die ventralen treten erst später hinzu. Nach 7 Tagen ist das 1. Parapodiensegment (*ps*) in seiner spezifischen Form und mit

mehreren Borsten ausgebildet. Die Länge des Tieres beträgt dann etwa 800—900  $\mu\text{m}$ .

Die Entwicklung von *Microphthalmus aberrans* verläuft über ein pelagisches Trochophora-Stadium.

Nach 4 Tagen ist die Embryonalentwicklung abgeschlossen. In der Gallertmasse des Laichs bewegen sich viele hundert kleine Larven von ca. 60  $\mu\text{m}$  Länge. Erst mit der völligen Auflösung des Schleims verlassen die Tiere innerhalb der nächsten Tage den zerfallenen Laichballen. Im freien Wasser der Kulturschale sammeln sie sich dann als positiv-phototaktische Organismen an der Oberfläche.

Die Trochophorae sind fast durchsichtige Kugeln (Abb. 67a). Sie werden durch einen breiten dreizeiligen Prototroch (*wk*) in eine untere und eine obere Hälfte gegliedert. Die Epispähre besitzt einen langen apikalen Wimperschopf (*aws*) und große rötliche Augenflecke (*a*). In der Hyposphäre liegt der bewimperte Blastoporus (*bl*).

Nach 10 Tagen stellen sich die ersten Mesodermzellen (*mes*) als dunkle kugelige Masse im caudalen Teil der Tiere ein (Abb. 67b u. c). Im Darm finden wir einzellige Grünalgen als Bestandteile der Nahrung.

Innerhalb von 14 Tagen wachsen die planktischen Trochophora-Larven auf ca. 90  $\mu\text{m}$  an. Sie sinken jetzt von Zeit zu Zeit auf den Boden und suchen an der Glaswand nach einem geeigneten Substrat für die Metamorphose. Nach ungefähr 3 Wochen ist die Larve durch 3—4 laterale Einschnürungen gegliedert (Abb. 67c). Auf beiden Seiten der verbreiterten Epispähre treten kleine Ausstülpungen (*ta*) auf, die wir als Anlagen der Kopftentakel deuten. Im Inneren heben sich zwei dunkle Mesodermknäuel ab.

Die Metamorphose trat in den Kulturen nicht ein; die Larven starben nach 4 Wochen ab.

Die zur gleichen Zeit am Lister Haken entnommenen Proben erbrachten zahllose Jungtiere einer *Microphthalmus*-Art. Es sind metamorphisierte *M. aberrans*. Sie wurden in allen Größen mit mehr oder weniger differenzierten Tentakeln und Parapodien gefunden und unterscheiden sich nicht von den entsprechenden Stadien von *M. sczelkowi*.

## F. Bewegung

Die Bewegung von *Hesionides arenaria* weicht von derjenigen typischer Vertreter erranter bodenbewohnender Polychaeten ab. FRIEDRICH (1937) bemerkt in der Originalbeschreibung, daß *H. arenaria* „zwischen den Sandkörnern ähnlich schlanken Tausendfüßlern läuft“.

Beim schnellen Laufen bleibt der Körperstamm weitgehend gestreckt; er unduliert nicht oder nur wenig (Abb. 68). *H. arenaria* kann eine kurze Strecke rückwärts kriechen. Bei Kontraktion wird die Körperlänge um ein Drittel bis zur Hälfte verkürzt. Quetscht man ein Individuum, so

laufen Kontraktionswellen von vorn nach hinten und in umgekehrter Richtung über das Tier hinweg. *Hesionides* kann nicht schwimmen.

### I. Analyse

Für die Analyse des Bewegungsmodus wurden neben eingehender binokularer Beobachtung Einzelbilder von Blitzlicht- und Filmaufnahmen ausgewertet.

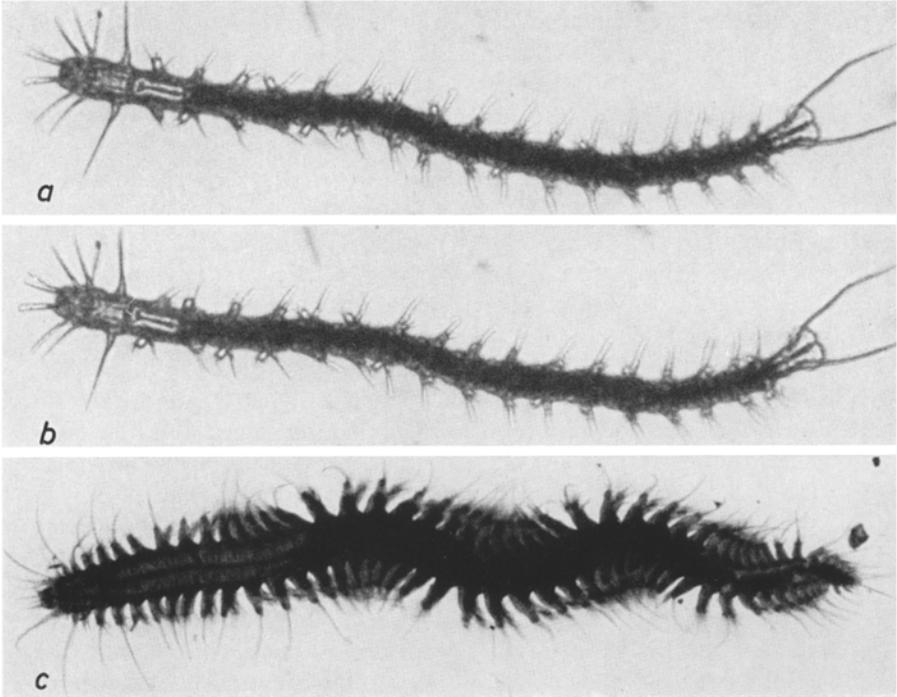


Abb. 68a—c. Laufbilder, Aufnahmen aus Filmmaterial. a, b *H. arenaria*.  
c *Ophiodromus flexuosus*. Langsam schwimmendes Tier

Die große Lichtempfindlichkeit und starke Beweglichkeit von *H. arenaria* stellten die Filmarbeit vor große Schwierigkeiten. So war eine filmische Bewegungsanalyse der *Hesionides* auf natürlichem Substrat nicht möglich; auch beim Kriechen auf ebenen Flächen wurde keine ausreichende Schärfentiefe für eine größere Zahl der Parapodien erzielt.

Die Tiere mußten deshalb zwischen Objektträger und Deckglas gefilmt werden. Der Lauf ist hierdurch etwas verlangsamt, da vor allem die Parapodien aus ihrer natürlichen Auf- und Abbewegung in ein Hin- und Herpendeln abgedrängt werden. Die Methode verändert nach unserer

Auffassung jedoch nicht die grundsätzliche Art der Bewegung. Dennoch müssen alle so gewonnenen Ergebnisse kritisch in Hinblick auf Koordination, Phasendifferenz, Geschwindigkeit u. a. betrachtet werden. Für einen Vergleich mit anderen Untersuchungen können daher auch nur qualitative Angaben herangezogen werden.

Zur Einzelbildanalyse wurden Aufnahmen ausgewählt, die einen möglichst geraden Lauf zeigen. Der Winkel, den das Parapodium zur Längsachse des Tieres einnimmt, ist hier am besten feststellbar.

Betrachten wir zunächst den Bewegungsablauf eines Parapodiums in der vorderen Region des Körpers. Das Notopodium nimmt nicht an der Bewegung teil. Es steht leicht caudal gerichtet nach außen ab und erfährt nur eine passive Veränderung seiner Lage bei Biegung des gesamten Körperstammes.

Die eigentlichen Bewegungsapparate von *H. arenaria* sind die latero-ventral befestigten, leicht nach unten abgeknickten *Neuropodien*. Ihre Lokomotion ist die mehr oder weniger diskontinuierliche Vor- und Rückwärtsbewegung eines „Beines“. Es wird zuerst nach vorn gestellt und auf das Substrat gedrückt. Dann folgt ein schneller kräftiger Rückschlag, der unter Streckung des Neuropodiums nach hinten fast parallel zum Körper abläuft (Stemmpphase; „power-stroke“). Bei der Vorstellung wird der Ventralast wohl weitgehend vom Boden abgehoben und schwingt in flachem Bogen nach vorn (Schwingphase). Das Aufsetzen auf das Substrat löst ein erneutes Abstemmen nach hinten aus.

Promotion und Remotion der verschiedenen Podien laufen koordiniert als Wellenbewegung über den Körperstamm der Tiere hinweg. Film- und Photoanalyse lassen dabei zwei Phänomene deutlich werden. 1. Die letzten 10—5 Parapodien führen oft nur noch eine geringe oder gar keine Bewegung aus. 2. Die Bewegungsfolge der Neuropodien ist nicht einem einzigen festen Koordinationsrhythmus unterworfen, d. h. die Phasendifferenz ist nicht konstant. Beide Beobachtungen stehen miteinander in Zusammenhang und sollen hier näher erörtert werden.

Eine unterschiedliche Phasendifferenz ist nicht nur auf verschiedenen Aufnahmen zu erkennen. Auch innerhalb eines momentanen Bewegungsablaufes sind verschieden weit voneinander entfernte Neuropodien miteinander synchronisiert.

Die meisten Analysen ergeben das Bild einer Vierer-Koordination, d. h. die Phasendifferenz zwischen zwei aufeinanderfolgenden Podien beträgt ungefähr 0,3; jeweils das 4. Parapodium nimmt die gleiche Stellung ein wie das 1., dann das 7., das 10. usw. Dabei zeigt sich eine ganz bestimmte Folge von Bewegungsstellungen. Zwei Stadien der Promotion steht immer ein Stadium der Remotion gegenüber (Abb. 69). Das bedeutet, die Stemmpphase der Organe geht ungefähr doppelt so schnell vor sich wie die Führung nach vorn.

Hin und wieder finden wir auch eine Phasendifferenz von ca. 0,5; jeweils die übernächsten Parapodien sind miteinander koordiniert. Vor- und Rückschlag erfolgen also in annähernd gleicher Geschwindigkeit. An einigen Aufnahmen wurden auch Phasendifferenzen von 0,25 oder 0,2 beobachtet.

Bei unterschiedlichen Synchronisationsverhältnissen auf einer Momentaufnahme liegen die großen Phasendifferenzen stets am Vorderende, die geringeren weiter hinten. So kann z. B. das 1. Neuropodium

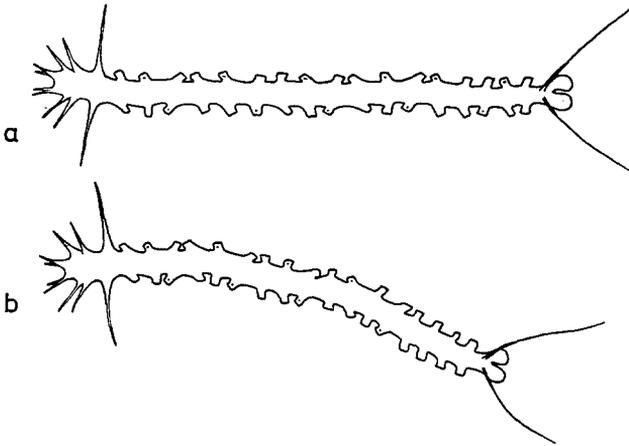


Abb. 69 a u. b. *H. arenaria*. Nachzeichnungen von Einzelaufnahmen aus Filmmaterial. Es wurden nur die Neuropodien gezeichnet. Die Punkte bezeichnen synchron stehende Neuropodien

einer Seite mit dem 3. synchron schlagen, dieses aber erst mit dem 6., das wieder mit dem 9. usw. Die Erregungswelle, die wahrscheinlich vom Vorderkörper aus das Vor- und Zurückschlagen der Beinstummel auslöst, wird auf dem Weg nach hinten verzögert; die Frequenz der Podienbewegung nimmt von vorn nach hinten ab. Die Geschwindigkeit des aktiven Rückschlags der erregten Podien wird jedoch nicht beeinträchtigt, so daß die Neuropodien der hinteren Körperhälfte ebenso wirksam sind wie jene des Vorderendes.

Vergleichen wir die Phasendifferenzen zu den gegenüberliegenden Neuropodien der anderen Körperseite. Auch hier existiert ein koordiniertes Zusammenwirken von Vor- und Rückwärtsbewegungen. Eine Phasendifferenz von etwa 0,5 auf der einen Seite ist auch auf der anderen verwirklicht; eine Verringerung der Differenz wird auf beiden Seiten gleichmäßig durchgeführt. Es kommt so zu einer mehr oder weniger alternierenden Bewegung der Podien eines Segmentes (Abb. 68, 69).

Bei einer Phasendifferenz von etwa 0,5 erhalten wir mithin das typische Bild eines Kreuzganges. Während auf der einen Seite die beiden Äste zweier benachbarter Segmente am weitesten voneinander entfernt sind, haben die ihnen zugehörigen Parapodien der anderen Seite die kürzeste zueinander mögliche Entfernung eingenommen. Bei einer Vierer-Koordination ergibt sich eine Modifikation dieser Anordnung.

## II. Diskussion

Innerhalb der Polychaeten sind sehr unterschiedliche Bewegungsweisen verwirklicht (BOHN, 1906; EISIG, 1906; STOLTE, 1932; CLARK, 1964 u. a.). Wir wollen uns jedoch nur auf einen Vergleich mit typisch erranten Vertretern beschränken, wie sie in Bearbeitungen an *Nephtys* und besonders *Nereis* vorliegen (FOXON, 1936; GRAY, 1939, CLARK, 1960).

Die auffälligsten Unterschiede zwischen dem Lauf von *Hesionides arenaria* und der Bewegung eines großen benthontischen Polychaeten, zu denen auch Vertreter der Familie *Hesionidae* wie *Ophiodromus* (Abb. 68c) gehören, ergeben sich aus dem Nichtgebrauch oder Gebrauch der Körperstamm-Muskulatur.

Bei einem kriechenden Polychaeten dieses Typs wird neben der Bewegung der Parapodien auch die Längsmuskulatur auf beiden Seiten alternierend kontrahiert. Diese Kontraktionen laufen als Wellenbewegungen von hinten nach vorn über den Körper und versetzen ihn in kontinuierliche sinusförmige Schwingungen (s. auch Abb. 68c). Undulation und Parapodienschläge bewirken zusammen die normale gleitende Fortbewegung. Bei schnellen Schwingungen geht sie in Schwimmen über.

Bei *Nephtys* wurde niemals eine getrennte Bewegung von Körperstamm und Parapodien beobachtet. *Nereis* kann sich jedoch auch nur seiner Parapodien bedienen; es resultiert daraus eine wesentlich langsamere Kriechweise. Die sich rhythmisch verkürzende Längsmuskulatur ist also der eigentliche Motor für die schnelle Fortbewegung dieser Tiere.

Bei *Hesionides* sind demgegenüber die Parapodien der alleinige Bewegungsapparat; das Tier kann die Körperstamm-Muskulatur nicht rhythmisch kontrahieren. Bei schnellem Lauf entsteht allerdings meist passiv eine Undulation.

Vergleichen wir die *Struktur des Bewegungsapparates* bei den „undulierenden“ und den „laufenden“ Polychaeten, so ergeben sich für *H. arenaria* zahlreiche Baueigentümlichkeiten, die wir in direkte Beziehung zur laufenden Bewegung stellen.

1. Die Parapodien von *Nereis* sind breite Aussackungen dicht nebeneinanderliegender Segmente (s. auch Abb. 68c); sie sind lateral auf

breiter Basis am Körperstamm angebracht. Noto- und Neuropodium sind eng miteinander verbunden und bilden breitflächige Platten.

Bei *Hesionides* stehen die Parapodien dagegen relativ weit auseinander — sie weisen eine große Hüftdistanz auf (Abb. I, 58). Dorsaler und ventraler Ast sind weitgehend getrennt. Das Notopodium steht starr vom Körper ab und nimmt nicht an der Bewegung teil. Das Neuropodium hat nur eine geringe Fläche; es ist darüber hinaus nicht als breite Aussackung auf der Körperseite befestigt, sondern etwas horizontal verkantet und nach unten abgewinkelt dem latero-ventralen Teil des Körpers angesetzt.

2. Bei *Nereis* wird mit dem Rückschlag des Podiums ein breites Borstenbündel nach außen gespreizt und so die wirksame Fläche wesentlich vergrößert. Die Borsten berühren das Substrat nur wenig.

Die heterogomphen, zusammengesetzten *Hesionides*-Borsten können nicht gespreizt werden; sie sind fest im Innern des Borstensackes verankert und dienen als elastisches Widerlager für das Podium bei der Stemmphase. Ihre distalen Enden können beim Aufsetzen auf dem Substrat federnd abknicken.

Der ventrale Ast von *H. arenaria* ist daher kein Ruderorgan; Lage und Struktur weisen ihm die Funktion eines „Beines“ zu.

3. Weitere strukturelle Unterschiede liegen in der verschiedenartigen Ausbildung der Muskulatur. Bei *H. arenaria* werden die bei *Nereis* und *Nephtys* mächtigen Bündel dorsaler und ventraler Längsmuskulatur zu relativ dünnen Fasersträngen reduziert. Demgegenüber erscheint die spezielle Neuropodialmuskulatur weitaus kompakter. Der dorsale und der ventrale Ast werden beiderseits von einem starken, sich aufgliedernden Muskelgeflecht umfaßt. Das bedeutet aber eine Funktionsverlagerung der Bewegung von der Längsmuskulatur des Stammes auf die Parapodien. Mit dieser Umkonstruktion entfällt weitgehend die Schlängelbewegung; eine Undulation kann nur noch passiv bei größerer Geschwindigkeit entstehen.

Nach CLARK sind Parapodienmuskeln, die nicht mehr genau segmental angeordnet sind, in mechanischer Hinsicht vorteilhafter für die Bewegung der Parapodien. Dieses Prinzip ist bei *H. arenaria* ebenfalls verwirklicht (Abb. 7); Pro- und Retraktor sind zum Teil in den benachbarten Segmenten verankert und ermöglichen so eine sehr kraftvolle Vor- und Rückwärtsbewegung des Neuropodiums.

Für die Laufbewegung von *H. arenaria* gibt es unseres Wissens wenige Vergleichsmöglichkeiten innerhalb der Polychaeten. Die Syllide *Placosyllis brevipes* Hartmann-Schröder, ein mesopsammaler Grobsandbewohner, bewegt sich sehr langsam ohne rhythmische Kontraktion der Längsmuskulatur nur durch Aktion der Neuropodien fort. Eine

ähnliche Bewegungsweise zeigen auch einige andere Arten wie z. B. *Ophryotrocha*.

*Hesionides* zeichnet sich gegenüber diesen Formen vor allem durch einen raschen Schlag der Neuropodien aus, die ihr zusammen mit großer Kontraktilität des Körperstammes eine sehr schnelle Beweglichkeit vermitteln.

Unter den anderen Vertretern der *Hesionidae* finden wir nur noch bei *H. maxima* eine wohl im Prinzip ähnliche, aber langsamere Fortbewegung. Die *Microphthalmus*-Arten sind langsam kriechende Organismen, die ihren Körper rhythmisch kontrahieren und sich so durch das Substrat hindurchschieben.

Die großen Formen der Familie können sich durch schnelle Undulation ihres Körpers vom Boden erheben und kurze Strecken durchschwimmen (Abb. 68c).

Vergleichen wir jedoch die Bewegung eines *Hesionides* mit anderen vielgliedrigen Articulaten, so finden wir bei *Peripatus* und den Geophilomorpha zahlreiche überraschende Übereinstimmungen (MANTON, 1950—1952).

Innerhalb der Articulaten hat sich somit schon auf der Stufe der Polychaeten in Anpassung an das Lückensystem eines marinen Sandbodens eine laufende Fortbewegung entwickelt, die ihre hauptsächliche Ausprägung erst bei den vom Wasser weitgehend unabhängigen, stammesgeschichtlich höher stehenden Onychophoren und Chilopoden erfährt.

### G. Lebensformanalyse

*Hesionides arenaria*, *H. gohari*, *Microphthalmus listensis* sind typische Sandlückenbewohner. *M. aberrans* und *sczelkowi* stehen ihnen als Bewohner sandig-schlickiger Biotope ökologisch sehr nahe.

Die monographische Bearbeitung der beiden Gattungen hat eine Fülle spezifischer Strukturen und Verhaltensweisen erbracht, die in direkter Beziehung zum Lebensraum des Mesopsammals stehen. Eine vergleichende Analyse dieser Lebensformcharaktere als Adaptationen an die abiotischen Faktoren des interstitiellen Milieus (REMANE, 1952; SWEDMARK, 1955, 1958, 1964; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960; Ax, 1963) führt zu generalisierenden Aussagen über den Lebensformtyp mesopsammaler Polychaeten der Familie *Hesionidae*.

Aus der *Körpergestalt* zeichnen sich folgende Lebensformcharaktere ab:

1. Der schlanke Habitus von *H. arenaria*, *H. gohari*, *M. listensis*.
2. Die Cephalisation des Vorderendes in der Gattung *Hesionides* durch Verschmelzung von Segmenten und die Reduktion der Körperanhänge in Zahl und Größe.

*M. listensis* zeigt allerdings eine gegenläufige Tendenz zu einer extremen Verlängerung von Tentakeln und Cirren zu langen fadenförmigen Anhängen, deren Anpassungswert vorerst nicht zu erklären ist. Die Syllide *Dioplosyllis cirrosa* Gidholm ist ein Parallelbeispiel aus der französischen Fauna mariner Schillböden.

3. Der Umbau des ventralen Parapodienastes von *Hesionides* zu einem beinartigen Lauforgan.

4. Die Ausbildung der Anallamellen zu Haftapparaturen.

5. Die Reduktion der Lichtsinnesorgane bei *H. arenaria*. Sie steht in Zusammenhang mit der Besiedlung des interstitiellen Lebensraumes und wird als degenerative Evolution (KOSWIG, 1960) gedeutet.

Zahlreiche *anatomische* Lebensformmerkmale liefern die zweite Gruppe spezifischer Adaptationen:

1. Die Umwandlung der Epidermis von *H. arenaria* in ein chordoides Polstergewebe.

2. Die Entwicklung eines clitellaren Drüsenepithels in der Gattung *Microphthalmus*.

3. Die Differenzierung des Pharynx zu einem Saugorgan mit starker Entwicklung der radiären Muskulatur.

4. Die Ausbildung langer fädiger Spermien; sie steht in Beziehung zu einer direkten Spermaübertragung.

5. Der Bau der Geschlechtsorgane als komplizierte Kopulationsapparaturen bei den verschiedenen Arten und das receptaculäre Speicherewebe von *M. sczelkowi*.

6. Die Reduktion der Eizahl und die Ausbildung großer dotterreicher Eier bei *H. arenaria*, *M. sczelkowi* und *M. listensis*.

In der *Ernährungsbiologie* sind *Hesionides* und *Microphthalmus* auf die Aufnahme von Mikroorganismen und Detritus durch Pumpsaugen spezialisiert. Dieser Modus hat sich innerhalb der Familie mit der Umkonstruktion des Pharynx zu einem Saugorgan herausgebildet.

Die *Fortpflanzungsbiologie* zeigt in zwei Punkten besonderes eindrucksvolle Adaptationen an das Sandlückensystem:

1. Der Übergang von äußerer Befruchtung zur direkten Spermaübertragung innerhalb der Familie Hesionidae. Sie wird entweder durch Spermatophoren (*H. arenaria*, *M. aberrans*) oder durch direkte Kopulation (*M. sczelkowi*) vollzogen.

2. Die Unterdrückung frei schwimmender Larven und der Übergang zur direkten Entwicklung bei *M. sczelkowi*, wahrscheinlich auch bei *M. listensis* und *H. arenaria*. *M. aberrans* hat eine indirekte Entwicklung durch Trochophora-Larven beibehalten.

Schließlich sind auch im *ökologischen* Verhalten hochgradige Anpassungen an das bewegte interstitielle Sandgefüge zu verzeichnen. Hierzu gehören der rasche, chilopodenartige Lauf von *H. arenaria* und

die besonderen Schutzmechanismen der Einrollung (*M. listensis*) und der Festheftung durch die Anallappen.

## H. Systematik

### I. Gattung *Hesionides*

*Hesionides arenaria* Friedrich.

*Hesionides gohari* Hartmann-Schröder.

*Hesionides maxima* nov. spec.

Die Gattung wurde 1937 von FRIEDRICH mit *Hesionides arenaria* begründet. Von 1954 an liegen zahlreiche Fundortsangaben für diese Art von den verschiedensten Küsten der Erde vor. Obwohl bisher sicher nur ein sehr geringer Teil der natürlichen Fundorte bekannt ist, können wir auf eine kosmopolitische Verbreitung schließen.

*Hesionides gohari* Hartmann-Schröder (1960) ist aus dem Roten Meer beschrieben und wurde später auch im Mittelmeer entdeckt.

*Hesionides maxima* nov. spec. stammt aus dem Eulitoral der Nordseeinsel Sylt.

Alle drei Species sind durch weitreichende Übereinstimmungen der Körpergestalt ausgezeichnet. Die auffälligsten Unterschiede bestehen in der Größe der adulten Tiere.

### II. Gattung *Microphthalmus*

MECZNIKOW (1865) begründete die Gattung mit der Art *Microphthalmus szelkowi*. Für den Gattungsnamen zog er die Ausbildung von zwei kleinen Augenflecken auf dem Prostomium heran, ein Merkmal, das sich auch bei allen später bekannt gewordenen Arten feststellen ließ.

Zehn Species und Varietäten wurden in der Folgezeit beschrieben; zwei neue Artdiagnosen stehen in dieser Arbeit.

*Microphthalmus szelkowi* Mecznikow.

*Microphthalmus fragilis* Bobretzky.

*Microphthalmus similis* Bobretzky.

*Microphthalmus aberrans* (Webster u. Benedict).

*Microphthalmus urofimbriatus* Alikunhi.

*Microphthalmus aciculata* Hartmann-Schröder.

*Microphthalmus monolicornis* Hartmann-Schröder.

*Microphthalmus ancistrostyliformis* Hartmann-Schröder.

*Microphthalmus southerni* nov. spec.

*Microphthalmus listensis* nov. spec.

*M. szelkowi* var. *cantabrica* Rioja, *M. szelkowi* var. *murmanica* Zachs sowie die als Synonym für *M. szelkowi* bezeichnete *Podarke caeca* konnten nicht mit Bestimmtheit identifiziert werden.

Trotz einer neueren Übersicht von LA GRECA (1950) ist die kritische Nachprüfung des bisher beschriebenen Materials erforderlich. Die geringe Größe und teilweise nur minimale Unterschiede in der äußeren Organisation haben die Bestimmung erschwert. Charakteristische Merkmale, wie sie die Borsten des Dorsalastes darstellen, sind an fixierten Tieren oft nur schwer zu erkennen und wurden bei der Beschreibung nicht immer berücksichtigt. Ebenso hat man der Länge der Körperanhänge und der Gesamtgröße der Tiere zu geringe Bedeutung beigemessen. Schon die Beschreibung und die Zeichnungen von MECZNIKOW (p. 334—335, plat. XXIV, Fig. 10—12) sind zum Teil falsch oder so allgemein gehalten, daß sie zu einer Reihe von Verwechslungen Anlaß gaben.

Mit der Wiederentdeckung des Gattungstypus am locus typicus bei Helgoland wurde eine Neubeschreibung der Art möglich. Die Bearbeitung von drei weiteren Arten der Nordsee erlaubte gleichzeitig eine Revision einzelner anderer Artbeschreibungen und Fundortsanzeigen. Hierbei konnte fixiertes Material von der Ostküste der USA, vom Schwarzen Meer und vom Mittelmeer zum Vergleich herangezogen werden<sup>9</sup>.

Bei den Arten vom Schwarzen Meer handelt es sich um die von BOBRETZKY (1870) in der Bucht von Sebastopol gefundenen *M. similis* und *M. fragilis*, die mit 50—60, bzw. 60—80 Segmenten zu den größten Vertretern der Gattung gehören. Sie wurden neuerdings von LA GRECA (1950) an Material aus dem Golf von Neapel eingehend bearbeitet.

Es existieren jedoch mehrere Unterschiede zwischen den Populationen vom Schwarzen Meer und denen von Neapel. Auch COGNETTI (1962) identifiziert zwei Arten von der Küste von Livorno als *M. fragilis* und *M. similis*, obwohl er an seinem Material Differenzen zu LA GRECA'S Beschreibung feststellen konnte.

Möglicherweise handelt es sich bei den Formen aller drei Autoren um verschiedene, zum Teil noch nicht systematisch erfaßte Arten. Mit Sicherheit gilt dies wohl für „*M. similis*“, die BANSE (1959; p. 298, Fig. 2) (s. auch BANSE in RIEDL, 1963) von der Adria bei Rovinj beschrieben hat. Sie unterscheidet sich von den Schwarzmeer- und Mittelmeerformen (LA GRECA) nicht nur durch die kurzen Dorsalcirren und die ganzrandige Anallamelle, sondern vor allem durch die ganz andersartige Borstenbewaffnung des Notopodiums.

Die von FIZE (1964) für den Golfe d'Aigues Mortes (Mittelmeer) angegebene *M. similis* weicht ebenfalls von der Beschreibung durch LA GRECA ab, zeigt aber große Übereinstimmungen mit „*M. similis*“ von BANSE.

<sup>9</sup> Für die freundliche Überlassung von Vergleichsmaterial danke ich Frau Dr. MARIAN H. PETTIBONE, Washington D.C., Frau Dr. A. FIZE, Montpellier und Herrn Dr. T. MARINOV, Varna.

WEBSTER u. BENEDICT beschreiben 1885 von der Ostküste der USA (Eastport, Maine und Provincetown, Mass.) eine *Podarke aberrans*, die von SOUTHERN (1914) mit Recht in die Gattung *Microphthalmus* gestellt wurde.

SOUTHERN, der die Typenexemplare nachuntersucht hatte, fand überraschenderweise ganz andere morphologische Kennzeichen. WEBSTER u. BENEDICT beschrieben die Borsten des Notopodiums als „kurz, kräftig, einfach und zu sechst bis acht in einem Bündel stehend“. SOUTHERN dagegen konnte diese Borsten nicht wiederfinden. Er beschreibt vielmehr drei spezifische notopodiale Borsten: „Eine schlanke abgerundete Acicula, eine kräftige gebogene glatte Borste, die in einer feinen Spitze endet und eine ähnlich gebogene Borste, deren Endabschnitt mit feinen Zähnen besetzt ist.“

Damit liegt der Verdacht nahe, daß WEBSTER u. BENEDICT und SOUTHERN zwei völlig verschiedene Tiere untersucht haben. Diese Vermutung wird bei der Durchsicht der Originalbeschreibung der *Podarke aberrans* bestärkt. Die Angaben von WEBSTER u. BENEDICT enthalten Merkmale von Tieren zweierlei Größe, die für verschieden alte Tiere dieser einen Art gehalten wurden. Für die Artbeschreibung haben sie hauptsächlich Merkmale der größeren Exemplare (Länge 9 mm, Breite 1 mm) herangezogen. Dazu gehören das Fehlen von Augen, der Besitz von Dorsalcirren, die fast die Länge der Tentakelcirren erreichen und das schon beschriebene Borstenbündel im Dorsalast. Die Anallappen sind fast doppelt so breit wie das Pygidium; der freie Rand soll mit einer Reihe von Papillen besetzt sein.

Nach WEBSTER u. BENEDICT sind die meisten Exemplare ihres Materials „half-grown“ (3—8 mm lang, 0,2—0,6 mm breit). Die Unterschiede zu den großen Exemplaren führen sie offensichtlich auf den vermuteten juvenilen Zustand zurück. So besitzen die Tiere zwei rote Augen; die Cirren sind kürzer und die Anallamelle hat einen einfachen Rand, sie ist nicht breiter als das letzte Segment. Über die Borsten der kleineren Tiere werden keine abweichenden Angaben gemacht. Wir müssen aber annehmen, daß sie eine andere und zwar die von SOUTHERN gefundene Borstenbewaffnung aufweisen.

Mit großer Wahrscheinlichkeit bilden daher die von WEBSTER u. BENEDICT als juvenil interpretierten Individuen eine eigene Art. Hierfür sprechen besonders die Angaben über Augen und Analplatte. Nach unseren Erfahrungen an *M. aberrans*, *sczelkowi* und *listensis* zeigen Ausbildung und Form dieser Organe im Lebensablauf der Tiere keine wesentlichen Veränderungen.

Eine Art aus dem Eulitoral von Sylt hat in der dorsalen Borstenbewaffnung große Ähnlichkeit mit *M. aberrans* in der Kennzeichnung von SOUTHERN. Dieses Tier besitzt ferner rote Augen, sein Anallappen

ist relativ schmal und hat einen glatten Randsaum. Die Größe stimmt mit derjenigen der „half-grown“ Tiere von WEBSTER u. BENEDICT überein. Wir identifizieren daher unser Material mit *Microphthalmus aberrans sensu* Southern. ELIASON (1920) nahm diese Einteilung für Funde aus dem Öresund vor; THORSON (1946) erwähnt die Art für dieselbe Region.

Damit wird der Artnahme „*aberrans*“ auf die „half-grown“ Tiere in der Beschreibung von WEBSTER u. BENEDICT begrenzt. Eine Überprüfung der großen Exemplare am Originalfundort ist notwendig.

Die von RASMUSSEN (1956) als *M. szcelkowi* bestimmten Exemplare aus dem Isefjord (Dänemark) gehören auf Grund der sehr guten Habituszeichnung und der Wiedergabe eines Geleges (s. S. 106) eindeutig zu *M. aberrans*.

Die Bearbeitung der Polychaeten von Clare-Insel (Irland) durch SOUTHERN enthält eine weitere *Microphthalmus*-Art, die *M. szcelkowi* zugeordnet wurde. Die Neubeschreibung dieser Form vom locus typicus hat jedoch weitreichende Unterschiede zwischen dem Helgoländer Material und den Irischen Exemplaren ergeben. Wir errichten für die letzteren eine neue Art *Microphthalmus southerni* nov. spec. und folgen damit einem Vorschlag von ELIASON (1920).

FAUVEL (1923), FRIEDRICH (1937) und USHAKOW (1955) haben die Zeichnungen von SOUTHERN für *M. szcelkowi* in ihre Bestimmungswerke übernommen. Sie sind zur Charakterisierung der Art jedoch nicht zu verwenden, da sie der neuen *M. southerni* zugehören.

RIOJA (1925) errichtete die Varietät *M. szcelkowi* var. *cantabrica* von der spanischen Nordküste bei San Vicente de la Barquera. AUGENER (1940) identifizierte diese Form für die Ostsee. RIOJAs Erklärung besteht aber nur aus wenigen Sätzen ohne Angaben über Habitus und Größe. Die Varietät soll sich von *M. szcelkowi* nur durch das Fehlen der Kammborste („*las cerdas multifidas*“) im dorsalen Ast oder durch eine kapillare Borste, die an ihre Stelle getreten ist, unterscheiden.

Ebenso unsicher erscheint die von ZACHS (USHAKOW, 1939) aufgestellte *M. szcelkowi* var. *murmanica*, bei der Acicula und Kammborste fehlen und nur eine ahleähnliche Borste im Dorsalast vorhanden ist.

Aus der indischen Fauna wird 1948 *M. urofimbriatus* Alikunhi gemeldet. Später führt HARTMANN-SCHRÖDER (1960) für das Rote Meer eine *Microphthalmus* c. f. *urofimbriata* auf. Die Bestimmung wurde jedoch nur auf Grund des Papillenkranzes am Anallappen durchgeführt, ein Merkmal, das *M. fragilis* und *M. similis* auch besitzen.

Für Peru und Chile hat HARTMANN-SCHRÖDER 1962 drei neue Arten *M. aciculata*, *M. monolicornis* und *M. ancistrosylliiformis* veröffentlicht.

Schließlich erwähnt PETTIBONE (1963) *M. szcelkowi* und *M. aberrans* für die Ostküste der USA. Die Nachprüfung der mir zugesandten

Exemplare hat jedoch gezeigt, daß diese nicht mit den Formen der Nordsee identisch sind. PETTIBONE gibt außerdem *Podarke caeca* (WEBSTER u. BENEDICT, 1881) als Synonym für *M. sczelkowi* an. Schon die Gestaltung der Borsten in der Darstellung durch WEBSTER u. BENEDICT zeigt aber, daß die Gleichsetzung ungerechtfertigt ist.

*Podarke caeca* und die beiden anderen von PETTIBONE gefundenen *Microphthalmus*-Arten sind möglicherweise neue, noch nicht erfaßte Formen.

*Microphthalmus listensis* nov. spec. wurde bei Sylt und Helgoland gefunden.

### III. Bestimmungsschlüssel für die Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus*

Drei Tentakelcirren an jeder Seite; 11 Anhänge des Vorderendes;  
Anallamelle zweilappig . . . . . *Hesionides* Friedrich  
3 Paar Tentakelcirren an jeder Seite; 17 Anhänge des Vorderendes;  
Anallamellen einlappig; 2 kleine Augen *Microphthalmus* Mecznikow

#### Hesionides

1. Körper regelmäßig mit je 2 roten Flecken auf den Segmenten; erwachsene Tiere breiter als 0,2 mm . . . . . *H. maxima* nov. spec.
- 1 ×. Körperbreite ungefähr 0,1 mm . . . . . 2
2. Anallamellen breit fächerförmig, am Pygidium getrennt inserierend . . . . . *H. arenaria* Friedrich
- 2 ×. Anallamellen erst im distalen Teil in zwei rundliche Lappen getrennt . . . . . *H. gohari* Hartmann-Schröder

#### Microphthalmus

Die unsicheren Varietäten *M. sczelkowi* var. *murmanica* und *M. sczelkowi* var. *cantabrica* bleiben unberücksichtigt. *M. fragilis* und *M. similis* sind nach den Angaben von LA GRECA (1950) aufgeführt.

1. Dorsalast mit mehr als 4 Borsten . . . . . 7
- 1 ×. Dorsalast mit weniger als 4 Borsten . . . . . 2
2. Dorsalcirrus viel länger als Ventralast . . . . . 6
- 2 ×. Dorsalcirrus kürzer, ebenso lang oder nur wenig länger als Ventralast . . . . . 3
3. Zwei verschiedene Borstentypen im Dorsalast . . . . . 4
- 3 ×. Drei verschiedene Borstentypen im Dorsalast: Kleine Acicula; leicht gebogene, ahleähnliche spitze Borste und schlanke, fein gezähnte Kammborste; Schwanzlappen einfach rundlich, oft mit Kerbe; nicht über 40 Parapodiensegmente . . . . .  
. . . . . *M. aberrans* (Webster u. Benedict)
4. Dorsalast mit Kammborste . . . . . 5

- 4×. Dorsalast ohne Kammborste, nur Acicula mit knopfartiger Spitze und 1 oder 2 feine Nadeln . . . . *M. aciculata* Hartmann-Schröder
5. Kammborste im Dorsalast mit 5 langen, kräftigen parallel zum Borstenschaft stehenden Zähnen; Ventralborsten an der Spitze mit 3 Zähnen; einfacher, runder breiter Anallappen . . . . .  
 . . . . . *M. southerni* nov. spec.
- 5×. Kammborste einfach, gebogen, distal sehr fein gezähnt; vom 2. Borstensegment an ein einfacher, schwach S-förmiger Haken . . . . .  
 . . . . . *M. ancistrostyliformis* Hartmann-Schröder
- 5××. Kammborste mit mehr als 10 kleinen, schräg nach außen gerichteten Zähnchen; Ventralborsten an der Spitze bifid; einfacher runder Anallappen, oft mit Kerbe; nicht über 30 Parapodiensegmente . . . . .  
 . . . . . *M. szcelkowi* Meczniow
6. Dorsalast mit 2 Borstentypen: Kleine Acicula mit knopfförmiger Spitze und fein gezähnte Kammborste; Ventralast mit Aciceln, einfachen und zusammengesetzten Borsten, diese bifid; Schwanzlappen mit Papillenkranz; nicht über 65 Segmente *M. similis* Bobretzky
- 6×. Dorsalast mit 3 Borstentypen: Kleine Acicula mit knopfförmiger Spitze; einfache, fein gebogene spitze Borste und fein gezähnte Kammborste; Ventralast mit Aciceln und zusammengesetzten Borsten, diese einzähmig; einfacher rundlicher Anallappen, breit-spatelförmig; nicht mehr als 28 Parapodiensegmente . . . . .  
 . . . . . *M. listensis* nov. spec.
7. Dorsalast mit ungefähr 5 dünnen einfachen Borsten; Dorsalcirren viel länger als Ventralast; Schwanzlappen einfach, breit . . . . .  
 . . . . . *M. monolicornis* Hartmann-Schröder
- 7×. Dorsalast mit mehr als 10 dorsalen Borsten; Schwanzlappen mit Papillenkranz . . . . . 8
8. Im Dorsalast 12—14 einfache, spitze Borsten, eine Acicula mit knopfförmiger Spitze und eine sehr schlanke, spitze, gebogene Kammborste mit feiner Zähnung; ventrales Borstenbündel mit Aciceln und 3 verschiedenen anderen Borstentypen; zusammengesetzte Borsten fein gezähnt, bifid; bis zu 90 Segmente . . . . *M. fragilis* Bobretzky
- 8×. Im Dorsalast 12—18 einfache spitze Borsten; 1 Acicula und eine kräftige fein gezähnte Kammborste; ventrales Borstenbündel mit Aciceln und 5 verschiedenen anderen Borstentypen; zusammengesetzte Borsten nicht fein gezähnt, bifid . . . . .  
 . . . . . *M. urofimbriatus* Alikunhi

IV. Beschreibungen der untersuchten Arten

1. *Hesionides arenaria* Friedrich

FRIEDRICH 1937, p. 343—345, Figs. 1—4.

FRIEDRICH, 1937; p. 63, 99, 101, 185, 187, Fig. 59 e—h.

- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, GERLACH u. SIEWING, 1954; p. 378, 380, 384, 385, 386, 391, 392, 400.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1954 (*H. spec.*); p. 427, 445.
- VALKANOV, 1954; p. 55—56, Fig. 2.
- GERLACH, 1955; p. 61, 63.
- MARINOV, 1955.
- SWEDMARK, 1955 (*H. spec.*); p. 203.
- SIEWING, 1956; p. 413, 422—425.
- HARTMANN-SCHRÖDER, 1958; p. 233.
- HARTMANN-SCHRÖDER, 1959; p. 73, 88, 101.
- HARTMANN-SCHRÖDER, 1960; p. 74.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960; p. 173, 425, 558, 559, 561, 565, 560, 567, 572, 573, 581.
- RENAUD-DEBYSER, 1962; p. 36, 40, 78, 81, 87, 96, 97, 127.
- LAUBIER u. PARIS, 1962; p. 18.
- MARINOV, 1963; p. 63, 65, 67.
- RENAUD-DEBYSER u. SALVAT, 1963; p. 488, 491.
- FIZE, 1963; p. 702, 703, 706, 720.
- REMANE u. SCHULZ, 1964; p. 11, 12.
- HARTMANN-SCHRÖDER, 1964; p. 68, 71.
- LAUBIER, 1965; p. 813—815.
- WESTHEIDE u. AX, 1965; p. 196—203, Figs. 1—13.
- WESTHEIDE, 1966; p. 204—206.
- WESTHEIDE, 1967.

Aus der Darstellung im ersten Kapitel der Arbeit seien die charakteristischen Artmerkmale hier zusammengefaßt. Körpergröße ca. 2 mm, Vorderende mit vier paarigen, nach vorn stehenden Anhängen, einem unpaaren Tentakel und drei Paar Tentakelcirren. Keine Augen oder Nuchalorgane. Körperstamm homonom gegliedert. Parapodien gleichartig; reduziertes, nur aus einem Dorsalast bestehendes Notopodium mit zwei Sägeborsten und einer Acicula; Neuropodium herzförmig mit Cirrus und fünf heterogomphen, zusammengesetzten Sichelborsten und zwei Aciculae. Pygidium mit zwei langen Uriten und zwei fächerförmigen Haftlappen (Abb. 1—5).

#### *Fundorte*

Nordsee. Deutsche Bucht, Prallstrand auf Amrum und Sylt (FRIEDRICH, 1937 und eigene Funde).

Mittelmeer. Frankreich: Prallstrand bei Le Racou, St. Cyprien-Plage, Canet-Plage (Côte Catalane); Sète (Golfe d'Aigues Mortes); Cannes (Riviera); Amphioxus-Sand bei Argelès-Plage (Côte Catalane); Korsika; — (DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1954, 1960; REMANE u. AX

in SIEWING, 1956; LAUBIER u. PARIS, 1962; FIZE, 1963; LAUBIER, 1965 und eigene Funde).

Italien. San Rossore, Tyrrhenisches Meer (GERLACH, 1955).

Atlantik. Frankreich: Prallstrand und Grundwasser, Bassin d'Arcachon, Golfe de Gascogne — (DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, GERLACH u. SIEWING, 1954, 1960; SIEWING, 1956; RENAUD-DEBYSER, 1962; RENAUD-DEBYSER u. SALVAT, 1963).

Bahamas. Grundwasser Bimini-Inseln — (HARTMANN-SCHRÖDER, 1958; RENAUD-DEBYSER, 1962).

[Von SWEDMARK (1955) wird *H. spec.* für die Küste bei Roscoff angegeben.]

Schwarzes Meer. Bulgarien: Otoplanen-Zone bei Stalin u. a. — (VALKANOV, 1954; MARINOV, 1955, 1963).

Rotes Meer. Korallensand auf der Mangrove-Insel Abomingar bei Ghardaqua — (HARTMANN-SCHRÖDER, 1960; REMANE u. SCHULZ, 1964).

Pazifik. El Salvador: Prallstrand der Estero-Mündung bei Playa las Hoyas und El Zapota, — (HARTMANN-SCHRÖDER, 1959). *Hesionides*-Exemplare von San Juan Island (USA, Wash.), gesammelt 1965 von Prof. AX, gehören möglicherweise ebenfalls dieser Art an.

## 2. *Hesionides gohari* Hartmann-Schröder

HARTMANN-SCHRÖDER, 1960; p. 74—75, plat. 2—3, Figs. 12—15.

FIZE, 1963 (*H. spec.*); p. 697, 706, 708, 718, 720, 770, Fig. 12c.

REMANE u. SCHULZ, 1964; p. 11, 12.

Holotyp ist ein Exemplar mit 12 Parapodiensegmenten aus dem Roten Meer, 0,75 mm lang und 0,1 mm breit.

Zur Abgrenzung von *H. arenaria* zieht HARTMANN-SCHRÖDER folgende Differentialmerkmale heran: „Antennen“ und „Palpen“ inserieren am Vorderende des Prostomiums, alle Kopfanhänge sind dünner und zarter. Die mediane „Antenne“ steht auf dem Scheitel und nicht auf dem Hinterand des Prostomiums. Das Pygidium ist annähernd quadratisch und besitzt an seinem caudalen Ende zwei runde, lappenförmige Anhänge.

FIZE 1963 macht auf die große Ähnlichkeit zwischen *H. gohari* und einer im Mittelmeer gefundenen Form aufmerksam, die vor dem Prallstrand am Golfe d'Aigues Mortes vorkommt. Im Oktober 1964 konnte ich einige geschlechtsreife Individuen dieser Form aus sublitoralen Feinsanden dieses Gebietes isolieren.

Die äußere Organisation stimmt weitgehend mit der Beschreibung von HARTMANN-SCHRÖDER überein. Zwei charakteristische Merkmale unterscheiden die Art deutlich von *H. arenaria*:

1. Die geringere Größe; Gesamtlänge und Länge der Anhänge sind ungefähr ein Drittel kleiner (Tabelle 11), 2. die Form der Anallappen (Abb. 5d) — diese sind rundlich, wesentlich kleiner und besitzen eine

gemeinsame rechteckige Basis, mit der sie am Pygidium inserieren. Alle übrigen Abweichungen — Färbung, Ausbildung und Insertion der Anhänge — sind zu gering, um bei der Bestimmung von Nutzen zu sein. Form und Zahl der Borsten weisen keine Unterschiede auf.

#### *Fundorte*

Rotes Meer. Sublitoraler Feinsand bei Ghardaqua, Korallensand aus 1,5—2,5 m Tiefe auf der Mangrove-Insel Abomingar (HARTMANN-SCHRÖDER, 1960; REMANE u. SCHULZ, 1964).

Mittelmeer. Frankreich: Im Sublitoral bei Sète und Petit Travers, im Amphioxus-Sand bei Sète, Sublitoral bei Grau-de-Roi, Golfe d'Aigues Mortes — (FIZE, 1963 und eigene Funde).

### 3. *Hesionides maxima* nov. spec.

WESTHEIDE, 1966; p. 204, 206—208.

Holotypus ist ein 3 mm langes Tier mit 16 Borstensegmenten; die Körperbreite beträgt 200  $\mu\text{m}$ , mit Parapodien ca. 450  $\mu\text{m}$ .

Weitere Längenangaben für einige Exemplare:

Parap. Segm.	Fundort	Zeit	Länge $\mu\text{m}$	Breite $\mu\text{m}$
15	List/Sylt	2. 6. 62	2400	200
16	List/Sylt	2. 6. 62	3000	200
16	List/Sylt	22. 6. 62	3200	400
?	List/Sylt	22. 6. 62	5000	500

Der Körper erwachsener Tiere ist gedrunken und plump; kleinere Individuen sind schlanker und besitzen die Proportionen eines *H. arenaria*.

Das Vorderende mit Prostomium und Tentakelcirrensegmenten, die Parapodien, das Pygidium und der Schwanzlappen sind farblos und fast durchsichtig. Der übrige Körper ist milchig-trüb; eine bräunlich-rote Sprenkelung läuft über den Rücken des gesamten Tieres. Charakteristisch sind ferner rote oder rotbraune Flecken (*rpf*) rostrad an der Basis des 2. Tentakelcirrenpaares, an der Basis jedes Dorsalcirrus und vor den Uriten (Abb. 70 a—f). Die Anhäufungen roter Körnchen von unterschiedlicher Ausdehnung sind möglicherweise lichtempfindliche Pigmentfelder.

Das undeutlich abgesetzte *Prostomium* trägt 5 Anhänge, die bei jungen Individuen dünn und fadenförmig sind. Zwei Tentakel (*dt*) sind dorsal am Vorderrand des Kopfes befestigt, zwei weitere (*vt*) sind etwas nach caudal versetzt. Der mediane Kopftentakel (*mt*) ist mit 300  $\mu\text{m}$  der längste prostomiale Anhang.

An jeder Körperseite finden sich 3 *Tentakelcirren* (*tc*). Das erste Paar ist etwas ventral von den prostomialen Anhängen befestigt, das

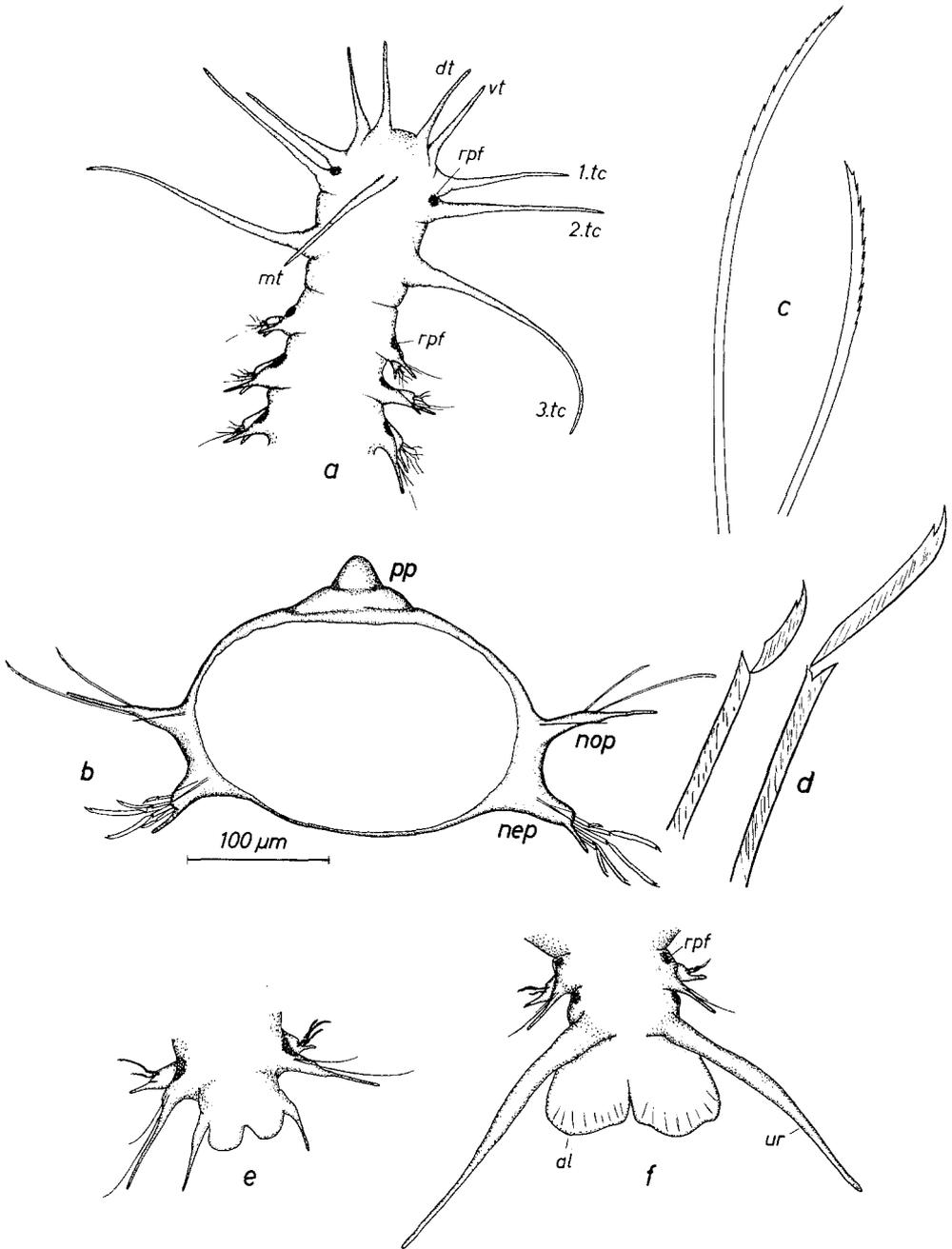


Abb. 70a—f. *H. maxima*. a Vorderende. b 6. Parapodiensegment. c Notopodiale Sägeborsten. d Neuropodiale zusammengesetzte Sichelborsten. e, f Hinterenden

zweite Paar liegt dicht darüber; das dritte Paar inseriert an einem eigenen, besonderen Segment (*3. tc.*). Sie erreichen eine Länge von 300  $\mu\text{m}$ . Sinneshärchen oder Anschwellungen fehlen. Die Kopftentakel und Tentakelcirren sind ungegliedert aber elastisch; sie knicken beim Lauf der Tiere in charakteristischer Weise nach hinten ab.

Die sich anschließenden Segmente tragen gleichartig gebaute Parapodien. Bei juvenilen Tieren sind diese Metameren in gleicher Größe ausgebildet; bei adulten Exemplaren waren die mittleren und hinteren Segmente doppelt so groß wie die vorderen und durch Nahrungsaufnahme ungewöhnlich ausgedehnt.

Das 6. Borstensegment zeichnet sich durch eine dorsale kegelförmige Genitalpapille (*pp*) (Abb. 24a, 70b) aus, die an allen fixierten Tieren zu erkennen war.

Die *Parapodien* bestehen aus einem stark reduzierten Notopodium (*nop*) und einem schlanken, stumpf-kegelförmigen Neuropodium (*nep*) (Abb. 70b).

Das *Notopodium* hat einen langgestreckten Cirrus. Eine Acicula und 2—4 weit aus dem Sockel hervorstehende Borsten bilden die Bewaffnung; sie überragen den Cirrus weit. Die kräftige, gerade Acicula läuft spitz zu. Die beiden anderen Borsten sind einfach, schwach gebogen und in ihrem distalen Teil fein gesägt (Abb. 70c). Bei zwei Borsten ist eine stets kleiner. Sind mehrere Borsten vorhanden, so stehen einer großen zwei oder drei kleinere gegenüber.

Das *Neuropodium* ist unabhängig vom dorsalen Ast an der Körperwand befestigt und schräg nach unten abgewinkelt. Caudal setzt ein dünner Cirrus an. Die Borstenbewaffnung besteht aus 2 Aciculae und mehreren heterogomphen Borsten (Abb. 70d). Von den Stützborsten ist eine kräftig, vorn zugespitzt und ragt weit in den Körper hinein; die andere ist sehr fein und liegt im rostralen Teil des Ventralastes. Bei den zusammengesetzten Borsten ist der distale sensenförmige Teil an der Spitze bifid, weist aber keine Zähnung auf. Die Zahl variiert; zumeist stehen 2 Borsten mit großem (ca. 40  $\mu\text{m}$ ) 2 anderen mit kleinem (ca. 15  $\mu\text{m}$ ) distalen Teil gegenüber (Abb. 70a u. b).

Das *Pygidium* ist so breit wie das letzte, meist nicht völlig entwickelte Podiensegment. Zwei für die Gattung charakteristische Anallappen und zwei Uriten bilden den Abschluß des Körpers. Die Analcirren sind kurz, sie verjüngen sich nach hinten. Ventral von ihnen inserieren die Anallamellen, zwei in der Mitte etwas verwachsene, flache, abgerundete Lappen (Abb. 70e u. f).

Zahlreiche Wimperbüschel sind über den gesamten Körper verstreut.

Der Pharynx ist ein muskulöses Rohr; er erstreckt sich bis in das 2. Parapodiensegment hinein. Im Gegensatz zu *H. arenaria* weist das

Organ keine auffällige Gliederung auf. Der vordere Rand ist mit 10 häutigen Papillen besetzt.

Die Geschlechtsverhältnisse konnten infolge Materialmangels noch nicht genau analysiert werden (s. auch S. 41). Vielleicht handelt es sich um zwittrige Organismen.

*Fundorte*

Nordsee. Sylt: a) Prallhang und Quellhorizont am Ellenbogen; wassergesättigter, detritusreicher grober Sand, zum Teil kiesig, nicht tiefer als 25 cm (Typlokal); 4 Exemplare Juni 62, 1 Exemplar März 63. b) Prallhang Weststrand, Lister Strandhalle; ca. 8—10 m oberhalb des Quellhorizontes, grober Sand, detritusarm, ca. 60—80 cm tief; 1 Exemplar Oktober 62, 1 Exemplar Juli 63.

Tabelle II. Größenverhältnisse der 3 *Hesionides*-Arten

Art	Parap. Segm.	Länge $\mu\text{m}$	Breite $\mu\text{m}$	med. Tent. $\mu\text{m}$	3. Tent. $\mu\text{m}$	max. Parap. Zahl	max. Länge $\mu\text{m}$
H. ar.	17	1840	100	155	185	28	3800 (26 Segm.)
H. goh.	17	1280	65	60	55		
H. max.	16	3200	500	144	320		5000

4. *Microphthalmus similis* Bobretzky

BOBRETZKY, 1870; p. 1—26.

BOBRETZKY, 1880; p. 61—86, plat. II, Figs. 1—12.

LA GRECA, 1950; p. 1—16, Figs. 2, 3, 5a.

MARINOV, 1955.

nec BANSE, 1959; p. 298—299, Fig. 2.

COGNETTI, 1962; p. 2.

MARINOV, 1963; p. 63, 68.

nec BANSE in RIEDL, 1963; p. 212, Fig. 4.

nec FIZE, 1964; p. 692, 697, 720.

WESTHEIDE, 1966; p. 204—208.

Zwei juvenile Exemplare einer *Microphthalmus*-Art aus dem sandigen Eulitoral von Sylt stimmen in wesentlichen Merkmalen mit der von LA GRECA aus dem Mittelmeer beschriebenen *M. similis* überein. Bei einer Länge von 1,6—1,8 mm haben beide Tiere 15 Segmente. Sie erinnern habituell an *M. listensis*, von der sie sich jedoch schon äußerlich durch kürzere Anhänge und einen „ausgefransten“ Schwanzlappen unterscheiden. Die Tiere sind durchsichtig bis weiß.

Zwei charakteristische Borsten liegen im Dorsalcirrus des reduzierten Notopodiums, eine stumpfe Acicula und eine Kammborste, deren stark gebogener Teil über 10 feine lange, nach außen stehende Zähnchen aufweist. Diese Borsten stimmen genau mit denen überein, die von LA GRECA beschrieben wurden. Das gilt auch für die ventralen Borsten. Es sind 5—7 heterogompe, zusammengesetzte Borsten — 3 kleinere,

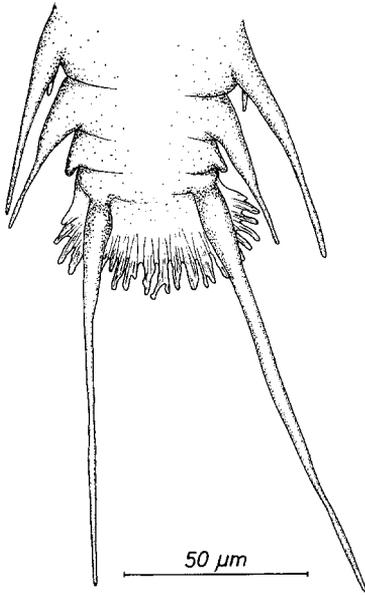


Abb. 71. *M. similis*. Hinterende

4 mit großem distalen sensenförmigen Endteil, alle bifid und denen von *M. aberrans* und *sczelkowi* sehr ähnlich. Ferner ist eine schwache Acicula vorhanden und 1—2 einfache bifide schwach gekrümmte Borsten, die jedoch im Gegensatz zu der Abbildung von LA GRECA feine Zähnchen im distalen Teil besitzen.

Der Schwanzlappen zeigt allerdings wesentliche Unterschiede zu den Zeichnungen von LA GRECA. Er ist ebenfalls mit fransenförmigen Papillen besetzt, diese sind aber mit breiter Basis an der Lamelle verwachsen (Abb. 71) und nicht blattförmig an einem besonders abgesetzten Rand befestigt. Auch inserieren die Uriten nicht auf der Analplatte, sondern nehmen ihren Ursprung vom Pygidium. Im übrigen zeigte die Untersuchung fixierter Exemplare vom Schwarzen Meer die gleiche Struktur der Anallappen wie bei den Sylter Exemplaren.

#### *Fundorte*

Nordsee. Sylt, Quellhorizont am Lister Haken (September 63); Sandwatt bei der Wattenmeerstation (November 64).

Mittelmeer. Italien: Golf von Neapel; Küste von Livorno — (LA GRECA, 1950; COGNETTI, 1962).

Schwarzes Meer. UdSSR: Bucht von Sebastopol — (BOBRETZKY, 1870), Bulgarien: — (MARINOV, 1955, 1963).

#### 5. *Microphthalmus sczelkowi* Mecznikow

MECZNIKOW, 1865; p. 334—335, plat. XXIV, Figs. 10—12.  
nec SOUTHERN, 1914; p. 44—47, plat. V, Fig. 6A—D.

nec FAUVEL, 1923; p. 249—250, Fig. 93 e—f.

nec FRIEDRICH, 1937; p. 101, Fig. 59 a—d.

nec USHAKOW, 1955; p. 197, Fig. G, D, E, J, SCH, S.

nec RASMUSSEN, 1956; S. 49—53, Figs. 14—16.

? SOUTHWARD in Plymouth Marine Fauna 1957, p. 117.

? PETTIBONE, 1963; p. 102—103, Fig. 27 c.

WESTHEIDE, 1966; p. 204—208.

Geschlechtsreife Individuen von *M. sczelkowi* besitzen eine Länge von durchschnittlich 3,5 mm; besonders kräftige Exemplare können auch erheblich größer werden. Die Körperbreite beträgt etwa 200  $\mu\text{m}$ , mit Parapodien ca. 400  $\mu\text{m}$ .

Die *Färbung* junger und reifer Tiere zeigt keine großen Unterschiede; bräunliche Pigmentkörnchen bilden auf dem elfenbeingelben bis weißlich durchsichtigen Körper ein dunkles Streifenmuster. Jedes Segment wird durch vier Streifen in etwa vier gleich große Felder geteilt. An den Seiten ist die Streifung unterteilt; hier finden sich besondere laterale Pigmentfelder. Jedoch zeigen nicht alle Individuen diese charakteristische Tinktion, die im übrigen bei Fixierung nicht oder kaum erhalten bleibt. Der Darm hat oft eine tiefgelbe oder orange-braune Färbung (Diatomeen!).

Das *Prostomium* (Abb. 73 a) ist trapez- oder halbkugelförmig. Weitere Längenangaben:

Parap. Segm.	Fundort	Zeit	Länge $\mu\text{m}$	Breite $\mu\text{m}$
5	List/Sylt	6. 64	750	
7	List/Sylt	6. 64	1400	
10	List/Sylt	6. 64	2000	115
14	List/Sylt	6. 64	2660	
18	Munkmarsch	9. 64	2300	
19	Munkmarsch	7. 63	2900	
19	List/Sylt	7. 64	3200	180
19	List/Sylt	6. 64	3900	
23	Munkmarsch	11. 63	3400	
24	Helgoland	5. 63	3100	185
27	Helgoland	8. 63	7130	570

Zwei kräftige, schräg nach oben stehende Tentakel sitzen unmittelbar dem vorderen Rand auf, zwei kleinere sind weiter caudalwärts ventral am Prostomium befestigt und zeigen nach vorn und nach unten. Der mediane unpaare Tentakel steht auf dem Übergang zum I. Tentakelcirrensegment, seine Länge beträgt ca. 80  $\mu\text{m}$ . Die übrigen prostomialen Anhänge sind ungefähr ebenso lang.

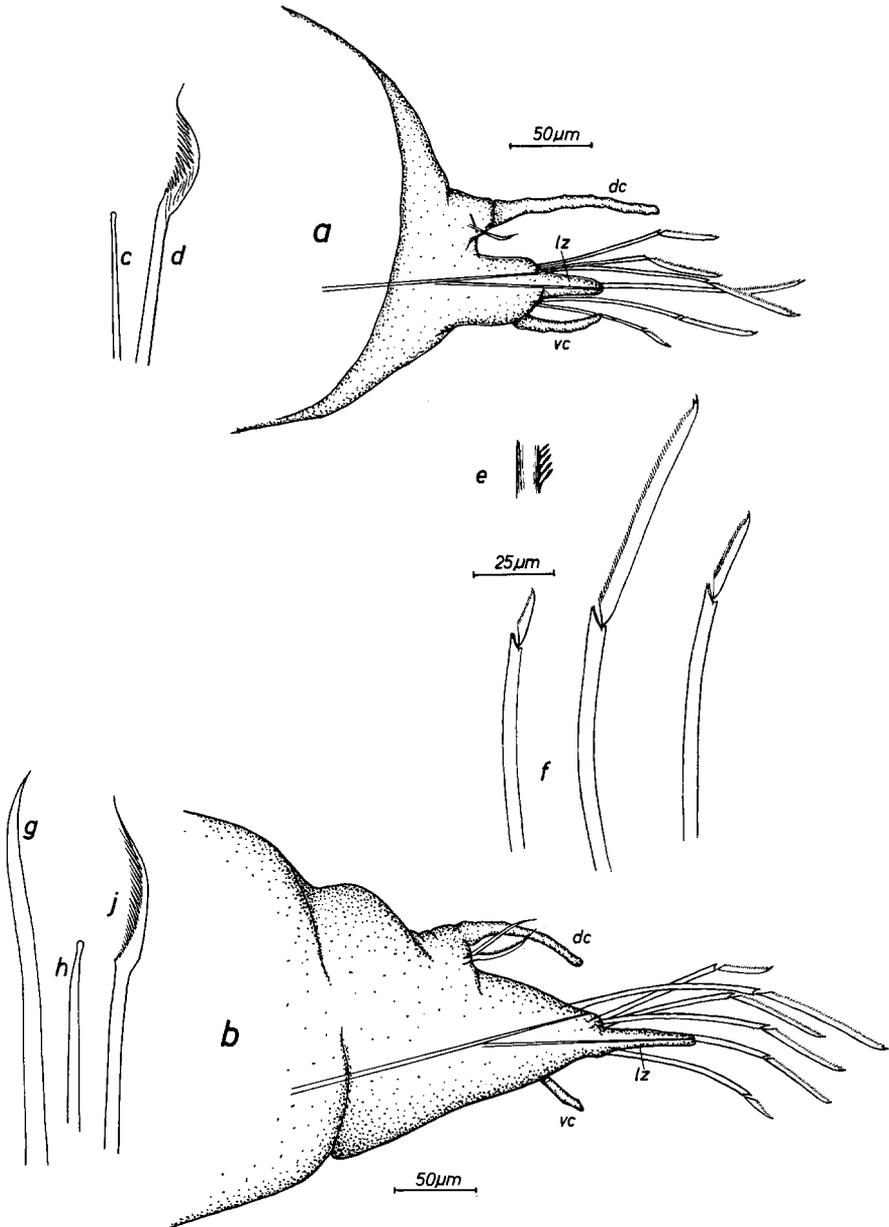


Abb. 72a—j. Parapodien und Borsten. Fixiertes Material. a *M. sczelkowiei*. Parapodium. b *M. aberrans*. Parapodium. c, d *M. sczelkowiei*. Notopodiale Borsten. e, f *M. sczelkowiei*, *M. aberrans*. Neuropodiale zusammengesetzte Borsten. g—j *M. aberrans*. Notopodiale Borsten

Je ein kleiner roter Augenfleck befindet sich in der unteren Hälfte am Rande des Kopfes. Paarige Nuchalorgane liegen rechts und links vom medianen Tentakel.

Auf die Kopfkapsel folgen 3 borstenlose *Tentakelcirrensegmente*. Die beiden vorderen sind relativ kurz, das 3. entspricht in seiner Ausdehnung einem Parapodiensegment. Zwei ungegliederte Tentakelcirren sind an jeder Seite befestigt. Der ventrale Ast ist immer kürzer als der

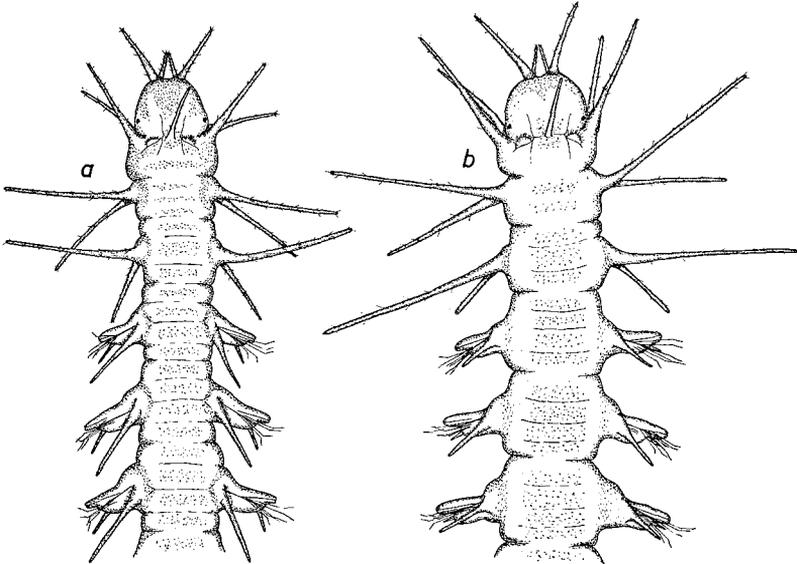


Abb. 73a u. b. Vorderende gleichaltriger Tiere (20 Segmente).  
Nach Lebendpräparaten. a *M. szcelkowi*. b *M. aberrans*

dorsale; besonders deutlich ist dies am 3. Tentakelcirrensegment. Der dorsale Ast mißt hier ca. 225  $\mu\text{m}$ , der ventrale Anhang ungefähr 70  $\mu\text{m}$ .

Die Parapodiensegmente (Abb. 72a) sind untereinander nahezu gleichartig. Nur die letzten, noch im Wachstum befindlichen Segmente haben eine geringere Ausdehnung.

Die zweiästigen *Parapodien* bestehen aus einem Neuropodium und dem zu einem Dorsalcirrus reduzierten *Notopodium*. Dieser Cirrus ist ungegliedert und mit kleinen Anschwellungen versehen, auf denen Sinneshärcchen stehen. Er setzt mit breitem Sockel in der Körpermitte an; Länge am 1. Parapodiensegment 105  $\mu\text{m}$ , am 5. Segment 120  $\mu\text{m}$ .

Die dorsale Borstenbewaffung ist auf zwei Borstentypen reduziert, eine kleine, geknöpfte *Acicula* (Abb. 72c) und ein oder zwei charakteristische Kammborsten (Abb. 72d). Die Kammborsten besitzen im oberen,

halbkreisförmig geschwungenen Teil 10 schräg angeordnete Zähnchen. Die lange Borstenspitze läuft entweder parallel zu den Zähnchen aus oder ist parallel zum Schaft und nach vorn gerichtet.

Das kegelförmige *Neuropodium* sitzt der unteren Hälfte der lateralen Körperwand senkrecht auf. Es gliedert sich in eine breite Basis, eine bewegliche Zunge und einen ventral befestigten kleinen Cirrus.

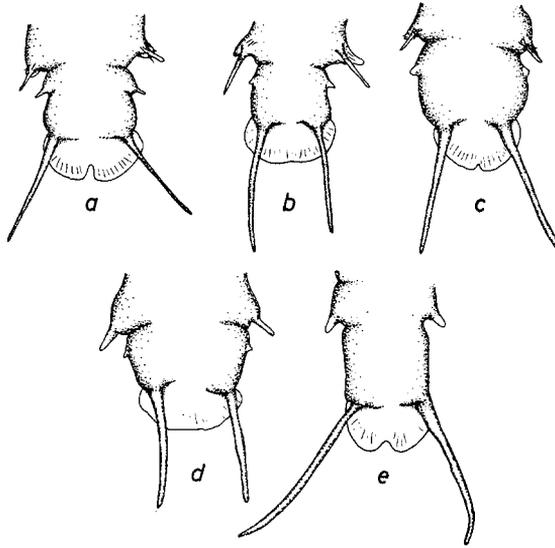


Abb. 74a—e. Hinterenden. a—c *M. sczelkowi*. d, e *M. aberrans*

Die Borstengarnitur setzt sich aus einer kräftigen, spitz zulaufenden Acicula und einem Bündel von maximal weiteren 14 Borsten zusammen. Eine feine einfache Borste ist an der Spitze der beweglichen Zunge befestigt. Die übrigen sind zusammengesetzt und heterogomph. Der distale Teil ist sensenförmig mit zwei schnabelförmigen Spitzen; er besitzt auf einer Seite zahlreiche winzige Zähnchen (Abb. 72e, f). Innerhalb eines Bündels gibt es alle Übergänge zwischen Borsten mit relativ langem und sehr kurzem distalen Teil.

Am *Pygidium* (Abb. 74a—c) inserieren zwei kurze Uriten und eine einfache halbkreisförmige Anallamelle. Sie ist ganzrandig oder in der Mitte etwas eingekerbt. Die kurzen Analcirren sind ungegliedert und stehen steif nach hinten ab. Sie erreichen etwa 200—250  $\mu\text{m}$  Länge.

Der ungegliederte *Pharynx* besitzt 10 stumpfe Papillen. Die Tiere sind zwittrig. Zwei männliche *Kopulationsorgane* befinden sich zwischen dem 2. und 3. Segment. Vom 10. Metamer an liegen große *Eier* zu beiden Seiten des Darmes.

*Fundorte*

Nordsee. 1. Helgoland: a) Muschelschill in den Rinnen des nördlichen Felswattes, bei Niedrigwasser meist von Wasser bedeckt (Mai, Juli, August 63; August, September 64; Mai 65). b) Nordhafen, Grobsand Sublitoral (Oktober 64) (leg. J. Dörjes). 2. Sylt: a) Munkmarsch; grober, stark mit Zosteraresten und Detritus durchsetzter Sand, leicht kiesig; Übergangszone zwischen flachem Prallhang und Schlickwatt; wenige Zentimeter unter der Oberfläche (August-September 63, 64 zu allen Jahreszeiten). b) List, Königshafen; Wattfläche aus grobem und feinem Sand, schlickig und detritusreich, unterhalb des Quellhorizonts im Lister Haken (September 63, 64 zu allen Jahreszeiten); bis 3 cm im Substrat.

6. *Microphthalmus aberrans* (Webster u. Benedict)

WEBSTER u. BENEDICT, 1887 (1885); pro parte, p. 713—715, plat. I, Figs. 14—18.

SOUTHERN, 1914; p. 46, plat. V., Fig. 7.

ELIASON, 1920; p. 16—17.

THORSON, 1946; p. 40.

RASMUSSEN, 1956; p. 49—53, Figs. 14—16 (*M. sczelkowi*).

? PETTIBONE, 1963; p. 104, Fig. 27a—b.

WESTHEIDE, 1966; p. 204—208.

Adulte Tiere können bei einer Zahl von 30—35 Parapodiensegmenten über 6 mm Größe erreichen. Die durchschnittliche Länge reifer Tiere im Winter beträgt 5,5 mm. Der Körper wird in den mittleren Segmenten etwa 200  $\mu\text{m}$  breit, mit den Parapodien 500  $\mu\text{m}$ .

## Weitere Längenangaben:

Parap. Segm.	Fundort	Zeit	Länge $\mu\text{m}$	Breite $\mu\text{m}$
6	List/Sylt	7. 64	1150	
7	List/Sylt	7. 64	1400	
20	List/Sylt	11. 64	3200	
24	List/Sylt	10. 64	4450	145
28	List/Sylt	4. 64	5500	210
31	List/Sylt	4. 64	6100	

Die *Färbung* ist variabel. Die meisten Tiere sind bräunlich-gelb getönt, manche ausgesprochen farblos bis durchsichtig. Besonders jüngere Exemplare besitzen ein lockeres Pigmentmuster auf dem Rücken und Pigmentflecken an den Körperseiten. Fixierte Tiere sind ungefärbt. Der Darm hat nach Nahrungsaufnahme (Diatomeen!) eine intensiv gelblich-braune Tinktion.

Das *Prostomium* (Abb. 73b) ist eine breite, ungefähr halbkugelförmige Kapsel mit 5 Anhängen. Wie bei allen *Microphthalmus*-Arten sind 2 Tentakel dem vorderen Rand der Kopfkapsel aufgesetzt, Länge etwa 90  $\mu\text{m}$ . Ventral von ihnen inserieren zwei kleinere Anhänge. Der mediane unpaare Tentakel ist mit 90  $\mu\text{m}$  relativ kurz und ragt kaum über das Prostomium hinaus. Alle Anhänge sind unregelmäßig geformt, jedoch ungegliedert und mit Sinneshärchen besetzt.

Ein rotes Augenpaar liegt im unteren Teil des Prostomiums, ein Paar halbkugelförmiger Nuchalorgane zu beiden Seiten des medianen Tentakels.

Drei Segmente mit je 4 einfachen ungegliederten *Tentakelcirren* sind den Parapodienmetameren vorgelagert. Sie tragen nur wenige Sinneshärchen. Längenmaße für die dorsalen Anhänge eines Tieres mit 15 Parapodiensegmenten: 1. Tc. = 150  $\mu\text{m}$ , 2. Tc. = 150  $\mu\text{m}$ , 3. Tc. = 195  $\mu\text{m}$ .

Die gleichartigen Podiensegmente tragen weitausladende zweiästige *Parapodien* (Abb. 72b); nur die letzten Segmente sind meist nicht völlig ausgebildet. Das *Notopodium* ist zu einem 110  $\mu\text{m}$  langen Dorsalast reduziert und überragt den Ventralast meist nicht. Die dorsale Borstenbewaffnung besteht aus 3 Borsten: eine einfache leicht geschwungene, ahleähnliche Borste (Abb. 72g) und eine schlanke, mit mehr als 15 feinen, schräg nach außen stehenden Zähnen versehene Kammborste (Abb. 72j). In der Basis des Notopodiums liegt eine stumpfe Acicula (Abb. 72h). Die pectinate Borste fehlt im 1. Notopodienpaar.

Das *Neuropodium* ist spitz-kegelförmig; es gliedert sich in eine breite Basis und eine bewegliche Zunge; ein kleiner Cirrus ist vorhanden.

Die ventrale Beborstung setzt sich aus dreierlei Borstentypen zusammen. Eine starke spitze Acicula ragt weit in das Körperinnere hinein, eine einfache stumpfe acicelähnliche Zungenborste ist an der Spitze der Zungenlamelle befestigt. Die übrigen Borsten sind zusammengesetzt und heterogomph; ihr sensenförmiger distaler Teil zeigt die gleiche Ausbildung — gezähnt und zweispitzig — wie bei *M. sczelkowi* (Abb. 72e u. f).

Der *Pharynx* ist ein gerades, ungegliedertes Rohr mit einem Kranz von 10 stumpfen Papillen; er erstreckt sich bis in das 2. Parapodiensegment.

Die Tiere sind zwittrig. Zur Zeit der Geschlechtsreife tritt ein großes *Kopulationsorgan* im 2. und 3. Parapodiensegment in der rechten Körperseite auf. Vom 10. Segment an ist das Coelom mit mehreren hundert kleinen runden *Eiern* ausgefüllt.

#### *Fundorte*

Nordsee. Sylt, eulitorale Wattflächen im Königshafen bei List; schlickiger, detritusreicher Sand aus feinen und groben Körnern (April bis November 64, Januar 65).

Ostsee. Öresund; Isefjord — (ELIASON, 1920; THORSON, 1946; RASMUSSEN, 1956).

Atlantik. Ostküste der USA, Eastport, Maine und Provincetown, Mass. — (WEBSTER u. BENEDICT, 1885).

7. *Microphthalmus southerni* nov. spec.

SOUTHERN, 1914; p. 45—47, plat. V., Fig. 6A—D (*M. sczelkowi*).

Das durch SOUTHERN von der irischen Küste beschriebene und *M. sczelkowi* zugeordnete Material repräsentiert eine neue Art. Ich

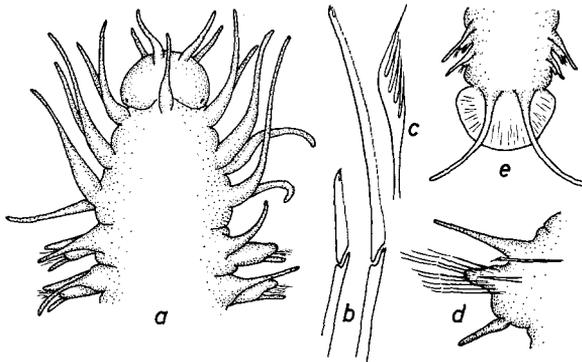


Abb. 75a—e. *M. southerni*. a Vorderende. b Neuropodiale Borsten. c Notopodiale Kammborste. d Parapodium. e Hinterende. (Umgezeichnet nach SOUTHERN)

nenne sie *Microphthalmus southerni* und gebe die Artdiagnose als eine Zusammenfassung der Bearbeitung von SOUTHERN.

Die Längenwerte der 3 von SOUTHERN untersuchten Exemplare betragen 6 mm (40 Borstensegmente), 2,8 mm (25 Segmente) und 2,2 mm (23 Segmente). Auf dem Rücken und besonders lateral sind die Tiere braun gefärbt. Jedes Segment besitzt vier undeutliche Pigmentquerbänder.

Das abgerundete *Prostomium* ist im caudalen Teil herzförmig eingekerbt (Abb. 75a). Ein Paar schwarzer nierenförmiger Augen ist vorhanden. Am vorderen Rand des Prostomiums inserieren 4 spitz zulaufende Tentakel; das dorsale Paar ist ein wenig länger als das ventrale. In der hinteren Einkerbung des Kopfes steht ein medianer unpaarer Tentakel, ungefähr so lang wie die vorderen dorsalen Anhänge.

Drei Paar *Tentakelcirren* sind auf deutlich getrennten Segmenten befestigt. Sie besitzen eine breite Basis und laufen distal spitz aus. Der dorsale Cirrus des 3. Segmentes ist der längste Anhang des Körpers.

Die *Parapodien* haben gleiche Struktur (Abb. 75d). Der Cirrus des *Notopodiums* besitzt eine breite Basis und verschmälert sich distal;

er ist doppelt so lang wie der ventrale Cirrus. Die Zahl der Borsten ist stark reduziert; es sind nur eine feine Stützborste und eine Kammborste mit 5 parallel zum Schaft verlaufenden Zähnen vorhanden (Abb. 75c).

Das *Neuropodium* ist auffälliger gestaltet; es weist außer einer Acicula noch etwa 10 zusammengesetzte heterogomphe Borsten auf. Ihr basaler Schaft läuft in zwei Spitzen aus; der terminale Teil ist schwach gezähnt und an der Spitze bifid. Ein dritter langer Zahn steht parallel dazu (Abb. 75b).

Das *Pygidium* ist stark pigmentiert. Es besitzt eine flache ganzrandige Analplatte. Zwei Analeirren sind vorhanden. Der After liegt dorsal (Abb. 75e).

Der *Pharynx* besitzt 10 Papillen. Unreife *Eier* wurden in einem Exemplar (September) in den Parapodien gefunden.

#### *Fundorte*

Atlantik. Irland: Blacksod Bay, nordl. Küste der Feorinyeeo Bay; unter Steinen.

#### 8. *Microphthalmus listensis* nov. spec.

WESTHEIDE, 1966; p. 204, 206—208.

Die neue Art ist habituell durch einen sehr schlanken Körper und ungewöhnlich lange Cirren charakterisiert (Abb. 77).

Als Holotypus wurde ein adultes Tier mit 20 Parapodiensegmenten ausgewählt. Es ist 2,5 mm lang und ungefähr 150  $\mu\text{m}$  breit; mit den langen Cirren besitzt es eine Breite von 800  $\mu\text{m}$ .

Größtes gefundenes Individuum ist ein Exemplar vom Juli 1964 mit 28 Borstensegmenten und 3 mm Länge.

#### Weitere Größenangaben:

Parap. Segm.	Fundort	Zeit	Länge $\mu\text{m}$	Breite $\mu\text{m}$
6	List/Sylt	8. 63	970	140
12	List/Sylt	6. 64	1400	
12	List/Sylt	6. 64	1600	
18	List/Sylt	6. 64	2300	160
18	List/Sylt	7. 63	2100	160
20	List/Sylt	7. 64	2500	
21	List/Sylt	4. 64	2300	130
28	List/Sylt	6. 64	3000	

Die Art ist farblos oder weißlich; der Darm nimmt zuweilen eine grünliche Farbe an.

Das längliche *Prostomium* (Abb. 76a) wird in einen rostralen und einen etwas breiteren caudalen Teil gegliedert. 5 lange Tentakel sind

an der Kopfkapsel befestigt. Sie sind ungliedert, jedoch mit stufenförmigen Anschwellungen versehen, welche Anhäufungen von Sinneshäärchen tragen. Die beiden Anhänge des vorderen Prostomiumrandes

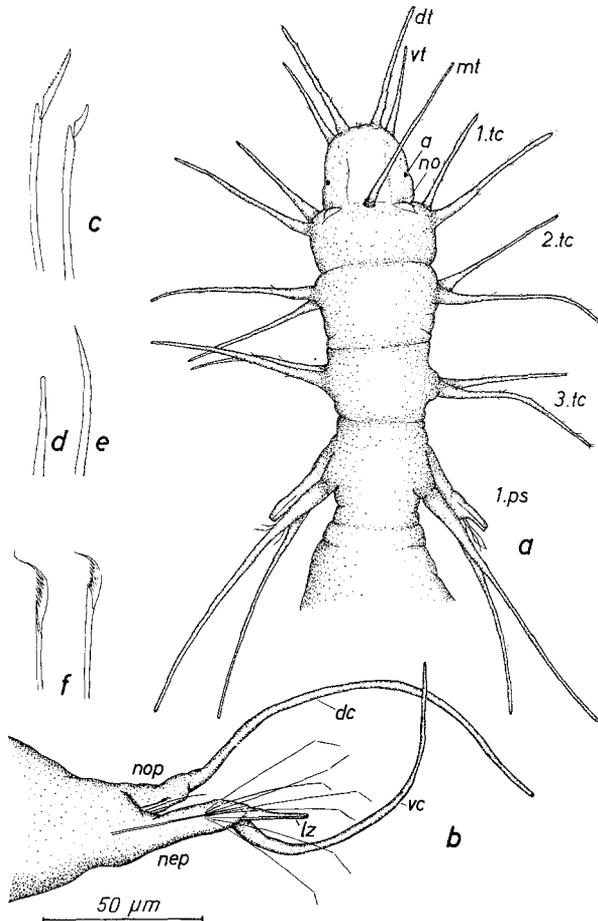


Abb. 76a—f. *M. listensis*. a Vorderende; nach Lebendpräparat. b Parapodium; nach fixiertem Material. c Neuropodiale Borsten. d—f Notopodiale Borsten

(*dt*) erreichen  $85\ \mu\text{m}$  Länge, die ventral inserierenden Tentakel (*vt*) messen  $75\ \mu\text{m}$ . Der unpaare, median zwischen Prostomium und 1. Tentakelcirrensegment befestigte Tentakel (*mt*) ist  $105\ \mu\text{m}$  lang und ragt so weit über das Prostomium hinaus.

Ein Paar rötlicher Augenflecke (*a*) liegt im unteren Teil der Kopfkapsel, ein Paar Nuchalorgane (*no*) zwischen dem 1. Tentakelcirrensegment und dem Prostomium.

Drei *Tentakelcirrensegmente* (*tc*) folgen auf die Kopfkapsel. Das erste ist um ein Drittel breiter als das Prostomium und bildet so einen zylinderförmigen Sockel. Die beiden folgenden Metamere sind schlanker und nehmen an Länge zu. Die Segmentgrenze zwischen 3. Tentakelcirrensegment und 1. Borstensegment wird zur schmalsten Stelle des Körpers (Abb. 76a). Jedes Tentakelmetamer ist mit 4 Cirren ausgerüstet. Es sind dünne ungegliederte Äste mit folgenden Längenmaßen (dorsal): 1. Tc. = 110  $\mu\text{m}$ , 2. Tc. = 150  $\mu\text{m}$ , 3. Tc. = 155  $\mu\text{m}$ .

Die *Parapodien* sind längliche, schmale Segmentaussackungen (Abb. 76b). Der dorsale, stark reduzierte Ast sitzt etwas nach caudal verschoben dem Neuropodium auf. Von einem schlanken Sockel entspringt ein ca. 240  $\mu\text{m}$  langer Dorsalcirrus (*dc*). Das schlanke Neuropodium (*nep*) besitzt einen langen ventralen Cirrus (*vc*).

In der Basis des *Notopodiums* liegen mit Ausnahme des 1. Segmentes 3 Borsten: Eine stumpfe Acicula mit knopfförmiger Spitze, eine fein geschwungene ahleähnliche Borste (70  $\mu\text{m}$ ) (Abb. 76d, e) und ein oder zwei gebogene Kammborsten. Diese tragen ungefähr 10 feine spitze Zähnen im gebogenen Teil (35  $\mu\text{m}$ ); die Spitze kann parallel zum Schaft umbiegen oder in Richtung der Zähnen auslaufen (Abb. 76f).

Eine Acicula (80  $\mu\text{m}$ ), eine Zungenborste und bis zu 8 heterogompe, zusammengesetzte Borsten verschiedener Größe bilden das *ventrale* Borstenbündel (Abb. 76c). Der distale Teil dieser Borsten ist sensenförmig und mit einer feinen Zahnung versehen; diese kann bei den kleineren Borsten fehlen. Die Spitzen sind nicht bifid, sondern enden in einer feinen stumpfen Rundung. Die einfache aciculaähnliche Zungenborste ist an der Spitze der lamellenförmigen Zunge befestigt.

Die letzten Segmente sind kleiner und tragen bei nicht voll ausgewachsenen Tieren nur unvollständige Parapodien.

Das *Pygidium* ist schmal und zylinderförmig. Der Schwanzlappen hat die Form einer einfachen, ganzrandigen Lamelle (Breite ca. 45  $\mu\text{m}$ ); er ist spatelförmig gestaltet (Abb. 78). Die Lamelle wird lateral durch 2 fadenförmige Cirren begrenzt, deren Basis keulenförmig verdickt ist. Mit etwa 270  $\mu\text{m}$  sind die Analcirren so lang wie die Dorsalcirren der letzten Segmente. Der After liegt auf dem Pygidium, dorsal vom Schwanzlappen.

*M. listensis* besitzt eine charakteristische *Bewimperung*. Die Körperoberfläche wird durch Falten in je drei Felder pro Segment gegliedert, von denen das vordere jeweils am größten ist. Es ist in einzelne rechteckige Streifen geteilt, zwischen denen sich jeweils ein kleiner Cilienbüschel aus 15—25 Wimpern befindet. So entstehen quer über den Rücken laufende Wimperbüschelreihen, die sich in entsprechenden Bildungen auf dem Dorsalast fortsetzen. Weitere Cilienanhäufungen finden

sich noch an den Neuropodien und am Kopf, z. B. zwischen den dorsalen prostomialen Tentakeln.

Der *Pharynx* ist ein gerades ungegliedertes Rohr (210  $\mu\text{m}$ ), das bis in das 1. Borstensegment reicht. Die Öffnung ist mit 10 kegelförmigen Papillen besetzt, welche eine winzige kutikuläre Spitze und zahlreiche Sinneshärchen aufweisen.

Die zwitterigen Tiere besitzen zur Zeit der Geschlechtsreife zwei komplizierte männliche *Kopulationsorgane* zwischen dem 2. und 7. Parapodiensegment. Die drüsigen, mit Spermien

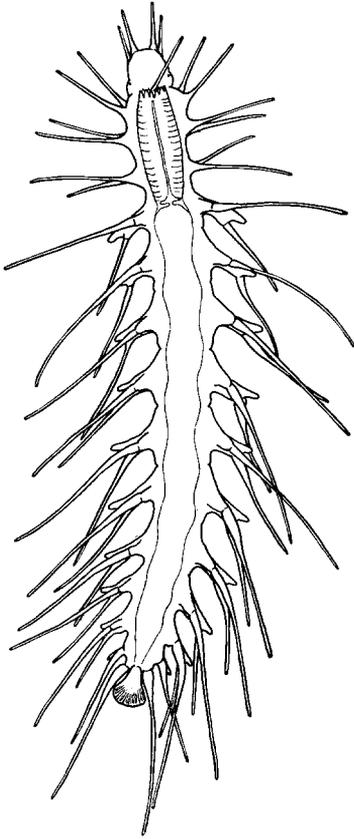


Abb. 77

Abb. 77. *M. listensis*. Habitus eines jungen Tieres. Borsten nicht eingezeichnet

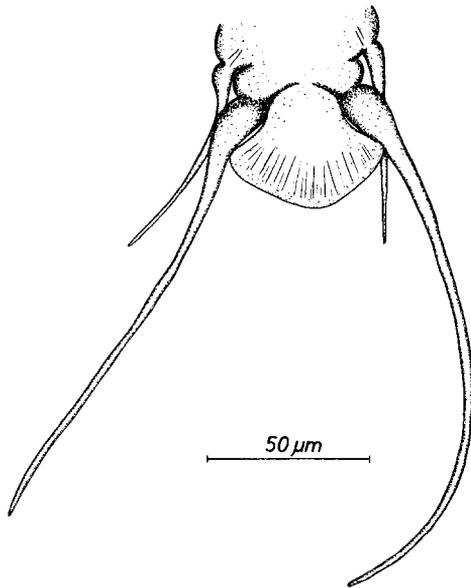


Abb. 78

Abb. 78. *M. listensis*. Hinterende

gefüllten Gänge sind am lebenden Tier gut zu erkennen. *Eier* liegen vom 10. Parapodiensegment ab im hinteren Teil des Körpers.

#### *Fundorte*

Nordsee. 1. Sylt: a) List, Ostseite, eulitorales *Arenicola*-Sandwatt unterhalb der Litoralstation; wenige Zentimeter im Substrat (Typlokal). b) Eulitorales *Arenicola*-Sandwatt an der Ostseite des Ellenbogens,

relativ detritusarm, nicht schlickig. 2. Helgoland: Ostmauer, Sublitoral, feinsandig, 2 Exemplare August 63, Oktober 64 (leg. J. Dörjes).

#### V. Verwandtschaftsbeziehungen

Die Stellung der Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus* innerhalb der Familie Hesionidae ist zur Zeit schwierig zu beurteilen, da Gattungen wie *Hesione*, *Nereimyra*, *Ophiodromus* mit großen Arten ungenügend anatomisch bearbeitet sind. Wir beschränken unsere Diskussion deshalb auf einen Vergleich zwischen *Microphthalmus* und *Hesionides*.

Beide Gattungen stimmen habituell weitgehend überein. Sie zeigen weiterhin eine Reihe gemeinsamer Merkmale, die wir als spezifische *Lebensformcharaktere* gedeutet haben. Ihr Einsatz für die Verwandtschaftsforschung ist im Bereich niederer systematischer Einheiten möglich (Ax, 1963), und wir können vor allem zwei Merkmale als Spezialhomologien (Synapomorphien) für den Nachweis einer engen Verwandtschaft heranziehen.

1. Der histologische Aufbau des *Pharynx* aus Radiär-, Ring- und Längsmuskeln und die spezifische Gestaltung der radiären Elemente als Kastenmuskelzellen.

2. Die Ausbildung von *Schwanzlappen* bei *Hesionides* und *Microphthalmus* mit abgestuftem Differenzierungsgrad (einlappig und zweilappig) und vielen Zwischenformen (Abb. 5).

Im übrigen ist *Microphthalmus* in mehreren Merkmalen die primitivere Gattung. Hierfür sprechen die geringere Cephalisation, ein ursprünglicherer Bau der Parapodien mit größerer Borstenzahl und zahlreicheren Borstentypen, sowie der Besitz eines Oesophagus usw.

Innerhalb der Gattung *Microphthalmus* bieten sich zwei Merkmale zur verwandtschaftlichen Gliederung der Arten an. In der *Borstenbewaffnung* sind zahlreiche und verschieden differenzierte Borsten ursprünglich. Die *Genitalorgane* haben wir aus Segmentalorganen abgeleitet. Dementsprechend sind paarige Kopulationsorgane und zahlreiche segmentale Receptacula ein primitives Merkmal.

Unter Berücksichtigung dieser Kriterien repräsentiert *M. urofimbriatus* als größte Art der Gattung die ursprünglichste Form. Sie besitzt ein breites Borstenbündel im Notopodium, zwei Kopulationsorgane und zahlreiche Receptacula.

An diese Art schließen sich *M. fragilis* und *M. similis* eng an. Auch sie besitzen paarige Kopulationsorgane und zahlreiche einfache Receptacula seminalis. *M. fragilis* hat mindestens fünf verschiedene Borstentypen im Notopodium; bei *M. similis* sind nur noch zwei dorsale Borstentypen vorhanden. Die letztgenannte Form leitet zur Gruppe der kleinen, stärker spezialisierten *Microphthalmus*-Arten über. Hier können wir vor-

erst nur für die genauer untersuchten *M. aberrans*, *sczelkowi* und *listensis* eine nähere Verwandtschaftsanalyse vornehmen.

*M. aberrans* und *sczelkowi* sind habituell nahezu identisch und existieren im selben Biotop. Selbst von Polychaeten-Spezialisten wurden sie wiederholt verwechselt. Neben mehr qualitativen Unterschieden in Form und Länge der Parapodien sind nur in der Borstenausstattung des Notopodiums eindeutige, wenn auch geringe Differenzen vorhanden.

Dieser Gleichförmigkeit der äußeren Organisation stehen große Unterschiede in der Anatomie des Genitalsystems und in der Fortpflanzungsbiologie gegenüber.

Im Hinblick auf die Entwicklung einer Trochophora-Larve ist *M. aberrans* ursprünglicher. Der Wert dieses Merkmals ist jedoch nicht zu hoch anzusetzen, da bei vielen Polychaeten eine erstaunliche innerartliche Variation der Eigröße und Entwicklungsweise nachgewiesen wurde (THORSON, 1952).

In der übrigen Organisation ist *M. aberrans* dagegen hochgradig spezialisiert. Neben dem unpaaren Kopulationsorgan interpretieren wir auch die Spermatophorenübertragung als abgeleitet und betrachten im Zusammenhang damit den Mangel der Receptacula als sekundär.

*M. sczelkowi* hat in anderer Weise sekundäre Spezialisierungen erreicht. Hierher gehört die Reduktion der Trochophora-Larve und die Weiterentwicklung der ursprünglich paarigen Receptacula zu einem zusammenhängenden Speichergewebe mit nur zwei Öffnungen.

*M. aberrans* und *sczelkowi* müssen auf Grund der nahezu identischen äußeren Organisation aus einer gemeinsamen Grundform abgeleitet werden. Sie haben sich im Genitalsystem und im Fortpflanzungsverhalten aber in verschiedenen Richtungen tiefgreifend differenziert.

*M. listensis* steht in der Borstenbewaffnung *M. aberrans* am nächsten. Im übrigen ist die Zuordnung schwierig, da die äußere Organisation einige Anpassungen an das Mesopsammal zeigt und die sehr komplizierten paarigen Kopulationsorgane große Unterschiede zu den Organen der beiden anderen Arten aufweisen.

Abschließend sei vermerkt, daß die psammobionten Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus* verschiedene „oligochaetenhafte“ Merkmale entwickelt haben, die bislang zur Trennung von Polychaeten und Oligochaeten herangezogen wurden. Ich nenne die Entwicklung komplizierter Kopulationsorgane, direkte Spermaübertragung, die Bildung eines Clitellums in der Gattung *Microphthalmus* und die Ausbildung von Kokons.

### Zusammenfassung

1. Die monographische Bearbeitung psammobionter Polychaeten der Gattungen *Hesionides* und *Microphthalmus* schließt neben Morphologie

und Systematik insbesondere zahlreiche Fragestellungen der Ökologie, Fortpflanzungsbiologie und Entwicklung ein.

2. In der *Eidonomie* sind alle Arten schlanke, homonom segmentierte und wenig pigmentierte Polychaeten von geringer Größe (2—25 mm). Das Prostomium hat 5 Tentakel; *Hesionides* besitzt 3 Paar Tentakelcirren, *Microphthalmus* 6. Für *Microphthalmus* sind ein Paar kleiner Augen und ein Paar Nuchalorgane gattungsspezifisch. Der Dorsalast der zweiästigen Parapodien ist reduziert. Zweilappige Anallamellen charakterisieren *Hesionides*; es sind Haftapparate mit zahlreichen Sekretdrüsengängen. *Microphthalmus* besitzt eine zusammenhängende Anallplatte. Die Körperdecke ist mit zahlreichen Wimperbüscheln bedeckt.

3. Die *anatomisch-histologischen* Untersuchungen ergaben für *H. arenaria* eine spezifische, durch kleine Vakuolen zu einem chordoidartigen Polster gestaltete Epidermis. Bei *M. aberrans* und *sczelkowi* bilden sich in der Epidermis in der Fortpflanzungszeit große clitellare Schleimdrüsen.

4. Bei *H. arenaria* ist eine starke Neuropodalmuskulatur vorhanden. Die Parapodien zeigen darüber hinaus bei dieser Art zahlreiche Anpassungen an eine laufende Bewegungsweise. Die Muskulatur des Körperstammes weist gegenüber anderen Polychaeten eine auffällige Reduktion ihrer Längselemente auf.

5. Der Verdauungstrakt setzt sich aus Pharynx, Oesophagus, Darm und Enddarm zusammen; der Oesophagus fehlt bei *Hesionides*. Der Pharynx arbeitet als Saugorgan. Seine Muskulatur besteht hauptsächlich aus radiär angeordneten, großen kastenförmigen Zellen, die als Endglieder einer innerhalb der *Hesionidae* zu verfolgenden anatomischen Reihe gelten können.

6. Die Segmentalorgane werden morphologisch als Metanephridien interpretiert.

7. *H. arenaria* ist getrenntgeschlechtlich. Die Männchen besitzen Hoden in den mittleren und hinteren Segmenten, sowie ein Paar aberrante Kopulationsorgane im Vorderkörper. Letztere bestehen aus je einer Vesicula und einem teilweise drüsigen, auf dem Prostomium ausmündenden Ductus ejaculatorius. Die Weibchen tragen ungefähr 60 Eier; zwei Gonodukte im 5. Borstensegment münden in einem unpaaren Porus auf dem Rücken aus.

8. Die Gattung *Microphthalmus* ist zwittrig. Spermien werden in den Segmenten 5—9 an der Peripherie von Zytophoren, Eier in der hinteren Hälfte des Körpers gebildet. Die fädige Struktur der Spermien steht in Zusammenhang mit ihrer direkten Übertragung.

9. Alle *Microphthalmus*-Arten sind mit komplizierten männlichen Kopulationsorganen im 2. und 3. Metamer ausgerüstet, die von Segmentorganen abgeleitet werden können. Bei *M. sczelkowi* setzen sie sich aus Wimpertrichter, Vesicula, Ductus ejaculatorius und einem saugnapfartigen Muskelbulbus zusammen. In der Körpermitte liegt ein receptaculäres Bursagewebe mit zwei Vaginalporen. Der ähnlich gebaute Kopulationsapparat von *M. aberrans* ist unpaar. Der Endteil kann als beweglicher Penis zwischen 2. und 3. Metamer ausgestoßen werden. Bei *M. listensis* sind die Kopulationsorgane paarig; sie bestehen aus Wimpertrichter, Vesicula, einem mächtigen bis in das 7. Segment reichenden, drüsigen Ductus ejaculatorius, einem kutikulären Penis und einer besonderen Muskelpumpe.

10. Im Rahmen *ökologischer* Untersuchungen wurde *H. arenaria*, ein typischer Bewohner des sandigen, eulitoralen Prallstrandes, besonders eingehend behandelt. Grobe, detritusarme Sedimente werden bevorzugt. Vorübergehende Aussüßung, geringer Wassergehalt des Substrates und zeitweilige Temperaturen von ca. 25° C können ertragen werden.

11. *H. arenaria* gehört zu den häufigsten Polychaeten des Sylter Eulitorals; in einer Sandplatte von 1 m<sup>3</sup> Fläche und einer Höhe von 3 cm wurden ungefähr 100 000 Tiere gezählt.

12. Die Art hat in der Regel eine einjährige Lebensdauer und nur eine Fortpflanzungsperiode von Mai bis Juli. Die Population wandert in charakteristischer Weise innerhalb des Prallhanges. Das Maximum der Tiere befindet sich von Mai bis Juni im unteren Prallhang (Fortpflanzungsregion); eine neue Population entsteht in der zweiten Hälfte des Jahres im mittleren Prallhang (Entwicklungsregion); im Winter befinden sich die Tiere im Grundwasserbereich (Überwinterungsregion).

13. *M. sczelkowi* und *aberrans* sind Bewohner sandig-schlickiger Wattbiotope, *M. listensis* kommt in detritusärmeren Sandwattregionen vor. Alle drei Arten sind einjährig; *M. sczelkowi* legt die Eier im Herbst ab, *M. aberrans* im Winter und *M. listensis* im Frühjahr. Die Fortpflanzungszeiten der psammobionten Polychaeten des Sylter Eulitorals stimmen nicht überein.

14. Einige Arten zeigen als Vertreter verschiedener eulitoraler Sandbiotope unterschiedliche Verhaltensweisen zum Schutz gegen Verdriftung. *H. arenaria* vermag sich sehr wirkungsvoll mit den Anallappen festzuheften und flüchtet in geschützte Regionen. *M. listensis* rollt sich bei Gefahr ein und verklebt mit Epidermissekreten am Substrat.

15. Die Nahrung besteht aus Diatomeen, Foraminiferen und Detritus.

16. Die Untersuchungen zur *Fortpflanzungsbiologie* haben für Polychaeten weitgehend neue Ergebnisse erbracht.

Die Spermaübertragung erfolgt bei *H. arenaria* und *M. aberrans* durch Samenpakete. Es handelt sich um unregelmäßige Doppelspermato-

phoren (100  $\mu\text{m}$  Länge) bei *H. arenaria* und um einfache, spezifisch gestaltete Spermatophoren mit einer Basalplatte bei *M. aberrans* (40  $\mu\text{m}$ ). Die Bildung erfolgt in den Endabschnitten der männlichen Kopulationsorgane; die Hülle wird aus Sekreten des Ductus glandularis bzw. der akzessorischen Genitaldrüsen geformt.

Das sehr einfache Paarungsverhalten und die direkte Spermatophorenübertragung werden in Einzelheiten analysiert. Bemerkenswert ist bei *Hesionides* die häufige Übertragung auch auf Männchen. Bei *M. sczelkowi* weist der Bau der Kopulationsorgane und des Speicherorgans auf direkte Kopulation hin.

Mit der Spermatophorenübertragung und der direkten Kopulation ist innerhalb der *Hesionidae* die für Polychaeten höchste Stufe männlich-weiblichen Kontaktes erreicht.

17. *H. arenaria* legt die Eier einzeln zwischen die Sandkörner ab. *M. sczelkowi* gibt 1—8 Eier in spindelförmige Kokons, die von der Epidermis abgeschieden werden. *M. aberrans* baut einen schleimigen Laichballen, in dem alle Eier eines Tieres (ca. 500) untergebracht sind.

18. Eine direkte postembryonale Entwicklung wurde für *M. sczelkowi* nachgewiesen. Aus den dotterarmen Eiern von *M. aberrans* schlüpfen einfache Trochophora-Larven.

19. Mit Hilfe der beinartig gestalteten Neuropodien bewegt sich *H. arenaria* wie laufende Onychophoren oder Chilopoden. Die Neuropodien werden mit verschiedener Phasendifferenz langsam nach vorn und schnell zurückgesetzt; der Körperstamm unduliert nicht.

20. Zahlreiche Merkmale der äußeren und inneren Organisation, der Biologie und der Bewegung repräsentieren Anpassungen an die extremen Bedingungen des interstitiellen Lebensraumes. Als spezifische *Lebensformcharaktere* sind hier der schlanke Habitus, die Entstehung von Haftlappen, die beinartige konstruierten Neuropodien, die Bildung und Übertragung von Spermatophoren und die Entwicklung in Kokons zu nennen.

21. Der *systematische* Teil der Arbeit enthält eine ausführliche Diskussion der beiden Gattungen, Beschreibungen der untersuchten Formen und einen Bestimmungsschlüssel aller Arten. *H. maxima* nov. spec. und *M. listensis* nov. spec. sind neue Formen aus dem Mesopsammal der Nordsee; *M. southerni* nov. spec. wurde nach Literaturangaben neu aufgestellt.

Auf Grund von Spezialhomologien im Bau von Pharynx und Schwanzlappen wird eine enge Verwandtschaft von *Hesionides* und *Microphthalmus* postuliert, wobei zahlreiche Merkmale *Microphthalmus* als die ursprünglichere Gattung erscheinen lassen. Borstenbewaffnung und Genitalorgane erlauben eine vorläufige phylogenetische Gliederung der Gattung. Die psammobionten Arten *M. sczelkowi*, *aberrans* und *listensis* sind stark abgeleitete und spezialisierte Formen.

### Summary

1. The monographic study of the genera *Hesionides* and *Microphthalmus* describes as well as morphology and systematics especially ecology, locomotion, reproduction and development.

2. All species are elongated homonomously segmented forms, nearly colourless and of small size (2—25 mm). The prostomium bears 5 tentacles; *Hesionides* possesses 3 pairs of tentaclecirri, *Microphthalmus* 6. There is a pair of small eyes and a pair of nuchalorgans in the genus *M.* The notopodium of the parapods is reduced. *H.* is distinguished by two caudal lobes with adhesive glands; there is only one lobe in the species of *M.* Cilia occurs on certain areas of the body wall.

3. Histological investigations of the animals have demonstrated a specific epidermis with a chorda-like layer of small vacuoles in *H. arenaria*. Large epidermal glands are formed in *M. aberrans* and *sczelkowi* during the spawning period.

4. In *H. arenaria* there are well developed muscles in the neuropodium; beyond that the parapods show many adaptations to the manner of a running movement. The longitudinal body muscles are remarkably reduced in comparison to other polychaetes.

5. The digestive tract is composed of the pharynx, the oesophagus, the intestine, the terminal intestine; the oesophagus is absent in *Hesionides*. The pharynx works like a suction pump. The muscle system consists of great box-shaped cells, radially arranged. We consider them as the terminal point of an anatomical line which we can trace in the family Hesionidae.

6. The segmental organs were considered morphologically as metanephridia.

7. *H. arenaria* is gonochoristic. The males possess testes in the middle and posterior segments and one pair of very specific mating organs in the anterior part of the body. The latter consists each of a vesicula and a partly glandular ductus ejaculatorius that opens above the prostomium. The females have about 60 eggs; two gonoducts in the fifth segment empty into an unpaired pore at the rear.

8. The genus *M.* is hermaphroditic. Sperms are produced in segments 5 to 9 at the periphery of the cytophores and eggs in the posterior half of the body. The thread-like structure of the sperms is connected with their direct propagation.

9. All species of *M.* are equipped with complicated aberrant male sexual apparatus in the second and third metamers, probably originated in segmental organs. In *M. sczelkowi* they are composed of a ciliated funnel, vesicula, ductus ejaculatorius and a muscle bulbus looking like a suctorial organ. In the middle of the body lies a so-called "receptaculäres Bursagewebe" with two female genital pores. There is only an

unpaired, but similar looking genital organ in *M. aberrans*. The terminal part is to be thrust out as a penis between the second and third metamer. The mating organs in *M. listensis* are paired, they have a ciliated funnel, vesicula, a large glandular ductus ejaculatorius extending to the seventh segment, a cuticular penis and a special muscular pump.

10. During the ecological research work special attention was given to *H. arenaria*, an animal typical for the sandy eulittoral beach. Rough sediments containing only little detritus are preferred. This animal can stand a temporarily reduced salinity, a substrate containing rather little water and a temperature of appr. 25° C for a certain time. *H. arenaria* is one of the most common polychaetes in the eulittoral of the North Sea island Sylt; we have found 100,000 animals in a plate of sand of 1 m<sup>3</sup> with a height of 3 cm.

11. This species is usually annual and has only one period of reproduction from May until July. The population migrates in a characteristic manner inside the sandy beach. From May to June most of the animals are concentrated near the surface of the sand in the lower part of the slope (region of reproduction); a new population arises in the second half of the year in the middle part of the sandy shore (region of development); in winter all the animals found are in the subsoil water (region of hibernation).

12. *M. sczelkowitzii* and *M. aberrans* are inhabitants of sandy mud flats. *M. listensis* prefers mud flats containing less detritus. All 3 species are annual; *M. sczelkowitzii* lays eggs in autumn, *M. aberrans* in winter and *M. listensis* in spring.

13. There are different manners of protection behaviour: adhesion with the caudal lobes, rapid emigration into lower regions (*H. arenaria*), curling and adhesion to grains of sand with epidermal secretion (*M. listensis*).

14. These polychaetes are diatoms-, foraminiferes- and detritus-eaters.

15. The study of life history has brought exceptionally new results in the biology of reproduction. Mating takes place by transmission of spermatophores in *H. arenaria* and *M. aberrans*. There are irregular double spermatophores (100 μm) in *H. arenaria* and simple specific formed ones in *M. aberrans* (40 μm).

16. The formation takes place in the terminal parts of the male copulatory organs; the cover is formed by secretions of the ductus glandularis or by the accessory genital glands.

17. The behaviour during the mating process and the direct transmission of spermatophores is analysed in detail. In *M. sczelkowitzii* the structure of the copulatory organs and the "Speichergewebe" points to a direct mating process.

18. The eggs are spawned individually among the grains of sand by *H. arenaria*. *M. sczelkowi* places 1 to 8 eggs in cigar-shaped cocoons secreted by the epidermis. *M. aberrans* spawns a mass of nearly 500 eggs surrounded by a sticky mucus. The development is direct (*M. sczelkowi*) or there are simple trochophora larvae (*M. aberrans*), which come out of eggs, containing little yolk.

19. *H. arenaria* moves like the running Onychophores or Chilopodes by means of the leg-shaped neuropodia. The neuropodia are slowly moved ahead and quickly withdrawn; this is done in a varying phase-difference; the body itself does not undulate.

20. There are many adaptations in the morphological and anatomical organization, life history and locomotion to the extreme environmental conditions of the mesopsammon. The small vermiform shape of the body, the lack of eyes, the adhesive anal lobes, the neuropods working like legs, the formation of spermatophores and the development in cocoons are considered as specific "Lebensformcharaktere".

21. The systematic part contains a full discussion of the two genera, descriptions of the examined forms and a systematic key of all species. *H. maxima* nov. spec. and *M. listensis* nov. spec. are new forms of the interstitial biotopes of the North Sea. *M. southerni* nov. spec. is a new denomination according to literary statements. Specific homologies in the structure of the pharynx and caudal lobes, the armament of setae and the sexual organs allow a preliminary arrangement of the relationships of the genera *Microphthalmus* and *Hesionides* and their species.

Abkürzungen in den Abbildungen

<i>a</i>	Auge	<i>dme</i>	dorsales Mesenterium
<i>ac</i>	Acicula	<i>drm</i>	dorsale Ringmuskulatur
<i>al</i>	Anallappen	<i>drs</i>	Drüsensekrete
<i>äö</i>	äußere Öffnung	<i>dt</i>	dorsaler Tentakel
<i>aws</i>	apikaler Wimperschopf	<i>dvm</i>	Dorsoventralmuskulatur
		<i>dz</i>	Drüsenzellen
<i>bm</i>	Bauchmark	<i>ef</i>	Epidermisfalte
<i>bl</i>	Blastoporus	<i>ei</i>	Ei
<i>bs</i>	Borstensack	<i>eko</i>	Endstück des Kopulationsorgans (Penis)
<i>d</i>	Darm	<i>eog</i>	eosinophiles Gewebe
<i>dam</i>	Darmmuskulatur	<i>ep</i>	Epidermis
<i>dc</i>	Dorsalcirrus	<i>ev</i>	Epidermisvakuolen
<i>ddz</i>	Darmdrüsenzelle	<i>gd</i>	Gonodukt
<i>de</i>	Ductus ejaculatorius	<i>gdga</i>	großer Drüsengang
<i>dez</i>	drüsige Epidermiszelle	<i>gre</i>	Gregarine
<i>dg</i>	dorsales Blutgefäß	<i>gso</i>	Genitalsinnesorgan
<i>dgl</i>	Ductus glandularis	<i>gsp</i>	gespeicherte Spermien
<i>dln</i>	dorsale Längsmuskulatur		
<i>dm</i>	Ductus muscularis		

<i>h</i>	Haken	<i>ph</i>	Pharynx
<i>heb</i>	heterogomphe Borste	<i>pha</i>	Pharynxauskleidung
<i>hm</i>	Hautmuskelschlauch	<i>phk</i>	Pharynxkappe
<i>hph</i>	hinterer Pharynxabschnitt	<i>php</i>	Pharynxpapille
		<i>plm</i>	Plasmamantel
		<i>pn</i>	Penisnerv
<i>la</i>	Lakune	<i>pp</i>	Penispapille
<i>lm</i>	Längsmuskulatur	<i>prm</i>	Penisretraktormuskel
<i>lvm</i>	latero-ventrale Längsmuskulatur	<i>pro</i>	Protraktor
<i>lw</i>	langsam schlagende Wimper	<i>ps</i>	Parapodiensegment
<i>lz</i>	lamellenförmige Zunge	<i>py</i>	Pygidium
		<i>ra</i>	rudimentäres Auge
<i>m</i>	Muskel	<i>ram</i>	Radiärmuskulatur
<i>mb</i>	Muskelband	<i>ramz</i>	radiäre Muskelzelle
<i>mbl</i>	Muskelblase	<i>rcg</i>	receptaculäres Gewebe
<i>mes</i>	Mesoderm	<i>rcs</i>	Receptaculum seminis
<i>mfz</i>	mittlere Faltungszone	<i>ret</i>	Retraktor
<i>mm</i>	Muskelmantel	<i>rim</i>	Ringmuskulatur
<i>mnop</i>	Muskulatur des Notopodiums	<i>rpj</i>	roter Pigmentfleck
<i>ms</i>	Mittelstück		
<i>mt</i>	medianer Tentakel	<i>s</i>	Schwanz
<i>mu</i>	Mundöffnung	<i>sb</i>	Sägeborsten
<i>mvm</i>	medio-ventrale Längsmuskulatur	<i>sh</i>	Sinneshärchen
		<i>shö</i>	Schlundhöhle
<i>k</i>	Kopf	<i>sk</i>	Schlundkommissur
<i>kdga</i>	kleiner Drüsengang	<i>sn</i>	Saugnapf
<i>ke</i>	Kern	<i>sp</i>	Spermien
<i>ko</i>	Kopulationsorgan	<i>spps</i>	Spermiogenesestadien
<i>ku</i>	Kutikula	<i>sph</i>	Sphinkter
		<i>stp</i>	Spermatophore
<i>n</i>	Nephridium	<i>ssw</i>	schnell schlagende Wimper
<i>nei</i>	nicht zur Ablage gelangendes Ei	<i>sw</i>	Schlundwandung
<i>nep</i>	Neuropodium		
<i>ng</i>	Netzgewebe im Coelom	<i>ur</i>	Uriten
<i>nop</i>	Notopodium		
<i>npg</i>	Neuropilemmasse des Gehirns	<i>vc</i>	Ventralcirrus
		<i>ver</i>	Verdauungstrakt
<i>oe</i>	Oesophagus	<i>vs</i>	Vesicula seminalis
<i>öm</i>	männliche Geschlechtsöffnung		
<i>örcg</i>	Öffnung des receptaculären Gewebes (Vaginalporus)	<i>wb</i>	Wimperbüschel
<i>öw</i>	weibliche Geschlechtsöffnung	<i>we</i>	Wimperepithel
		<i>wk</i>	Wimperkranz
<i>p</i>	Penis	<i>wt</i>	Wimpertrichter
<i>pam</i>	Parapodienmuskulatur	<i>zy</i>	Zytophore

### Literatur

- ALIKUNHI, K. H.: A new hermaphrodite species of *Microphthalmus* from the sandy beach of Madras. J. Roy. Soc. Bengal, Sci. 14, 17—25 (1948).
- On *Anophthalmus* (Fam. Hes.), a new genus of Polychaeta with description of four new species from the sandy beach of Madras. Proc. Indian. Sci. Congr. 35th, p. 192 (1949).

- ALIKUNHL, K. H.: Genital papillae and sperm-sacs in the pisionid polychaete, *Pisionidens indica*. Proc. Indian. Sci. Congr. 35th, p. 192 (1949).
- On the reproductive organs of *Pisione remota* (Southern) together with a review of the family Pisionidae (Polych.). Proc. Indian. Acad. Sci., Sect. B **33**, 14—31 (1951).
- AUGENER, H.: Beitrag zur Polychaetenfauna der Ostsee. Kiel. Meeresforsch. **3**, 133—147 (1940).
- AX, P.: Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. Zool. Jb. Syst. Ökol. **80**, 277—378 (1951).
- Monographie der Otoplanidae (Turbellaria). Morphologie und Systematik. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. Math. Naturw. Kl. (1955) **13**, 501—796 (1956).
- Die Ausbildung eines Schwanzfadens in der interstitiellen Sandfauna und die Verwertbarkeit von Lebensformcharakteren für die Verwandtschaftsforschung. Zool. Anz. **171**, 51—76 (1963).
- Das chordoide Gewebe als histologisches Lebensformmerkmal der Sandlückenfauna des Meeres. Naturwiss. Rdsch. **19**, 282—289 (1966).
- Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **9**, Sonderbd. 2, 15—65 (1966).
- BANSE, K.: Polychaeten aus Rovinj (Adria). Zool. Anz. **162**, 295—313 (1959).
- BERGMANN, W.: Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Z. wiss. Zool. **73**, 277—301 (1902).
- Über das spätere Schicksal der Zwitterdrüse von *Hesione sicula*. Zool. Anz. **26**, 415—417 (1903).
- BOADEN, P. J. S.: Behaviour and distribution of the archiannelid *Trilobodrilus heideri*. J. marine biol. Ass. **43**, 239—250 (1963).
- BOBRETZKY, N.: On the fauna of the black sea [in Russisch]. Zap. Kiev. Obshch. Estet. **1**, 1—26 (1870).
- K utscheniyn ob organach rasmnoschenija u annelid. Zap. Kiev. Obshch. Estet. **6**, 61—86 (1880).
- BOHN, G.: Attitudes et mouvements des Annelides. Essai de psycho-physiologie éthologique. Ann. Sci. natur., Paris **3** (Sér. IX, Zool.), 35—144 (1906).
- BOIS-REYMOND MARCUS, E. DU: On a new archiannelid, *Saccocirrus gabriellae*, from Brazil. Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo **2**, 1—6 (1946).
- CERRUTI, A.: Ricerche sull'anatomia e sulla biologia del *Microspio mecznikowianus* Clprd. con speciale riguardo ai nefridii. Atti R. Accad. Sci. Fis. Nat. Napoli **13**, 1—35 (1908).
- CLARK, R. B.: Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. p. 1—313. Oxford 1964.
- , and M. E. CLARK: The ligamentary system and the segmental musculature of *Nephtys*. Quart. J. micr. Sci. **101**, 149—176 (1960).
- COGNETTI, G.: I Policheti dei fondi a sabbia grossolana del litorale livornese. Boll. Zool. **29**, 1—5 (1962).
- DALES, R. P.: The polychaete stomodeum and the interrelationships of the families of polychaeta. Proc. Zool. Soc. Lond. **193**, 289—328 (1962).
- DAVENPORT, D., and J. F. HICKOK: Notes on the early stages of the facultative commensal *Podarke pugettensis* JOHNSON (Poly. Hes.). Ann. Mag. nat. Hist. **10**, 625—631 (1957).
- DEHORNE, A.: Observations sur la biologie de *Nereis diversicolor* O. F. Müller. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. (Paris) **180**, 1441—1442 (1925).
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C.: Eaux souterraines littorales de la Côte Catalane Francaise. Vie Milieu **5**, 408—451 (1954).
- Biologie des eaux souterraines littorales et continentales, p. 1—740. Paris 1960.

- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C., R. SEWING et S. GERLACH: Recherches sur la faune des eaux souterraines littorales du Golfe de Gascogne. *Vie Milieu* **5**, 373—407 (1954).
- EISIG, H.: Monographie der Capitelliden des Golfs von Neapel. *Fauna Flora Golf. Neapel* **16**, 1—906 (1887).
- Über das Vorkommen eines schwimmblassenähnlichen Organs bei Anneliden. *Mitt. zool. Stn. Neapel* **2**, 255—304 (1881).
- ELLASON, A.: Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. V. Polychaeta. *Acta Univ. lund., Avd.* **2**, 16, 1—103 (1920).
- FAGE, L.: Recherches sur les organes segmentaires des Annelides Polychaetes. *Ann. Sci. natur., Paris* **3** (Sér. 9, Zool.), 261—411 (1906).
- FALLER, A.: Zur Frage der Struktur der glatten Muskelzellen von *Hirudo medicinalis* L. *Z. Zellforsch.* **63**, 799—815 (1964).
- FAUVEL, P.: Polychètes errantes in: *Faune de France* **5**, 1—488 (1923).
- FIZE, A.: Contribution à l'étude de la microfaune des sables littoraux du Golfe d'Aigues-Mortes. *Vie Milieu* **14**, 670—744 (1963).
- FRANZEN, A.: On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon, and biology of fertilisation among invertebrates. *Zool. Bidr. Uppsala* **31**, 355—482 (1956).
- FRIEDRICH, H.: Polychaetenstudien I—III. *Kiel. Meeresforsch.* **1**, 343—345 (1937).
- Polychaeta in: *Tierwelt d. Nord- u. Ostsee* **6b**, 1—200 (1939).
- Mitteilungen über neue und wenig bekannte Polychaeten aus Mittel- und Südamerika. *Senckenberg. biol.* **37**, 57—68 (1956).
- FOXON, G. E. H.: Observations on the locomotion of some arthropods and annelids. *Ann. Mag. Nat. Hist.* **10**, 403—419 (1936).
- GERLACH, S. A.: Nematoden aus dem Küstengrundwasser. *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. Math. Naturw. Kl.* **6**, 315—372 (1952).
- Die biozönotische Gliederung der Nematodenfauna an den Deutschen Küsten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **41**, 411—512 (1953).
- Die Tierwelt des Küstengrundwassers von San Rossore (Tyrrhenisches Meer). *Physiol. comp. ('s.-Grav.)* **4**, 53—73 (1955).
- GIDHOLM, L.: Sur quelques polychètes Syllidiens des sables de la region de Roscoff avec description de deux nouvelles espèces. *Cah. Biol. mar.* **3**, 249—260 (1962).
- On the morphology of the sexual stages, mating and egg-laying in *Autolytus*. *Zool. Bidr. Uppsala* **37**, 1—44 (1965).
- GOODRICH, E. S.: On the nephridia of the polychaeta, part I, III. *Quart. J. micr. Sci.* **40**, **43**, 185—196, 699—748 (1898, 1900).
- On the structure and affinities of saccocirrus. *Quart. J. micr. Sci.* **44**, 413—427 (1901).
- *Nerilla* an archiannelid. *Quart. J. micr. Sci.* **57**, 397—425 (1912).
- On a new hermaphrodite syllid. *Quart. J. micr. Sci.* **73**, 651—666 (1930).
- The study of nephridia and genital ducts since 1895. *Quart. J. micr. Sci.* **86**, 113—392 (1945).
- GRAY, J.: Studies in animal locomotion VIII. The kinetics of locomotion of *Nereis diversicolor*. *J. exp. Biol.* **16**, 9—17 (1939).
- GRAY, J. S.: The behaviour of *Protodrilus symbioticus* (Giard) in temperature gradients. *J. anim. Ecol.* **34**, 455—461 (1965).
- GREGORY, L. H.: Segmental organ of *Podarke obscura*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* **13**, 280—287 (1907).
- HANSTRÖM, B.: Das zentrale und periphere Nervensystem des Kopflappens einiger Polychaeten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **7**, 543—596 (1927).
- HARTMANN, O.: Literature of the polychaetous annelids, p. 1—290. Los Angeles 1951.
- Catalogue of the polychaetous annelids of the world, vol. 23, p. 1—628, part. I; II. Los Angeles: Allan Hancock Found. Publ. 1959.

- HARTMANN-SCHRÖDER, G.: Einige Polychaeten aus dem Küstengrundwasser der Bimini-Inseln (Bahamas). Kiel. Meeresforsch. **14**, 233—240 (1958).
- Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitr. Neotrop. Fauna **1**, 69—183 (1959).
- Zur Polychaeten-Fauna von Peru. Beitr. Neotrop. Fauna **2**, 1—44 (1960).
- Polychaeten aus dem Roten Meer. Kiel. Meeresforsch. **16**, 69—125 (1960).
- Zweiter Beitrag zur Polychaetenfauna von Peru. Kiel. Meeresforsch. **18**, 109—147 (1962).
- Zum Problem der Anpassung von Polychaeten an das Leben im Küstengrundwasser. Mitt. Zool. StInst. Hamb. **60**, 67—78 (1964).
- , u. G. HARTMANN: Zur Kenntnis des Eulitorals der chilenischen Pazifikküste und der argentinischen Küste Südpatagoniens unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Mitt. Zool. StInst. Hamb., Ergzbd. zu **60**, 5—270 (1962).
- HEMPPELMANN, F.: Archiannelida und Polychaeta. In: Handbuch der Zoologie, W. KÜKENTHAL u. T. KRUMBACH, Bd. 2, S. 1—212. Berlin u. Leipzig: W. de Gruyter & Co. 1931—1934.
- HERPIN, R.: La ponte et le développement chez une Annelide polychète sédentaire: *Nicolea zostericola* Mgrn. C. R. hebdom. Séanc. Acad. Sci. (Paris) **180**, 864—866 (1925).
- HESSLE, C.: Einiges über die Hesioniden und die Stellung der Gattung *Ancistrosyllis*. Ark. Zool. **17A**, 1—36 (1925).
- JÄGERSTEN, G.: Über den Bau des Kopulationsapparates und den Kopulationsmechanismus bei *Dinophilus*. Zool. Bidr. Uppsala **22**, 61—86 (1944).
- Studies on the morphology, larval development and biology of *Protodrilus*. Zool. Bidr. Uppsala **29**, 427—511 (1952).
- JUST, E.: Breeding habits of the heteronereis form of *Platynereis megalops* at Woods Hole, Mass. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole **27**, 201—212 (1914).
- KARLING, T. G.: Zur Kenntnis von *Stygocapitella subterranea* Knöllner und *Parergodrilus heideri* Reisinger (Annelida). Ark. Zool. **11**, 307—342 (1958).
- Über einige neue und ungenügend bekannte Turbellaria Eukalyptorhynchia. Zool. Anz. **172**, 159—183 (1964).
- KOSSWIG, C.: Zur Phylogenese sog. Anpassungsmerkmale bei Höhlentieren. Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., Leipzig **45**, 493—512 (1960).
- LA GRECA, M.: Sulla presenza nel Mediterraneo di *Lycastoides pontica* (Bobr.), *Microphthalmus fragilis* (Bobr.) e *Microphthalmus similis* (Bobr.). Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli **2**, 1—16 (1950).
- LAUBIER, L.: Deux polychètes interstitielle des plages de Corse. Vie Milieu **15**, 813—815 (1964).
- , u. J. PARIS: Annélides Polychètes. Faune Mar. Pyr. Orient. **4**, 1—80 (1962).
- MALACQUIN, A.: Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. Mém. Soc. Sci. Agric. Arts, Lille I—477 (1893).
- MANTON, S. M.: The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part I, The locomotion of *Peripatus*. J. Linnean Soc. Lond. **41**, 529—570 (1950).
- The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part II, General introduction to the locomotory mechanisms of the arthropoda. J. Linnean Soc. Lond. **42**, 93—117 (1952).
- The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part III, The locomotion of the chilopoda and pauropoda. J. Linnean Soc. Lond. **42**, 118—167 (1952).
- Marine Biological Association: Plymouth Marine Fauna*, 3. Ausg., S. 1—457. 1957.

- MARINOV, T.: I. Beitrag zur Kenntnis unserer Schwarzmeer-Polychaetenfauna. Trud. chernomorsk. biol. Sta. Varna **19**, 55—57 (1957).
- Über die Polychaetenfauna der Sandbiozönose vor der Bulgarischen Schwarzmeerküste. Bull. Inst. Centr. Rech. Sci. Pisc. Pêch. Varna **3**, 61—78 (1963).
- MECZNIKOW, E.: Beiträge zur Kenntnis der Chaetopoden. Z. wiss. Zool. **15**, 334—335 (1865).
- NOLTE, W.: Annelidenlarven. In: Nord. Plankton, Zool. Teil (1936), Bd. 5, 59—169. Kiel u. Leipzig: Lipsius u. Fischer 1942.
- PETTIBONE, M. H.: Marine polychaete worms of the New England region. I. Aphroditidae through Trochochaetidae. Bull. U. S. nat. Mus. **227**, 1—356 (1963).
- RASMUSSEN, E.: Faunistic and biological notes on marine invertebrates III. Biol. Medd. **23**, 1—84 (1956).
- REIMERS, H.: Morphologie der Polychaetengattung *Sphaerodorum*. Monographie. Zool. Jb. Syst. Ökol. **64**, 41—110 (1933).
- REMANE, A.: Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1951, S. 327—359. 1952.
- Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 2. Aufl., S. 1—358. Leipzig 1956.
- , u. E. SCHULZ: Die Strandzonen des Roten Meeres und ihre Tierwelt. Kiel. Meeresforsch. **20**, 5—17 (1964).
- RÉNAUD-DEBYSER, J.: Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon; île de Bimini, Bahamas). Vie Milieu, Suppl. **15**, 1—157 (1963).
- , et B. SALVAT: Éléments de prospérité des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. Vie Milieu **14**, 463—550 (1963).
- RIEDEL, R.: Fauna und Flora der Adria, S. 1—640. Hamburg u. Berlin: Parey 1963.
- RIOJA, E.: Anelidos policquetos de San Vicente de la Barquera (Cantabrico). Trab. Mus. nac. Cienc. nat. Madrid, ser. Zool. **53**, 1—62 (1925).
- ROHDE, E.: Die Muskulatur der Chaetopoden. Zool. Beitr. **1**, 164—205 (1885).
- RULLIER, F.: Recherches sur la morphologie et la reproduction du Néréidien *Micronereis variegata* Clprd. Arch. Zool. exp. gén. **91**, 195—233 (1954).
- SCHMIDT, P.: Quantitativ-ökologische und populationsdynamische Untersuchungen am Mesopsammon des Gezeiten-Sandstrandes von Sylt. Diss. Göttingen 1967.
- SLEWING, H.: *Petitia amphophthalma* n. gen. n. spec. Vie Milieu **6**, 413—425 (1956).
- SÖDERSTRÖM, A.: Studien über die Polychaetenfamilie *Spionidae*. Inaug.-Diss. Uppsala, S. 1—286 (1920).
- SOUTHERN, R.: Archannelida and polychaeta. Proc. roy. Irish. Acad., Clare Isl. Survey **47**, 1—160 (1914).
- STOLTE, H. A.: Analyse außergewöhnlicher Formen der Bewegung bei einigen bodenbewohnenden Polychaeten. Jena Z. Med. Naturw. **67**, 199—220 (1932).
- SWEDMARK, B.: Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodrillus balanoglossoides* (Polych. séd. de la microfaune des sables). Arch. Zool. exp. gén. **92**, 141—220 (1955).
- Étude de la microfaune des sables marins de la région de Marseille. Arch. Zool. exp. gén. (Notes et Révues) **93**, 70—95 (1956).
- On the biology of sexual reproduction of the interstitial fauna of marine sand. Proc. int. Congr. Zool., 15th, London, p. 327—330 (1958).
- The interstitial fauna of marine sand. Biol. Rev. **39**, 1—42 (1964).

- THORSON, G.: Reproduction and larval development of danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the sound (Öresund). Meddr. Kommn. Danm. Fisk.-og Havunders Plankton 4, 1—523 (1946).
- Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1951, 277—327 (1952).
- TREADWELL, A. L.: The cytogeny of *Podarke obscura* Verril. J. Morph. 17, 399—486 (1901).
- UHLIG, G.: Eine einfache Methode zur Extraktion der vagilen mesopsammalen Mikrofauna. Helg. wiss. Meeresunters. 11, 178—185 (1964).
- USHAKOW, P. W.: Nekotorije nowije dannije po faune polichet Belowo morja. Trudy gos. gidrol. Inst. 8, 81—84 (1939).
- Polychaeten der fernöstlichen Meere der UdSSR [in Russisch]. Akad. Nauk. USSR, Opredeliteli Fauna USSR 56, 1—445 (1955).
- VALKANOV, A.: 1. Beitrag zur Kenntnis der Schwarzmeerfauna. 2. Zwei neue Polychaeten für das Schwarze Meer. 3. Die Tardigraden des Schwarzen Meeres. Trud. chernomorsk. biol. Sta. Varna 18, 55—61 (1954).
- WEBSTER, H. E., and J. E. BENEDICT: The annelida chaetopoda from Provincetown and Wellfleet, Mass. U. S. Com. Fish. Wash. Rep. for 1881, 699—747 (1884).
- The annelida chaetopoda from Eastport, Maine. U. S. Com. Fish. Wash. Rep. for 1885, 707—755 (1887).
- WESTHEIDE, W.: Zur Polychaetenfauna des Eulitorals der Nordseeinsel Sylt. Helg. wiss. Meeresunters. 13, 203—209 (1966).
- Die Gattung *Trilobodrilus* (Archannelida, Polychaeta) von der deutschen Nordseeküste. Helg. wiss. Meeresunters. 16 (im Druck) 1967.
- u. P. AX: Bildung und Übertragung von Spermatophoren bei Polychaeten. (Untersuchungen an *Hesionides arenarius* Friedrich.) Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1964, 196—203 (1965).
- ZELINKA, G.: Monographie der Echinodera. Leipzig 1928.

DR. WILFRIED WESTHEIDE  
Biologische Anstalt Helgoland  
2282 List/Sylt