

Larvenentwicklung und Metamorphose von *Pycnogonum littorale* (Chelicerata, Pantopoda)*

Walter Behrens**

Abteilung Allgemeine Zoologie (Biologie I), Universität Ulm, Oberer Eselsberg, D-7900 Ulm/Donau, Federal Republic of Germany

Larval development and metamorphosis of *Pycnogonum littorale* (Chelicerata, Pantopoda)

Summary. Techniques are described for the continuous rearing of the pycnogonid *Pycnogonum littorale* in the laboratory. The larvae feed as ectoparasites on a polyp, *Clava multicornis* (Coelenterata, Hydrozoa). From hatching from the egg up to the stage with the definite body shape six moults occur. The first larval stage is the protonymphon. At the first moult it loses adhesive structures typical for this stage. After the second moult three swollen appendices become obvious at the posterior part of the larval body, indicating a region of predominant growth. At each of the four subsequent moults a new segment with one pair of definitive legs each is established by an anamery in addition to the three pairs of preliminary larval extremities. However, at the fifth moult the three pairs of larval legs and the larval proboscis vanish. A much bigger definitive proboscis is established. At the same time the animal changes its host and subsequently feeds on *Metridium senile* (Coelenterata, Anthozoa).

This moult is the main step in the metamorphosis of the larva to the juvenile stage. It is only completed by the growth of one more pair of definitive legs at the sixth moult. The larval stages are described with special regard to the extremities, the proboscis, and fine structures of the cuticle like bristles, spinning- and other gland associated structures, and dorsal humps using scanning electron microscopy. Bristled claws and prickles are explained to have adhesive functions.

Newly hatched larvae have a body length of 0.15 mm and grow up to about 1 mm after the fifth moult (change of the host). Under laboratory conditions at 15° C the larval development from hatching to the fifth moult (time point for losing larval extremities and proboscis) takes 67 days in minimum and 83 days in average..

Zusammenfassung. Es werden Haltungsmethoden beschrieben, die es ermöglichen, *Pycnogonum littorale* kontinuierlich im Labor zu züchten. Die Larven leben ectoparasitisch an dem Hydroidpolypen *Clava multicornis* (Coelenterata, Hydrozoa). Sie durchlaufen bis zur Vollendung der juvenilen Form 6 Häutungen. Das erste Stadium ist das Protonymphonstadium. Bei der ersten Häutung gehen die für dieses Stadium typischen Haftorgane, die langen Spindorne der Cheliphoren und die Borsten der Terminalklauen verloren.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft SFB 87, Projekt A1, D. Bückmann

** Teil der Dissertation von W. Behrens, Universität Ulm

Bei der zweiten Häutung tritt am caudalen Larvenende eine dreizipfelige Wachstumszone auf. Bei der 3. bis 6. Häutung wird zusätzlich zu den drei larvalen Extremitätenpaaren im Sinne einer Anamerie jeweils am Körperende ein weiteres Segment mit einem definitiven Laufbeinpaar neu gebildet.

Bei der 5. Häutung wird der vordere larvale Körperabschnitt mit den drei Paar Larvenextremitäten und dem Larvenrüssel zurückgebildet. Es entsteht der viel größere, definitive Rüssel. Diese Umwandlung ist funktionell mit dem gleichzeitig erfolgenden Wirtswechsel von *Clava multicornis* auf *Metridium senile* (Coelenterata, Anthozoa) verbunden. Sie ist der entscheidende Schritt der Metamorphose der Larve zum juvenilen Stadium. Ihr folgt nur noch das Auswachsen des vierten definitiven Beinpaars bei der 6. Häutung.

Die Larven werden rasterelektronenmikroskopisch untersucht. Ihre Extremitäten, der Rüssel und Feinstrukturen der Cuticula wie Borsten, Spindorne, Drüsenporen und Dorsalhöcker werden beschrieben. Borstentragende Klauen und Spindorne werden funktionell gedeutet. Sie dienen der Anheftung an das Wirtstier.

Die frisch aus dem Ei geschlüpften Larven sind 0,15 mm, die sechsbeinigen Tiere beim Wirtswechsel nach der 5. Häutung ca. 1 mm lang. Die ersten 5 Häutungsintervalle, also bis zum Verlust der Larvalorgane, dauern unter Laborbedingungen bei 15° C minimal 67 Tage, im Mittel 83 Tage.

A. Einleitung

Die Biologie der Pantopoden ist bislang kaum untersucht (Zusammenfassung bei Helfer und Schlottko 1935). Erst neuere Arbeiten befassen sich mit ihrer Ökologie und Physiologie (Lotz 1968; Lotz und Bückmann 1968; Schmidt 1971; Schmidt und Bückmann 1971; Jarvis und King 1972, 1979; King 1973; van Deurs 1974; Nakamura 1981; Behrens und Bückmann 1983) und mit phylogenetischen Fragen (Munilla und de Haro 1981). Das hohe erdgeschichtliche Alter der Pantopoden und ihre große Formenstabilität in der Phylogenie (Bergström et al. 1980) lassen in vieler Hinsicht ursprüngliche Verhältnisse erwarten.

Als bestuntersuchte Pantopodenart kann *Pycnogonum littorale* gelten (Dohrn 1881; Prell 1910; Bouvier 1914; Lotz und Bückmann 1968; Schmidt 1971; Schmidt und Bückmann 1971; Jarvis und King 1972; Behrens und Bückmann 1983). Jedoch sind die Larven selbst bei dieser Art bislang nur anhand von Präparaten beschrieben worden (Dogiel

1913). Ihre Entwicklung wurde noch nie am lebenden Tier beobachtet.

Die vorliegende Arbeit soll diese Lücke schließen. Es wurden Methoden zur Zucht der Tiere im Labor entwickelt. Die aufeinanderfolgenden Larvenstadien, ihre morphologischen Unterschiede, die Zahl und Dauer der Häutungsintervalle, das Längenwachstum und der Ablauf der Häutungen einschließlich der Metamorphose werden beschrieben.

Die Ergebnisse sind zugleich die Grundlage für eine kontinuierliche Laborzucht, welche weitere Arbeiten zur Physiologie und Biochemie dieser Tiere ermöglichen soll.

B. Material und Methoden

Adulte Pantopoden der Art *Pycnogonum litorale* (Ström) wurden an einem küstennahen Damm im Jadebusen bei Wilhelmshaven gesammelt. Im Labor werden sie gemeinsam mit Seenelken der Art *Metridium senile* L., ihrem bevorzugten Nahrungstier (Wyer und King 1974) in runden Trovidur®-Töpfchen von 40 cm³ Inhalt gehalten. Deckel und Boden der Gefäße sind mit PVC-Gaze der Maschenweite 0,3 mm bespannt. Alle Kleinkäfige dieser Art stehen, um eine gute Durchströmung zu gewährleisten, aufrecht auf der Seitenkante in ständig belüfteten Vollgasaquarien von 8–20 l Inhalt. Anfangs wurde natürliches Seewasser von Wilhelmshaven und Helgoland verwendet, später mit gleich guten Ergebnissen auch künstlich hergestelltes Seewasser (Tropic Marin, Dreieich). Etwa alle vier Wochen wurden 15–30% des Volumens in den Aquarien durch frisches Seewasser ersetzt. Die Salinität wurde dabei mittels Leitfähigkeitsmessung kontrolliert und entsprechend den Verhältnissen im Jadebusen zwischen 2,7 und 3‰ eingestellt. Der pH-Wert des Wassers schwankte zwischen 8,1 und 8,4. Alle Tiere lebten gleichbleibend bei 15°C unter Normaltagsbedingungen (L:D=12:12).

Die adulten Pantopoden wurden in Gruppen bis zu 16 Tieren (Geschlechterverhältnis 1:1) in einem Käfig der oben beschriebenen Art gehalten.

Verpaarte Tiere wurden einmal wöchentlich abgesammelt und isoliert. Nach der Oviposition wurde das Männchen, welches die Eier mit sich herumträgt, jeweils in einen anderen Käfig umgesetzt. Diese Käfige waren mit Gaze der Maschenweite 40 µm bespannt und hielten die schlüpfenden Protonymphonlarven zurück. Als Nahrung für die Larven wurden Hydroidpolypen der Art *Clava multicornis* (Forskål) verwendet. Diese Hydrozoenart ist das einzige bisher bekannte Nahrungstier der Larven von *P. litorale* (Dogiel 1913) und wurde nach der Methode von Fischer (1976) gezüchtet. Frisch geschlüpfte Protonymphonlarven hefteten sich selbst an ihre Wirtstiere an oder wurden mit einem weichen Pinsel übertragen.

Für die rasterelektronenmikroskopischen (REM) Untersuchungen wurden alle Larven in 3,5%iger Glutaraldehydlösung in einem Gemisch aus 0,2 M Cacodylatpuffer und Seewasser (1:1) bei pH 7,4 fixiert und mit 2%iger Osmiumsäure nachbehandelt. Anschließend wurde fünfmal mit 0,1 M Cacodylatpuffer gewaschen und in aufsteigender Alkoholreihe entwässert. Unmittelbar vor dem Bedampfen mit Gold wurden alle Objekte einer „kritische-Punkt-Trocknung“ unterzogen.

Zur Längenbestimmung wurden die Larven der Stadien I und II von den Hydroidpolypen entfernt und mikroskopisch mit einem Okularmikrometer vermessen. Alle späteren Stadien wurden unmittelbar an den Stolonen der Poly-

pen sitzend unter einer Stereolupe ebenfalls mit einem Okularmikrometer gemessen.

Als „Körperlänge“ der Stadien I bis V wurde die Entfernung zwischen der Vorderkante des Kopfes und dem Abdomenende definiert. Nach der Metamorphosehäutung, also im Stadium VI, wurde die Körperlänge wie bei den juvenilen und adulten Tieren von der Proboscisspitze bis zum Abdomenende gemessen. Die Meßgenauigkeit der Okularmikrometernmethode beträgt unter den gegebenen Umständen ± 15 µm. Bei den Meßserien werden im folgenden nur dann Standardabweichungen angegeben, wenn sie größer sind als dieser methodische Fehler.

C. Ergebnisse

1. Allgemeine Beschreibung der Larven

Die Rumpfteile und die Extremitäten von Pantopodenlarven werden nach den Vorschlägen von Helfer und Schlottke (1935) benannt. Ihre Terminologie wird – wo erforderlich – erweitert.

Larven verschiedener Häutungsintervalle unterscheiden sich morphologisch voneinander. Sie werden im folgenden als Larvenstadien I bis V bezeichnet. Die Tiere im anschließenden Häutungsintervall können wegen ihrer morphologischen Besonderheiten nicht mehr den Larven zugeordnet werden. Sie stehen an der Schwelle zum juvenilen Lebensabschnitt und werden als Tiere im Entwicklungsstadium VI bezeichnet.

Das Larvenstadium I heißt seit Hoek (1881) auch „Protonymphon“. Der Mundfortsatz der Larvenstadien I bis V wird im folgenden „larvaler Rüssel“, der des Stadiums VI „definitiver Rüssel“ oder „Proboscis“ genannt.

Der unsegmentierte Rumpfabschnitt jeder Larve trägt drei larvale Extremitätenpaare: *p1*, *p2* und *p3*. Synonym für *p1* wird die Bezeichnung „Cheliphoren“ verwendet (Helfer und Schlottke 1935). Sie weist auf die Funktion dieses Extremitätenpaares als Scheren hin. Jeder Cheliphor besteht aus einem Grund- oder Basalglied (*b*), einem unbeweglichen (*su*) und einem beweglichen Scherenfinger (*sb*). *p2* und *p3* sind die „Larvalbeine“ (vgl. Abb. 1).

Im Laufe der Entwicklung werden an den Rumpf caudad Segmente angelagert. Sie tragen je ein weiteres definitives Extremitätenpaar, *p4*, *p5* usw., die auch „Laufbeinpaare“ genannt werden. Alle Extremitäten sind Gliederextremitäten und tragen an ihrem Ende je eine Terminalklaue. Die Beine *p1*, *p2* und *p3* besitzen an ihren Basalgliedern je einen Fortsatz, der einen langen Drüsen-Ausführgang enthält. Der Fortsatz heißt „Spinndorn“. Weitere Cuticula-Bildungen sind Höcker, Dorne, Borsten und Haare.

2. Protonymphon-Stadium

Frisch geschlüpfte Protonymphonlarven von *P. litorale* sind ca. 150 µm lang. Sie sind hellgrau bis weißlich gefärbt. Ihre Körperwand ist transparent, so daß der Darm von außen zu sehen ist (Abb. 1b).

Der Rumpf ist im ersten Larvenstadium halbkugelig gestaltet und äußerlich unsegmentiert. Die drei Extremitätenpaare *p1*, *p2* und *p3* entspringen seitlich an der Grenzlinie, wo der aufgewölbte Rücken in die flache Bauchplatte übergeht. Jede dieser Extremitäten ist dreigliedrig.

Das Cheliphorenpaar (*p1*) entspringt am Vorderende der Larve (Abb. 1c). Die REM-Aufnahme zeigt zwei mas-

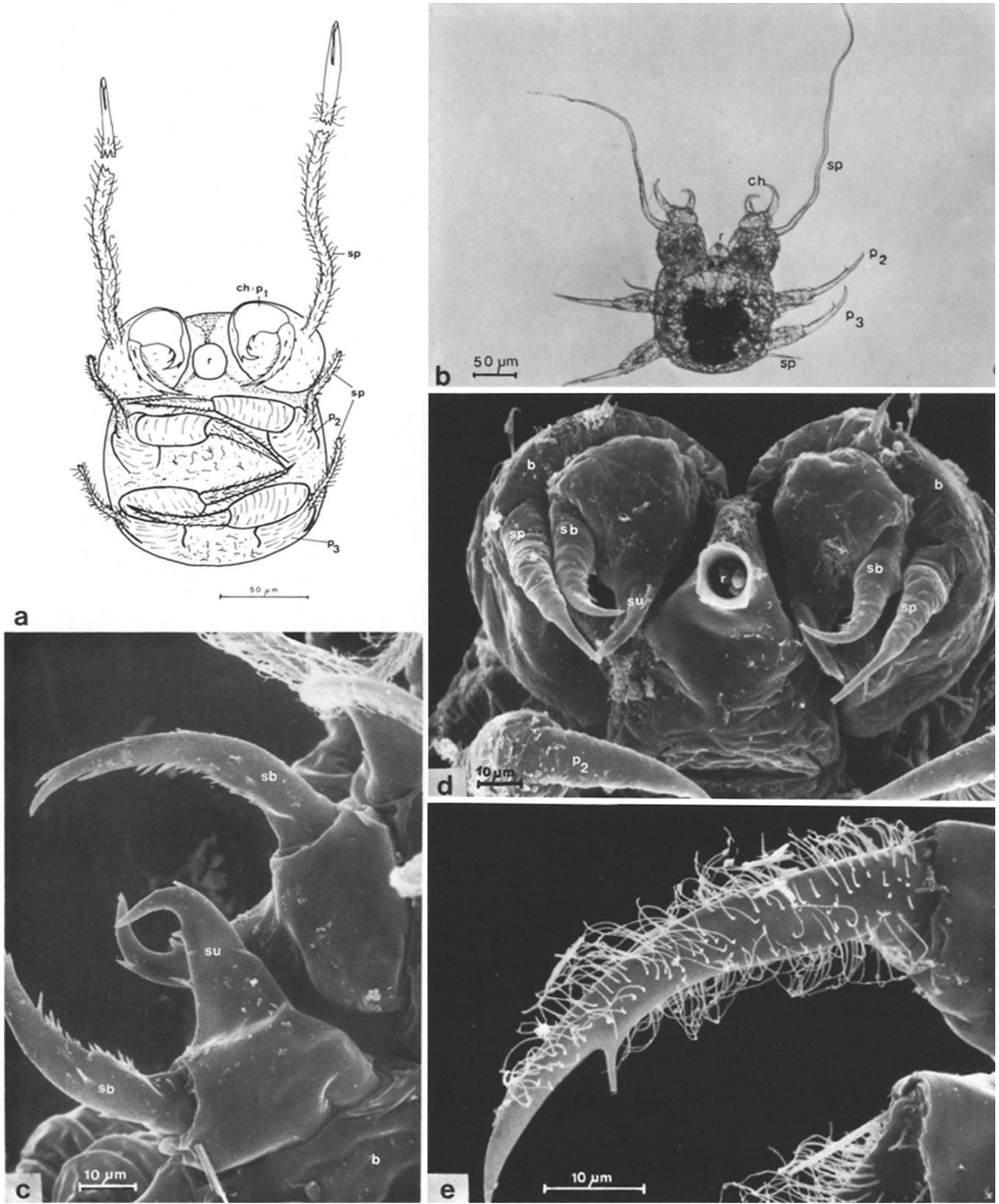


Abb. 1. **a** Larvenstadium I = Protonymphon-Larve, ventrale Ansicht. **b** Larvenstadium I = Protonymphon-Larve, ventrale Ansicht, lichtmikroskopische Aufnahme, Präparat gequetscht. **c** Cheliphoren einer Protonymphon-Larve. **d** Rostraler Körperabschnitt der Larvenstadien I bis V, ventrale Ansicht, Aufnahme vom II. Larvenstadium. **e** Klaue einer Protonymphon-Larve

sige Basalglieder (*b*), die nach unten weisen und dicht nebeneinander liegen. An das große Basalglied schließt sich jeweils ein wesentlich kleineres an, welches einen hakenförmigen Fortsatz bildet, den unbeweglichen Scherenfinger (*su*). Das dritte Glied bildet den nur sanft gebogenen, beweglichen Scherenfinger (*sb*). Der bewegliche Scherenfinger ist stets länger und schlanker als der unbewegliche (Abb. 1c). Beide Finger tragen dornartige Fortsätze. Beim unbeweglichen Scherenfinger stehen zwei Dorne auf der Innenseite der Schere und einer auf der Außenseite. Die Dorne des beweglichen Scherenfingers sind unterschiedlich stark entwickelt und über das ganze Extremitätenglied verteilt. Eine dichte Reihe von Dornen steht auf der Innenkante des beweglichen Scherenfingers.

Die Extremitätenpaare *p2* und *p3* der Protonymphonlarve (Abb. 1) sind einfach gebaute, dreigliedrige Lauf- bzw. Klammerbeine. Auffällig sind die als Klauen ausgebildeten Endglieder. Sie tragen auf der Innenseite jeweils einen Dorn und sind dicht mit feinen Borsten besetzt (Abb. 1e).

In den Basalgliedern aller Extremitäten (*p1* bis *p3*) befinden sich Spinndrüsen. Ihre Ausführungsgänge liegen in langen Röhren, den sogenannten Spinndornen (Abb. 1 und 2). Zwischen den Spinndornen der Extremitätenpaare bestehen auffällige Längenunterschiede. Diejenigen der Cheliphoren sind doppelt so lang wie der Larvenrumpf und immer in Richtung der Körperlängsachse vorgestreckt. Die Spinndorne der Extremitätenpaare *p2* und *p3* sind dagegen kurz und überragen niemals die Gliedmaßen. Sie setzen rechtwinklig zur Körperlängsachse an.

Die kurzen und langen Spinndorne tragen, ebenso wie die Klauen der Laufbeine, einen dichten Borstenbesatz (Abb. 2). Bei den langen Spinndornen der Cheliphoren beginnt er ca. 6–8 μm distal von der Ansatzstelle (Abb. 2a). Bei den kurzen Spinndornen beginnt er unmittelbar an der Basis (Abb. 2c). Die Mündung des Drüsenausführungsganges ist bei allen Spinndornen unbehaart. Die langen Dorne besitzen in diesem kahlen Endabschnitt eine Rinne, die in Richtung des Dorns verläuft (Abb. 2d).

Der Rüssel der Protonymphonlarve entspringt in Form einer dreiseitigen Pyramide am vorderen Rand des Larvenkörpers. Er weist senkrecht nach unten und ist so ausgerichtet, daß eine Kante der Pyramide den schmalen Spalt zwischen den Basalgliedern der Cheliphoren schließt (Abb. 1d). Nach distal bildet der dreiseitige Basalteil des Rüssels ein Rohr, welches sich an seinem Ende trichterförmig erweitert (Abb. 3a) und einen scharfkantigen Rand besitzt. Diese Eigenart zeichnet das Saugorgan als Stanzenrüssel aus. Im Innern des Rüssels befinden sich in Höhe der Übergangsstelle vom Basalteil zum Endrohr drei Zähne (Abb. 3b).

Das Auge der Larve liegt median im Kopfbereich auf der Dorsalseite. Dabei handelt es sich um ein aus nur drei Zellen gebildetes Becherauge (Helfer und Schlottke 1935). Das Pigment dieses Auges ist bei den Protonymphonlarven rubinrot.

Die Körperoberfläche der Larve und die beiden ersten Glieder aller Extremitäten werden überall von einer faltigen Cuticula bedeckt (Abb. 3c). Nur an den mit feinen Borsten besetzten Terminalklauen und den Scherenfingern ist die Oberfläche glatt (Abb. 1). Zwei Strukturen fallen in der runzeligen Cuticula der Protonymphonlarve auf: Poren von Hautdrüsen und Borsten.

Die Hautdrüsen münden stets auf einer kugeligen Erhebung (Abb. 3d). Insgesamt besitzt die Protonymphonlarve

acht Paare solcher Buckeldrüsen, die über den Rumpf der Larve verteilt und in allen Basalgliedern der Extremitäten zu finden sind.

Die Borsten am Rumpf der Protonymphonlarve sind lang und gebogen und entspringen alle aus scharf abgegrenzten Vertiefungen in der Cuticula. In einer solchen Vertiefung entspringen mindestens zwei, höchstens jedoch drei Borsten. Im letzteren Fall ist eine der drei im oberen Drittel keulig verdickt (Abb. 3e).

3. Larvenstadium II

Das II. Larvenstadium von *P. litorale* (Abb. 4a, b) ist im Mittel 183 μm lang. Es ähnelt in seiner Gestalt der Protonymphonlarve. Der Verlust der langen Spinndorne am Extremitätenpaar *p1* ist die auffälligste Veränderung beim Übergang zum II. Stadium. An ihre Stelle treten kurze Spinndorne, die die Cheliphoren nicht überragen. Die Cuticularstruktur weist weitere Unterschiede zur Protonymphonlarve auf.

Die Scherenfinger des II. Stadiums tragen nur noch wenige kräftige Dorne: Einer befindet sich auf der Innenseite jedes unbeweglichen Scherenfingers, während jeder bewegliche fünf bis sechs in einer Reihe angeordnete Dorne trägt (Abb. 4c).

Die Terminalklauen der Gangbeine (*p2* und *p3*) sowie die Spinndorne aller Extremitäten sind beim II. Larvenstadium kahl (Abb. 4d, f). Die Größe der Extremitäten sowie die Gestalt und Lage des Rüssels stimmen völlig mit den Verhältnissen bei der Protonymphonlarve überein.

Die Poren der Hautdrüsen sind beim II. Stadium länglich oval und von einem Wall begrenzt, der seinerseits in einer kraterartigen Vertiefung liegt (Abb. 4e). Die Öffnung mißt in der Längsrichtung 1,5 μm , in der Querrichtung 0,7 μm . Die Anzahl der Hautdrüsen ist gegenüber dem Protonymphonstadium auf 20–25 gestiegen und variiert individuell. In unmittelbarer Nähe der Drüsenausführungsgänge befinden sich beim II. Larvenstadium regelmäßig Doppelborsten des beschriebenen Typs (Abb. 4e).

Die Gestalt der Larve ändert sich im Verlauf des II. Stadiums allmählich durch Wachstum im caudalen Bereich. Dieser wölbt sich langsam vor und bildet einen stumpfen, konischen Körperanhang. Der Umriss der Larve wird eiförmig bis oval. Am Ende des II. Stadiums ist das Längenwachstum der Larve so weit fortgeschritten, daß die Extremitäten (*p1*, *p2*, *p3*) im ersten und zweiten Drittel des Rumpfes inserieren.

4. Larvenstadium III

Das III. Larvenstadium (Abb. 5) ist im Mittel 260 μm lang. Es unterscheidet sich deutlich durch den dreizipfeligen Hinterleib vom II. Stadium. Der mittlere Körperanhang ist abgerundet, die beiden lateralen sind spitz und kegelförmig. Letztere sind die Anlagen weiterer Extremitäten. Die drei Anhänge liegen bei frisch gehäuteten Tieren dicht zusammen. Die beiden lateralen sind deutlich kleiner als der mittlere (Abb. 5b). Im Verlauf des III. Stadiums rücken die Anhänge jedoch auseinander, und die beiden lateralen wachsen kontinuierlich, bis kurz vor der nächsten Häutung der gesamte caudale Körperabschnitt stark angeschwollen ist. Die Cuticula behält auch zu diesem Zeitpunkt ihre Falten und Runzeln.

Am III. Larvenstadium fällt eine quer laufende Rücken-

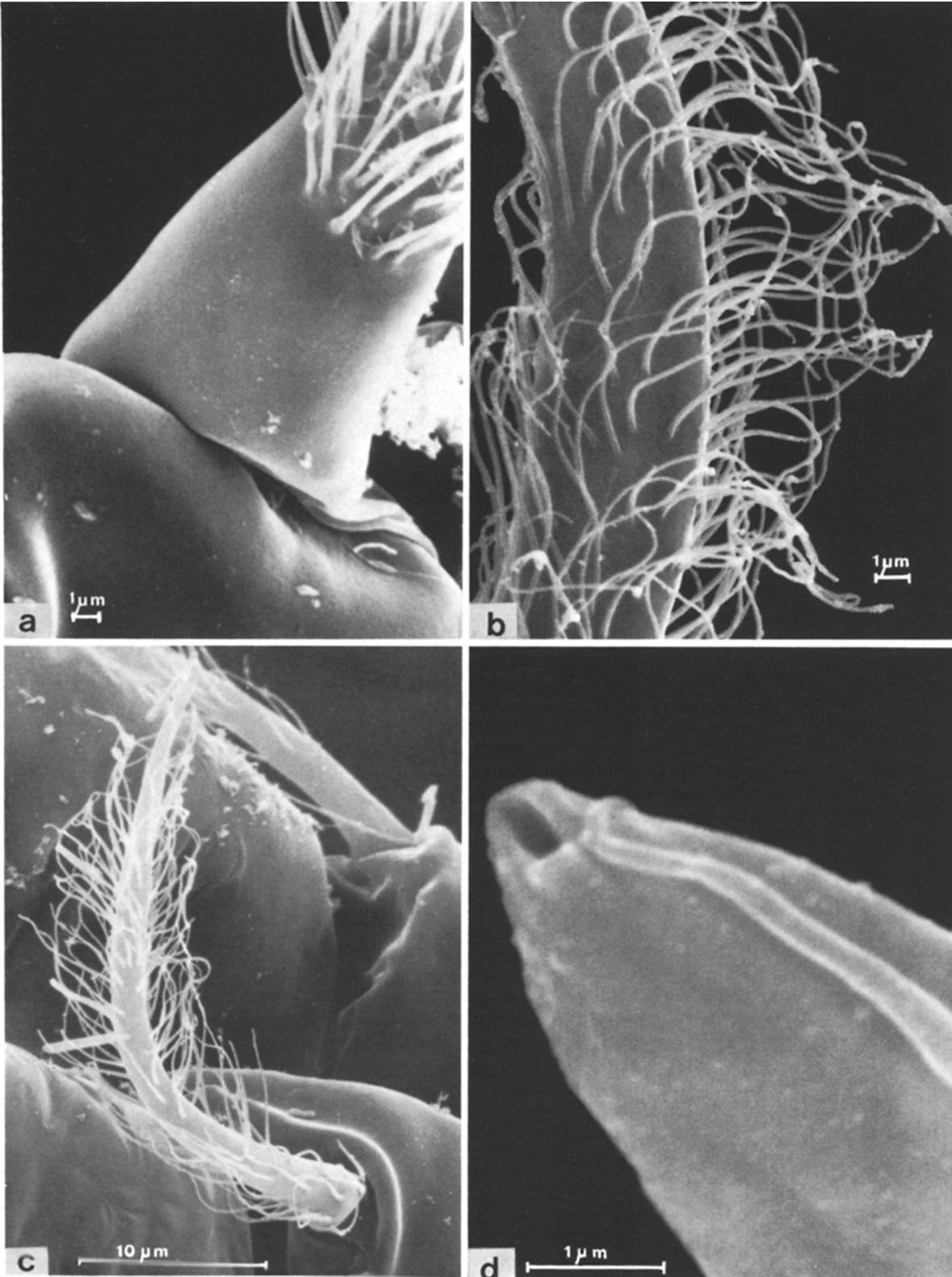


Abb. 2. **a** Ansatzstelle eines Spindornes an p1 einer Protonymphon-Larve. **b** Spindorn einer Protonymphon-Larve, Ausschnitt. **c** Spindorn einer Protonymphon-Larve an p2. **d** Spitze eines Spindornes der p1 bei einer Protonymphon-Larve

furche auf (Abb. 5c). Sie setzt sich weniger deutlich sichtbar bogenförmig hinter der Ansatzstelle des letzten Beinpaars (*p3*) fort und verläuft auf der Ventralseite der Larve in Höhe der *p3* (Abb. 5b). Diese Einschnürung markiert jene

Linie, entlang der die Cuticula bei der Häutung aufreißt. Diese Modifikation des Häutungsverlaufs wird durch die Entstehung des dreizipfeligen Hinterleibes erforderlich (vgl. die Häutungsbeschreibungen S. 274).

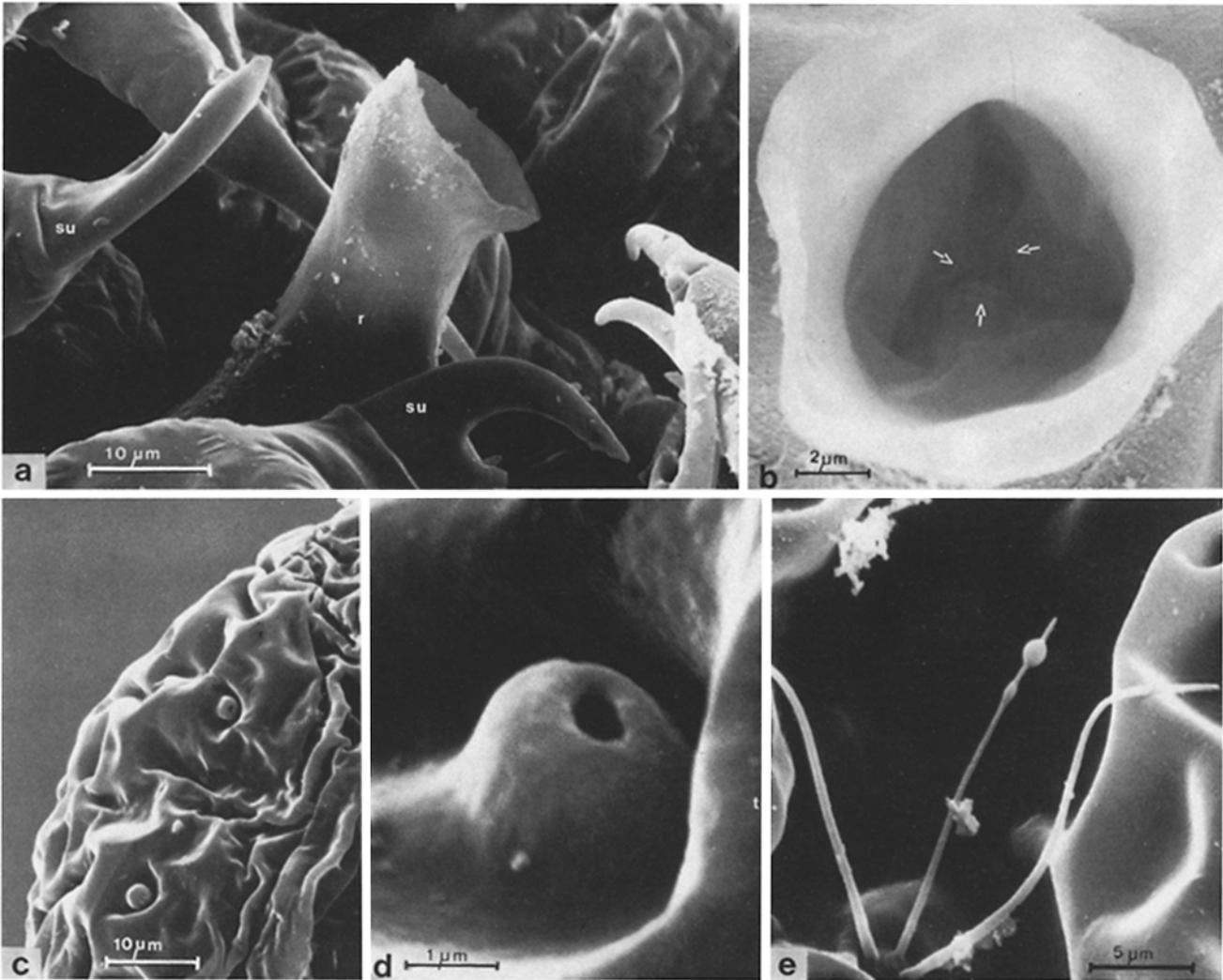


Abb. 3. a Trichterförmig erweiterte Mündung des Rüssels bei einer Protonymphon-Larve. b Lumen des Larvenrüssels mit Zähnen (Pfeile). c Faltige Cuticula und Drüsenpaar bei einer Protonymphon-Larve. d Mündung einer Drüse auf einer kugligen Erhebung. e Ansatzstelle von drei Borsten, davon eine an der Spitze verdickt

Die larvalen Extremitäten des Stadiums III gleichen wiederum in Größe und Gestalt denen des Stadiums II. Sie liegen jedoch wegen des caudalen Längenwachstums jetzt in der vorderen Körperhälfte. Auch der Rüssel und die Spindorne sowie die Haare und die Hautdrüsen unterscheiden sich nicht von denen des II. Stadiums. Lediglich die Anzahl der Haare und Drüsen nimmt bei der Häutung zu. Sie ist jedoch bei Tieren gleicher Entwicklungsstufe verschieden. Im Gegensatz zu den beiden ersten Stadien besitzen diejenigen des Stadiums III zwei nebeneinander liegende Augen.

5. Larvenstadium IV

Das IV. Larvenstadium (Abb. 6a, b) mißt im Mittel 492 µm. Es unterscheidet sich in seiner Gestalt von den vorherigen am auffälligsten durch das große, neu erworbene Extremitätenpaar *p4*. Dies entspringt dem bei der dritten Häutung neu gebildeten und vom rostralen Rumpfabschnitt deutlich abgesetzten hinteren Segment. Die Beine dieses Segmentes bestehen aus je sieben Gliedern und einer Terminalklaue. Die einzelnen Glieder sind durch große Interseg-

mentalhäute miteinander verbunden. Dadurch werden die Beine in alle Richtungen äußerst bewegungsfähig. Die Extremitäten *p4* unterscheiden sich in der Größe beträchtlich von *p2* und *p3*: Sie sind etwa 3,5mal so lang und haben an ihrer Basis einen ca. 4mal größeren Durchmesser (Abb. 6a, b). Das Extremitätenpaar *p4* der Larven ist das erste Laufbeinpaar der juvenilen und adulten Tiere. Caudad an das neu angelegte extremitätenträgende Segment schließt sich wiederum eine dreizipfelige Sprossungszone an. Sie gleicht in ihrem Aussehen und im Wachstum derjenigen, die im III. Larvenstadium angelegt wurde.

Auch der rostrale Rumpfabschnitt der Larve hat sich mit der dritten Häutung auffällig verändert.

Die Spindorne der Larvalextremitäten *p1* bis *p3* sind bis auf winzige Vestigien an den Cheliphoren reduziert worden (Abb. 6a).

Das Rückenschild ist blasig aufgewölbt und hat sich so verbreitert, daß bei dorsaler Betrachtungsweise von den Extremitäten *p1* bis *p3* nichts mehr zu sehen ist (Abb. 6c). Auf dem Rücken der Tiere haben sich vier Höcker gebildet (Abb. 6c), die kurze, spitze Dorne tragen (Abb. 6d). Drei Höcker liegen in einer Linie quer über den Rücken in Höhe

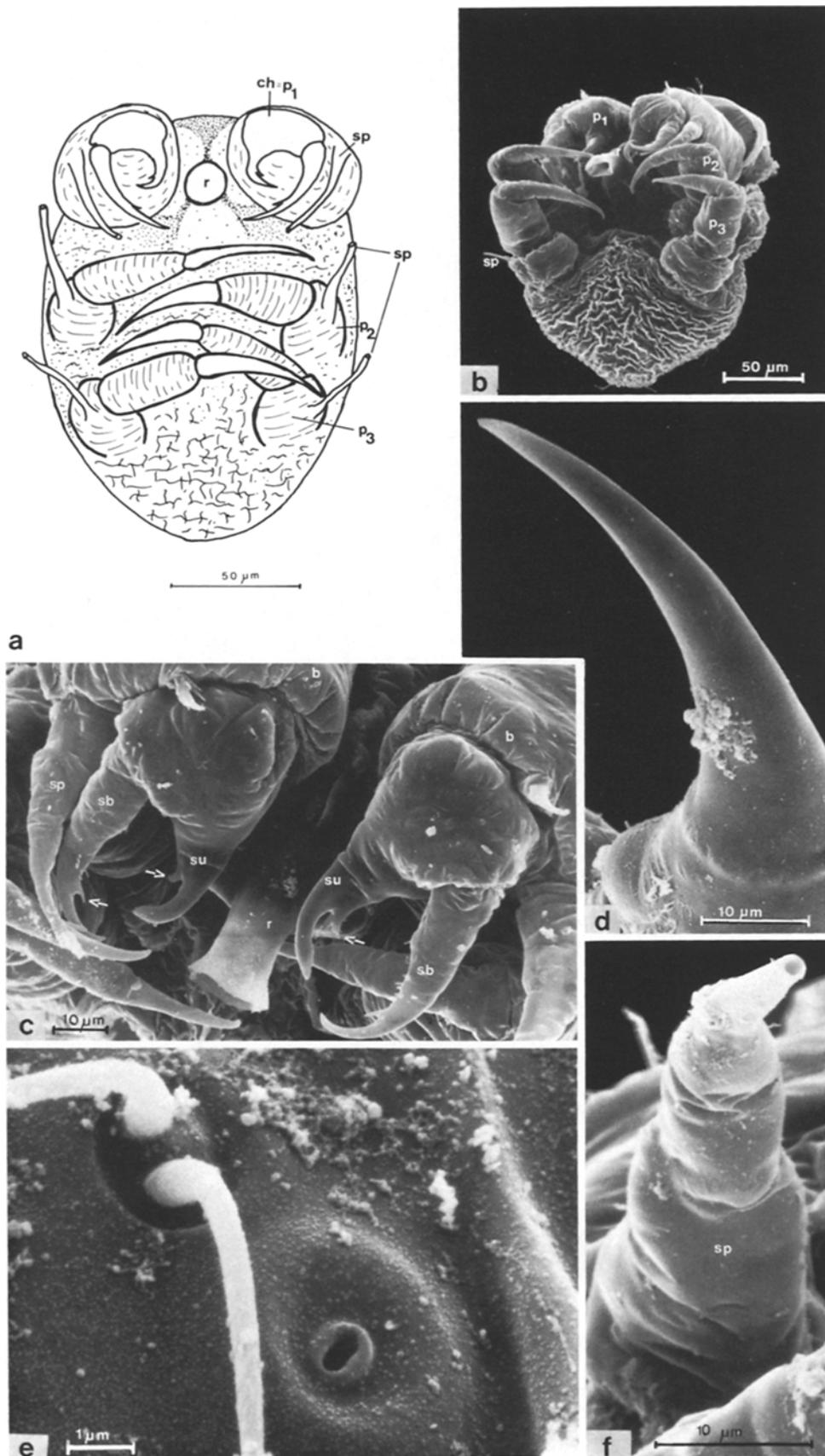


Abb. 4. **a** II. Larvenstadium, ventrale Ansicht. **b** II. Larvenstadium, ventrale Ansicht. **c** Cheliphoren mit Dornen (Pfeile), Rüssel. **d** Terminalklaue. **e** Drüsenporus und Ansatzstelle einer Doppelborste. **f** Spindorn an p2

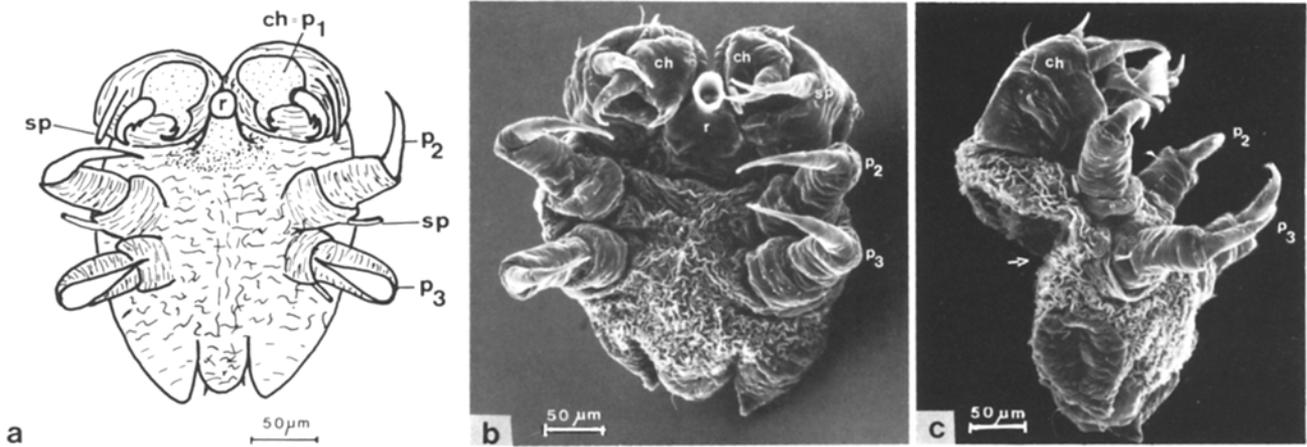


Abb. 5. a III. Larvenstadium, ventrale Ansicht. b III. Larvenstadium, ventrale Ansicht. c III. Larvenstadium in Seitenansicht mit Rückenfurche

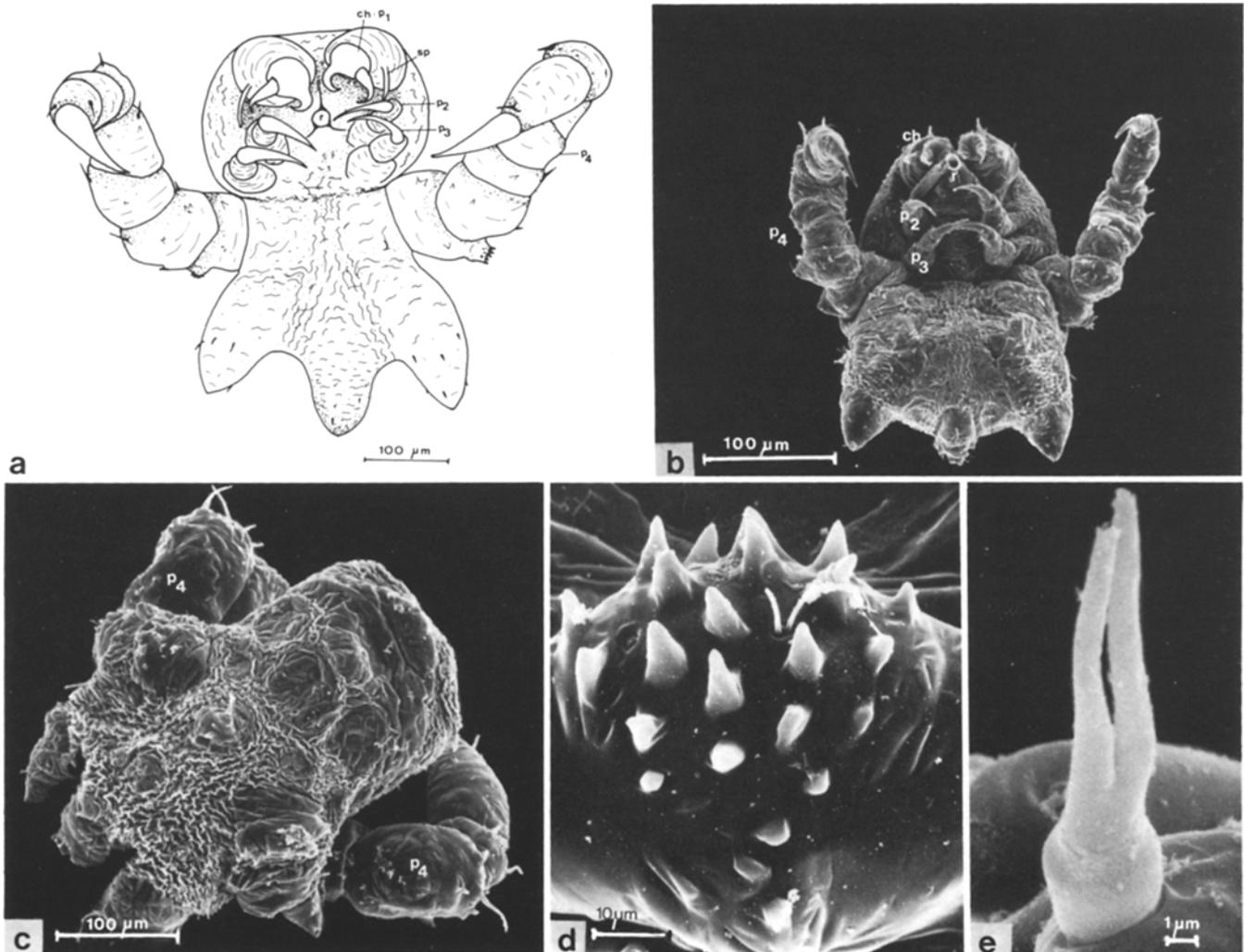


Abb. 6. a IV. Larvenstadium, ventrale Ansicht. b IV. Larvenstadium, ventrale Ansicht. c IV. Larvenstadium, dorsale Ansicht. d Dorsalhöcker. e Gabelborste

der Ansatzstelle des Laufbeinpaars p_4 , der vierte liegt hinter dem mittleren der Querreihe. Ein weiteres höckerartiges Gebilde befindet sich im Kopfbereich der Larve. Es enthält die Augen, deren Anzahl nun auf vier gestiegen ist, und wird Augenhügel genannt. Außer den bereits beschriebenen

nen Borstentypen treten beim Larvenstadium IV und bei allen späteren Stadien Gabelborsten auf (Abb. 6e). Ihre Anzahl und Verteilung ist unregelmäßig. Vorwiegend befinden sie sich auf den Dorsalhöckern und den Extremitäten p_4 .

6. Larvenstadium V

Das V. Larvenstadium (Abb. 7a, b) mißt im Mittel 710 µm und unterscheidet sich vom vorhergehenden durch ein neu angelegtes Extremitätentragendes Segment und zwei weitere Dorsalhöcker.

Das neu erworbene Segment ist rostrad durch eine deutlich sichtbare Intersegmentalfalte (Abb. 7b) von dem davorliegenden abgesetzt. Caudad geht es ohne äußerlich erkennbare Segmentgrenze in die dreizipfelige Sprossungszone über. Das Extremitätenpaar *p5* des Segments gleicht in Aufbau und Größe vollständig dem *p4*. Wie in den beiden vorhergehenden Stadien nimmt der dreizipfelige caudale Körperabschnitt während des V. Stadiums erheblich an Größe zu.

Im Kopfbereich der Larve treten gegen Ende des Stadiums bedeutende Veränderungen auf, die durch die Cuticula hindurch zu beobachten sind. Etwa vier Tage vor der fünften Häutung lösen sich die Gewebe der Cheliphoren (*p1*) und der Larvalextremitäten *p2* und *p3* von der Cuticula und weichen in das Körperinnere zurück. Danach geschieht dasselbe auch mit dem Rüssel und Teilen des Kopfes. Schließlich bleiben von den Extremitäten und dem Rüssel nur die leeren Hüllen stehen. Kopfwärts reichen die Gewebe nur noch bis kurz vor den Augenhügel. Dieser Zustand zeigt eine unmittelbar bevorstehende Metamorphosehäutung an, in deren Verlauf die Larvalextremitäten *p1* bis *p3* verschwinden und der Rüssel bedeutende Veränderungen erfährt.

7. Entwicklungsstadium VI

Das VI. Stadium (Abb. 7c, d) mißt im Mittel 1130 µm und besitzt ein drittes Extremitätentragendes Segment. Dies ist ebenfalls über eine Intersegmentalhaut mit dem davorliegenden verbunden. Wie beim IV. und V. Larvenstadium schließt sich die dreizipfelige Sprossungszone ohne äußerlich sichtbare Grenze caudad an das letzte Segment an. Die Extremitäten *p6* des neuen Segments gleichen in ihrem Aufbau den *p4* und *p5*.

Das VI. Entwicklungsstadium unterscheidet sich im Kopfbereich bedeutend von den Larvenstadien I bis V. Die Cheliphoren (*p1*) sowie die Larvalfüße (*p2* und *p3*) sind verschwunden. Anstelle des larvalen Rüssels ist ein anders geformter, definitiver Rüssel getreten. Er ist zylinderförmig und verjüngt sich nach vorne.

Seine Länge macht ungefähr ein Drittel der Gesamtkörperlänge aus. Das Rüsselende ist stumpf und besitzt eine Öffnung in Form eines gleichseitigen Dreiecks, die durch dreieckige Zähnen verschlossen wird (Abb. 7c–e). Wenn die Rüsselmuskeln kontrahiert werden, runden sich die Kanten der dreieckigen Öffnung ab, und die Zähne lassen einen sternförmigen Durchlaß frei. Gleichzeitig wird der Aufbau aus drei Antimeren (Helfer u. Schlottke 1935) des sonst zylindrisch runden Rüssels sichtbar (Abb. 7f). Der Rüssel des Stadiums VI ist nach vorne und abwärts gerichtet. Sein Winkel mit dem Untergrund beträgt ca. 45°. Kopfseits entspringt er aus einer Vertiefung, die kragenartig von faltiger Cuticula umgeben ist (Abb. 7e). Dieser Kragen trägt eine Vielzahl kleiner Höcker, die mit drei bis sechs spitzen Dornen besetzt sind. Die morphologischen Veränderungen der fünften Häutung sind mit entsprechenden, nachhaltigen Veränderungen der Lebensweise der Tiere verbunden (vgl. S. 277).

Ihre definitive Gestalt erhalten die Tiere mit der sechsten Häutung, durch welche die Metamorphose beendet wird. Im Verlauf dieser Häutung erhalten die Tiere ihr letztes Körpersegment mit zwei siebengliedrigen Extremitäten (*p7*). An dieses letzte Segment schließt sich caudad ein kurzer, stummelförmiger Anhang an. Er wird als Abdomen bezeichnet (Helfer und Schlottke 1935). Der rostrale Bereich der Tiere verändert sich bei der sechsten Häutung ebenfalls. Die kragenumstandene Vertiefung um den Rüssel verschwindet völlig. Das Saugorgan entspringt scharf abgesetzt am Rumpf (Abb. 7g). Damit verringert sich auch sein Anstellwinkel zum Untergrund auf weniger als 20°. Bei einigen Tieren steht der Rüssel sogar parallel zum Untergrund. Bei den männlichen Tieren beginnt nach der sechsten Häutung die Entwicklung der Oviparen. Zu diesem Zeitpunkt ist erstmals eine Unterscheidung der Geschlechter möglich.

8. Häutungen der Larven

Die Häutungen der Larven von *P. litorale* lassen sich in zwei unterschiedliche Typen einteilen. Zum ersten Typ gehören die Häutungen der Larvenstadien I und II, die vor der Anlegung der großen caudalen Sprossungszone erfolgen.

Die Larvenhaut platzt am caudalen Ende des Tieres auf. Der entstehende erste Riß der alten Cuticula erstreckt sich horizontal entlang der Körperlinie, die den Übergang des halbkugelig geformten Dorsalteils in die flache Bauchplatte markiert. Bevor die Cuticula aufplatzt, ist keine Aufreißlinie zu sehen. Die Rückenhaut der Exuvie hebt sich deckelartig von caudal nach rostral langsam ab (Abb. 8a). Dieser Vorgang kann unter Laborbedingungen mehr als einen Tag dauern, ohne daß sich die Larvenhaut vollständig ablöst. Im Freiland dürften ständige Wasserbewegungen für ein rasches Wegschwimmen der Exuvie sorgen.

Fest verbunden mit der exuvialen Dorsalcuticula sind die Häute der beiden Cheliphoren einschließlich der daran ansetzenden Spindorne sowie die Haut des Rüssels. Die restliche Exuvie besteht aus der plattenartigen Ventralcuticula und den Beinhäuten. Letztere können am Dorsalteil oder am Ventralteil hängen bleiben. In den meisten Fällen werden sie aber von beiden getrennt, da sie nicht aufplatzen, sondern von der Larve strumpfförmig abgestreift werden. Diese kleinen Bestandteile der Exuvie werden schon bei geringsten Wasserbewegungen weggespült. Im Gegensatz dazu bleibt der Dorsalteil der Larvenhaut einer Protonymphonlarve immer an der ursprünglichen Stelle der Häutung auf dem Wirtstier liegen. Er ist mit den Spitzen der Spindorne fest verankert. Deshalb findet man häufig Larven im Stadium II, die unter der Exuvie der ersten Häutung die Nahrungsaufnahme fortsetzen, ohne ihren Platz zu verlassen, während andere, rückwärts unter der Exuvie hinaus-kriechend, unmittelbar dahinter die Nahrungsaufnahme fortsetzen.

Genauso wie die Protonymphon-Larve häutet sich auch das II. Larvenstadium. Alle Aufreißlinien der Cuticula stimmen überein. Da die Spindorne keinen Kontakt mehr zu den Hydrozoen haben, kann die Larvenhaut leicht abgestreift werden. Die Bestandteile der Exuvie einschließlich der großen Rückenhaut werden vom Wasser schnell weggespült.

Die Häutungen der Larvenstadien III bis V sowie des Entwicklungsstadiums VI ähneln sich in ihrem Ablauf und werden deshalb gemeinsam vorgestellt. Dies sind diejenigen

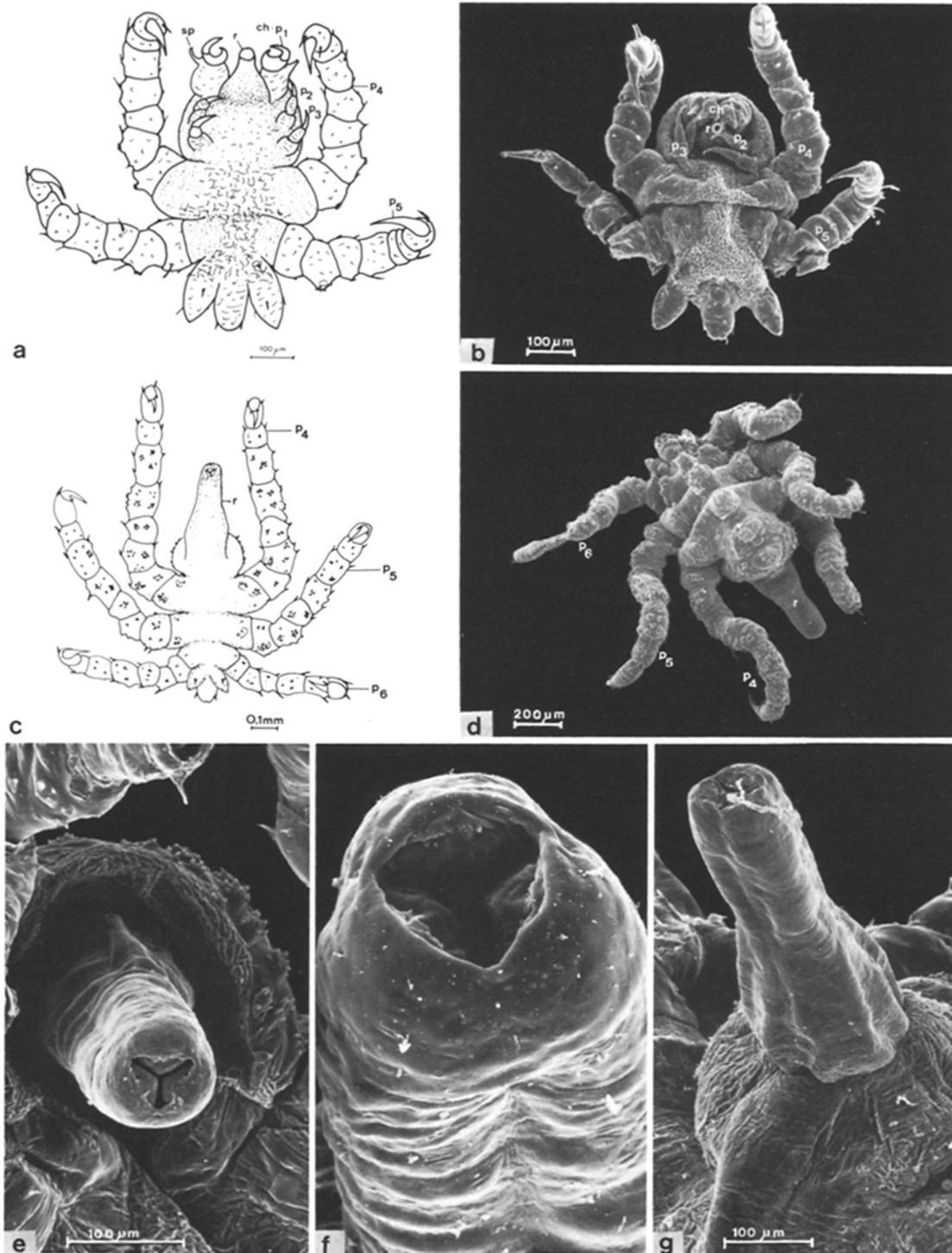


Abb. 7. a V. Larvenstadium, ventrale Ansicht. b V. Larvenstadium, ventrale Ansicht. c VI. Entwicklungsstadium, ventrale Ansicht. d VI. Entwicklungsstadium, dorsale Ansicht. e Rostraler Körperabschnitt des VI. Stadiums, ventrale Ansicht. f Rüssel des VI. Stadiums bei kontrahierter Muskulatur. g Rostraler Körperabschnitt nach der sechsten Häutung, ventrale Ansicht

Häutungen, bei denen die Larven jeweils ein neues Segment mit einem daran inserierenden Beinpaar erhalten, welches zuvor im Sinne einer Anamerie angelegt worden war. All diese Stadien haben als gemeinsames morphologisches Merkmal die dreizipfelige Sprossungszone am caudalen Rumpfende.

In den beiden lateralen Anhängen liegen jeweils die Anlagen neuer Extremitäten.

Die Häutungen der Larvenstadien III bis V sowie des Entwicklungsstadiums VI werden jeweils durch das Strecken der neuen Beine eingeleitet. Dadurch wird die Cuticula der Sprossungszone als dreispitzige Kappe caudad abgestoßen. Die Aufreißlinie verläuft beim Stadium III in der charakteristischen furchenartigen Einschnürung quer über den Rücken.

Nachdem die caudale dreispitzige Cuticularkappe abge-

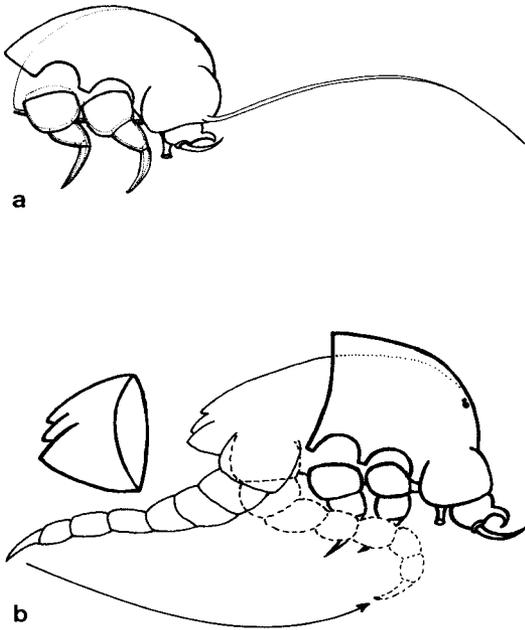


Abb. 8. a Häutung einer Protonymphon-Larve, schematisch. b Häutungsablauf der Stadien III bis VI, dargestellt am Beispiel der dritten Häutung

stoßen worden ist, strecken sich die Extremitäten zu ihrer vollen Länge aus. Gleichzeitig schwenken sie nach vorne, bis sie ihre endgültige Lage erreichen (Abb. 8b). Der nach rostral geöffnete Winkel, den jede Extremität in Ruhelage mit der Körperlängsachse bildet, beträgt bei $p4$ ca. 45° (Abb. 6b), bei $p5$ ca. $60-70^\circ$ (Abb. 7b), bei $p6$ ca. 90° (Abb. 7d) und bei $p7$ ca. 120° . Erst nachdem das jeweils neugebildete Beinpaar seine definitive Lage eingenommen hat, häutet sich das Tier vollständig. Die Cuticula platzt auf beiden Körperseiten dort, wo die Extremitäten ansetzen. Beide Aufreißlinien vereinen sich auf der Ventralseite vor der Ansatzstelle des Rüssels. Dadurch kann die Ventralcuticula als zusammenhängende Platte nach unten abgelöst werden. Nachdem die Tiere ihren Rüssel und die Cheliphoren aus der Exuvie herausgezogen haben, werden die Dorsalcuticula und die rostrale Larvenhaut einschließlich der Rüssel- und Cheliphorenhäute als zusammenhängender Teil abgestreift. In seltenen Fällen bleiben eine oder mehrere Beinhäute mit der Dorsalcuticula verbunden.

Je mehr Intersegmentalhäute ein Tier an seinem Rumpf hat, um so häufiger kommt es vor, daß bei der Häutung die Cuticula auch an diesen Stellen zerreißt und die Exuvie in kleinen Bruchstücken abgelöst wird.

9. Dauer der Larvenentwicklung und Längenwachstum

Insgesamt wurde die Entwicklung bei 79 Tieren vom Anheften an das Wirtstier bis zur Metamorphosehäutung, also der Häutung zum VI. Stadium und dem Wirtswechsel, beobachtet, und die jeweils kürzesten zwischen zwei Häutungen liegenden Zeiten wurden protokolliert. Die so ermittelten Werte liegen den Angaben der Mindeststadiendauer zugrunde. Addiert man diese Zahlen, so ergibt sich für die Entwicklung an den Hydroidpolypen ein Wert von 66 Tagen. Die schnellste Entwicklung eines Tieres vollzog sich tatsächlich in 67 Tagen, die langsamste Entwicklung

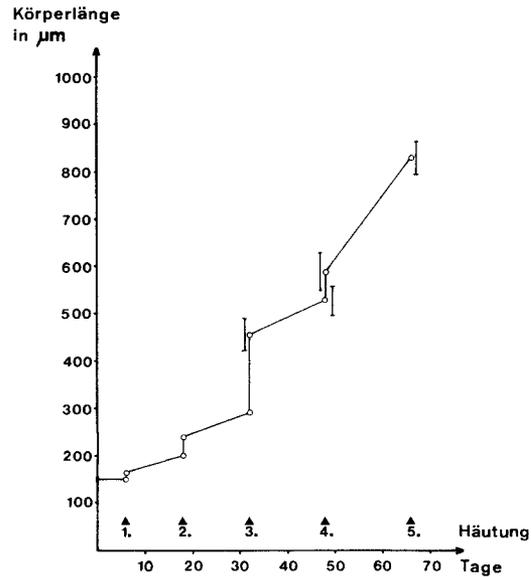


Abb. 9. Längenzuwachs der Larven von *P. litorale* $n=10$ Tiere; Streuung: Standardabweichung (s)

dauerte 113 Tage. Im Mittel benötigten die 79 beobachteten Larven für ihre Entwicklung bis zum Wirtswechsel 83 Tage.

Alle Protonymphon-Larven haben eine einheitliche Körperlänge von $150 \mu\text{m}$. Frühestens sechs Tage, nachdem Protonymphon-Larven sich an ihr Wirtstier angeheftet haben, häuten sie sich zum ersten Mal. Unmittelbar danach messen die Tiere $165 \mu\text{m}$. Die Längenzunahme beträgt also 10%. Im Laufe der zwölf-tägigen Dauer des zweiten Larvenstadiums wachsen die Tiere ständig und sind schließlich $200 \mu\text{m}$ lang. Das entspricht einer Zunahme von 21%. Etwa gleich groß ist die prozentuale Längenzunahme bei der Häutung zum Stadium III. Die Tiere messen dann $240 \mu\text{m}$. Während des sich anschließenden vierzehntägigen dritten Larvenstadiums erreichen sie eine Länge von $280 \mu\text{m}$.

Die Larven der Stadien I bis III sind äußerlich ungliedert. Gleichaltrige Tiere haben annähernd gleiche Körperlängen (Abb. 9). Erst nach der Bildung von extremitätentragenden Segmenten ($p4$ bis $p7$) treten meßbare Längenunterschiede bei Tieren gleicher Entwicklungsstufe auf.

Unmittelbar nach der Häutung zum Stadium IV variieren die Körperlängen. Die Standardabweichung (s) beträgt $\pm 37 \mu\text{m}$, der Mittelwert $456 \mu\text{m}$. Das sind 57% mehr als unmittelbar vor der Häutung. Während der anschließenden sechzehntägigen Stadiendauer nehmen die Tiere um weitere 16% zu und messen kurz vor der nächsten Häutung $528 \mu\text{m} \pm 30 \mu\text{m}$ (s).

Diese vierte Häutung bringt eine Längenzunahme um 11% auf $588 \mu\text{m} \pm 46 \mu\text{m}$ (s). Bis zur nächsten Häutung, die 18 Tage später erfolgen kann, strecken sich die Tiere nochmals um ca. 41% und messen $832 \mu\text{m} \pm 39 \mu\text{m}$ (s). Bei dieser fünften Häutung verlängern sich die Tiere um weitere 29%. Sie sind dann $1076 \mu\text{m} \pm 104 \mu\text{m}$ (s) lang.

Im Anschluß an die fünfte Häutung wechseln die Larven ihr Wirtstier. Wenn die Larve sofort eine Seenelke findet und sich ohne Unterbrechung weiterentwickelt, kann die juvenile Phase mit der sechsten Häutung nach weiteren 21 Tagen erreicht werden. Unmittelbar vor der sechsten

Häutung messen die Tiere $1185 \mu\text{m} \pm 73 \mu\text{m}$ (s). Die Zunahme der Körperlänge vom Zeitpunkt des Anheftens der Larven an die Hydroidpolypen bis zum Wirtswechsel ist auf Abb. 9 dargestellt.

10. Lebensweise der Larven

Das Gelege eines Paares enthält ca. 10000 Eier. Sie sind mittels einer gallertigen Masse zu einem Ballen verklebt. Dieser Ballen wird vom Männchen an der ventralen Körperseite getragen. Frühestens nach sechswöchiger Embryonalentwicklung schlüpfen die ersten Protonymphonlarven. Die Eier eines Geleges entwickeln sich nicht synchron. Es vergehen etwa vier Wochen, bis alle Larven geschlüpft sind und der Eiballen zerfällt. Da das Gelege ständig Kontakt mit dem Untergrund hat, werden die frisch geschlüpften Larven nach und nach abgestreift. Sie heften sich dann an ihre Wirtstiere, Hydroidpolypen der Art *Clava multicornis*, an.

An ihrem Wirt leben die Larven ausschließlich auf dem Stolonengeflecht. Die feste Peridermhülle des Coelenteraten wird mit dem Rüssel durchstoßen, und die weichen Gewebeteile werden von den Larven gefressen.

Bei der Nahrungsaufnahme klammern sich die Tiere mit den Extremitätenpaaren $p2$ und $p3$ an den Stolonen fest. Das erste Extremitätenpaar ($p1$ = Cheliphoren) scheint dagegen zu keinem Zeitpunkt der larvalen Entwicklung benutzt zu werden. Weder beim Anheften an das Wirtstier, noch beim Fressen, noch bei den Häutungen wird es eingesetzt. Während der ganzen Zeit der Nahrungsaufnahme an den Hydroidpolypen liegt es, die Spitzen der Scherenfinger gegeneinander gerichtet, vor der Einstichstelle des Rüssels auf dem Stolo.

Während der Dauer der Stadien I bis IV ändern die Larven nicht den Ort ihrer Nahrungsaufnahme. Das Stadium V verhält sich demgegenüber mobil und nimmt gelegentliche Ortswechsel vor.

Die fünfte Häutung der Larven führt zu bedeutenden Veränderungen im Kopfbereich der Larve: Der Rüssel verändert seine Gestalt und Lage, und die Extremitätenpaare $p2$ und $p3$ werden reduziert. Diese Veränderungen beeinflussen die Lebensweise des sechsten Entwicklungsstadiums nachhaltig.

Der Durchmesser des Rüssels ist nach der fünften Häutung größer als derjenige der Stolonen von *Clava multicornis*. Den Larven ist es deshalb unmöglich, Hydroidpolypen dieser Art anzustechen und auszusaugen. Sie entfalten eine große lokomotorische Aktivität und suchen sich einen neuen Wirt, vorwiegend Seenelken der Art *Metridium senile*. Während dieser Übergangsphase können die Tiere des sechsten Entwicklungsstadiums lange Hungerperioden überstehen. Sie überleben im Labor mindestens drei Monate, ohne ihre Fähigkeit zur Weiterentwicklung einzubüßen. Der erfolgreiche Wirtswechsel garantiert andererseits keineswegs eine Vollendung der Entwicklung. Einige Tiere verkleben in der Schleimschicht der Seenelke und sterben schließlich.

D. Diskussion

Die vorliegende Arbeit beschreibt erstmals den larvalen Lebensabschnitt einer Pantopoden-Art vollständig. Während frühere Autoren (z.B. Semper 1874; Dohrn 1881; Hallez 1905; Dogiel 1913) einzelne Larvenstadien aus Freiland-

Funden beschreiben, konnte jetzt eine geeignete Hälterungstechnik für eine Pantopodenart entwickelt werden, die es gestattet, diesen Entwicklungsabschnitt fortlaufend am lebenden Tier zu beobachten und zu untersuchen.

Dogiel (1913) identifizierte als Wirtstier der Larven von *P. litorale* den Polypen *Clava multicornis*. Wie sich jetzt zeigt, entwickeln sich nur die ersten 5 Larvenstadien an diesem Polyp, während das sechste Stadium bereits am Wirtstier der juvenilen und adulten Tiere, der Seenelke *Metridium senile*, lebt.

Im Verlauf ihrer Entwicklung vollziehen die Larven von *P. litorale* eine Metamorphose, bei der die drei vorderen Extremitätenpaare verloren gehen. Nur die Männchen erwerben später sekundär das dritte Extremitätenpaar in Form der Ovigeren erneut (Helfer und Schlottke 1935). Dieser von Dogiel (1913) als „regressiv“ bezeichnete Metamorphosetyp ist bei Pantopoden keinesfalls die Regel. Er tritt nur in der Familie der *Pycnogonidae* auf. In allen anderen Familien sind bei beiden Geschlechtern in allen Entwicklungsstadien von den vorderen Extremitäten entweder die Cheliphoren oder die Palpen oder beide vorhanden (Helfer und Schlottke 1935). Unter diesem Aspekt muß die Familie der *Pycnogonidae* hinsichtlich ihrer juvenilen und adulten Formen als vom Grundplan der Pantopoden am weitesten abgewandelte Gruppe betrachtet werden.

Die Beobachtungen zeigen, daß Pantopoden sich während ihrer larvalen Phase von Häutung zu Häutung dem Aussehen der adulten Tiere durch Anlegung neuer Beinpaare nähern. Bei den Larven von *P. litorale* sind es die Häutungen 3, 4, 5 und 6, in deren Verlauf jeweils ein weiteres extremitätentragendes Segment entsteht. Es handelt sich bei dieser Segment-Anlagerung um eine Anamerie, die somit innerhalb der rezenten Cheliceraten erstmals eindeutig belegt ist und in diesem Verwandtschaftskreis wahrscheinlich nur bei den Pantopoden erhalten ist.

Die Beobachtung des Verhaltens der Tiere gestattet es, die morphologischen Befunde an den Larven auch funktionell zu deuten. Die Protonymphon-Larven tragen an den Klauen sowie an den Spindornen und den Scherenfingern Borsten, die vom Körper abstehen und gebogen sind. Sie sind teilweise an ihren Spitzen miteinander verflochten und umgeben die Spindorne und Klauen wie ein lockeres Gespinnst (Abb. 2). Da nur solche Körperteile in der beschriebenen Weise geborstet sind, die beim Übergang der Larven an Hydroidpolypen eine wichtige Rolle spielen, ist zu vermuten, daß die Borsten die Anheftung unterstützen. Sie geben der Larve anscheinend einen festeren Halt am Wirtstier, als das glatte Klauen und Spindorne tun könnten. Auch der Befund, daß mit der ersten Häutung die Borsten vollständig verschwinden (Abb. 4), läßt sich mit dieser Deutung in Einklang bringen. Sobald die Larven ihr Wirtstier erreicht haben und die Ernährung gesichert ist, werden spezielle Anheftungsstrukturen entbehrlich.

Die Funktion der in den Cheliphoren liegenden Spinnrüsen mit den dazugehörigen Spindornen endet ebenfalls mit der Häutung der Protonymphon-Larve. War das erste Larvenstadium noch durch Sekrete der Spinnrüsen am Hydroidpolypen ange kittet, so klammern sich die Tiere des II. Stadiums nach Verlust der langen Spindorne nur noch mit den Extremitäten $p2$ und $p3$ fest. Diese Beine tragen Spindorne, deren Bedeutung völlig unklar ist, da bei den Spinnrüsen an ihrer Basis in keinem Larvenstadium eine sekretorische Tätigkeit beobachtet werden konnte.

Unklar bleibt die Bedeutung eines Paares funktionsfä-

ger Scheren bei den Larven. Helfer und Schlottke (1935) schreiben ihnen eine Hilfs- und Haltefunktion bei der Nahrungsaufnahme zu. Nach Dogiel (1913) krallt sich die Protonymphon-Larve von *P. litorale* unmittelbar nach ihrer Anheftung an die Polypen mit ihren Scheren fest und häutet sich. Keine dieser Angaben wurde durch eigene Beobachtungen bestätigt. Während der ganzen Zeit der Nahrungsaufnahme an den Hydroidpolypen liegen die Cheliphoren, die Spitzen der Scherenfinger gegeneinander gerichtet, vor der Einstichstelle des Rüssels auf dem Stolo des Polypen, ohne daß sie jemals benutzt werden. Diese eigenartige Verhaltensweise könnte mit der Ernährung der Tiere zusammenhängen. Sowohl die Wirtstiere der Larven als auch die Wirte der juvenilen und adulten Tiere können aufgrund ihrer äußeren Beschaffenheit (harte Peridermhülle bei *C. multicornis*) bzw. ihrer Größe (*M. senile*) ohne Hilfe der Cheliphoren angebohrt und ausgesaugt werden. Pantopoden-Arten, die sich, wie z.B. *Phoxichilidium femoratum*, vorwiegend von Hydranthen und Gonophoren verschiedener Polypen ernähren, sind dagegen auf den Gebrauch der Scheren angewiesen. Juvenile und adulte *P. litorale* besitzen gar keine Cheliphoren. Diese sind nur bei ihren Larven vorhanden. Man könnte deshalb die Deutung erwägen, daß Cheliphoren bei zunehmender Spezialisierung auf bestimmte Wirtstiere im Laufe der Stammesgeschichte überflüssig wurden und teilweise reduziert worden sind.

Der Larvenrüssel von *P. litorale* bildet ein Rohr mit einem scharfkantigen Rand aus Chitin (Dogiel 1913). Sein Bau ist der Lebensweise an dem Hydroidpolypen *C. multicornis* angepaßt. Der Rüssel ist senkrecht nach unten gerichtet, so daß die Larve durch Druck ihres Rumpfes, oder indem die Beine einen Stolo heranziehen, das Wirtstier anstechen kann. Der scharfkantige Rüssel stantzt aus der festen Peridermhülle ein Stück heraus. Durch die so entstandene Öffnung können weiche Gewebeteile aufgesaugt werden. Demgegenüber ist der etwa siebenmal dickere Rüssel des Entwicklungsstadiums VI für diese Art der Nahrungsaufnahme unbrauchbar. Aufgrund seiner Länge ist er aber gut geeignet, die Schleimschicht von Seenelken zu durchdringen, und mit den endständigen Zähnen können Gewebefetzen dieses Beutetieres losgerissen und gefressen werden. Demgegenüber erscheint der Larvenrüssel für die Nahrungsaufnahme an Seenelken völlig ungeeignet. Um an die Gewebe der Seenelke heranzukommen, müßte die Larve tief in die Schleimschicht eindringen, würde hier verkleben und könnte sich nicht mehr häuten. Außerdem benötigt der stanzartige Larvenrüssel zum Anstechen einen Widerstand, den er bei der Seenelke infolge fehlender Stütz- oder Skelettelemente nicht vorfindet. Der Wirtswechsel der Jungtiere wird somit, bedingt durch die morphologischen Veränderungen des Rüssels, nach der fünften Häutung obligatorisch.

Die Tiere erlangen erst mit der sechsten Häutung ihre endgültige Gestalt. Die tiefgreifendste Veränderung vollzieht sich aber schon bei der fünften Häutung. Sie ist der wesentliche Schritt der Metamorphose, da in ihrem Verlauf die typischen Larvenorgane Cheliphoren, Larvenbeinpaare *p2* und *p3* sowie der Larvenrüssel verschwinden und gleichzeitig der definitive Rüssel als charakteristisches Merkmal der juvenilen und adulten Tiere neu erscheint. Das sechste Entwicklungsstadium von *P. litorale* nimmt somit eine Zwischenstellung ein. Einerseits fehlen ihm die typischen Larvenmerkmale, andererseits besitzt es noch nicht das letzte Laufbeinpaar, welches seine besondere Bedeutung da-

durch erhält, daß es bei adulten Tieren die Geschlechtsöffnungen trägt.

Das Längenwachstum der Larven kann sich auf mehrererlei Weise vollziehen: durch Dehnung der Cuticula, Intussusceptions-Wachstum, Bildung neuer Segmente und durch Glättung von Intersegmentalfalten.

Während der beiden ersten Larvenstadien kann eine Längenzunahme ausschließlich durch Dehnung und Intussusception erfolgen, in allen folgenden Stadien zusätzlich durch die Bildung neuer Segmente. Die Möglichkeit, die Körperlänge durch Glättung von Intersegmentalfalten zu vergrößern, ist erst vom V. Stadium an möglich, weil solche Intersegmentalfalten hier zum ersten Mal auftreten. Solche Längenzunahme durch Falteglättung wurde von Schmidt (1971) an den juvenilen Stadien beobachtet und darf deshalb auch bei den letzten Larvenstadien vermutet werden.

Für eine Dehnung der Cuticula beim Wachstum sprechen einerseits deren große Elastizität und die Eigenart, nach einer Häutung nur sehr langsam zu erhärten (Schmidt 1971). Andererseits müßten bei einer solchen Dehnung die zahlreichen Runzeln der Cuticula geglättet werden, was jedoch nicht geschieht. Letztere Tatsache deutet eher auf ein Intussusceptions-Wachstum hin. Eine unterschiedliche Beteiligung von Intussusceptions-Wachstum, Cuticula-Dehnung und Glättung der Intersegmental-Falten könnte dafür verantwortlich sein, daß die Körperlänge bei den verschiedenen Larvenstadien sehr unterschiedlich stark zunimmt. Solange keine Intersegmental-Falten vorhanden sind, nimmt die Länge in einem Zwischenhäutungs-Intervall um max. 21% zu. Das gilt sowohl für die unsegmentierten Larvenstadien I bis III als auch für das IV. Stadium mit einem Extremitäten tragenden Segment (*p4*), welches ohne Intersegmental-Falte fest mit dem rostralen Körperabschnitt verbunden ist. Erst das V. Larvenstadium mit zwei Extremitäten tragenden Segmenten (*p4* und *p5*) besitzt eine deutlich sichtbare Falte zwischen diesen beiden (Abb. 7b). Tatsächlich nehmen die Tiere in diesem Häutungsintervall um 41% an Länge zu. Das spricht für eine Beteiligung dieser Falten bei der Streckung.

Im sechsten Entwicklungsstadium hat der neu gebildete Rüssel einen beträchtlichen Anteil an der Körperlänge. Das Längenwachstum der Tiere in diesem Entwicklungsabschnitt kann deshalb nicht mit demjenigen der vorhergehenden Stadien, sondern nur mit dem der juvenilen Lebensphase verglichen werden.

Die vorliegenden Untersuchungen bilden eine Grundlage für die weitere Erforschung der Pantopodenentwicklung. Sie lassen sich außerdem auch auf Entwicklungs-Untersuchungen der Tiere in der freien Natur ausdehnen (Wilhelm, in Vorbereitung).

Danksagungen. Die Arbeit wurde angeregt und betreut von Professor Dr. D. Bückmann. Sie wurde unterstützt durch Mittel, die ihm die Deutsche Forschungsgemeinschaft (SFB 87, Projekt A1) zur Verfügung stellte. Herr Dipl.-Biol. H. Fischer, Kiel, überließ mir einen Zuchtansatz von *C. multicornis*. Den Herren der Jade-Dienst GmbH, Wilhelmshaven, danke ich für ihre Hilfe bei der Tierbeschaffung und Frau M. Hildenbrand, Ulm, für ihre Hilfe bei der Rasterelektronenmikroskopie.

Abkürzungen

- b* Basalglied der Cheliphoren
- ch* Cheliphoren (synonym *p1*)
- p1* erstes Paar Larvenextremitäten (synonym Cheliphoren)

- p2* zweites Paar Larvenextremitäten
p3 drittes Paar Larvenextremitäten
p4 bei der 3. Häutung erworbenes Extremitätenpaar
p5 bei der 4. Häutung erworbenes Extremitätenpaar
p6 bei der 5. Häutung erworbenes Extremitätenpaar
p7 bei der 6. Häutung erworbenes Extremitätenpaar
r Rüssel
sb beweglicher Scherenfinger der Cheliphoren
su unbeweglicher Scherenfinger der Cheliphoren
sp Spindorn

Literatur

- Behrens W, Bückmann D (1983) Ecdysteroids in the pycnogonid *Pycnogonum littorale* (Ström) (Arthropoda, Pantopoda). Gen Comp Endocrinol 51:8–14
- Bergström J, Stürmer W, Winter G (1980) *Palaeoisopus*, *Palaeopantus* and *Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. Palaeontol Z 54:7–54
- Bouvier MEL (1914) Quelques mots sur la variabilité du *Pycnogonum littorale* (Ström). J Mar Biol Assoc 10:207–210
- Deurs B van (1974) Spermatology of some Pycnogonida (Arthropoda) with special reference to a microtubule – nuclear envelope complex. Acta Zoologica 55:151–162
- Dogiel V (1913) Embryologische Studien an Pantopoden. Z Wiss Zool Abt A 107:575–741
- Dohrn A (1881) Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Verlag W Engelmann, Leipzig
- Fischer H (1976) *Clava multicornis* als Testorganismus: Einfluß von Temperatur und Salzgehalt auf die Toxizität von Cadmium. Diplomarbeit, Kiel
- Hallez P (1905) Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. Arch Zool Exp Gén 3:133–144
- Helfer H, Schlottke E (1935) Pantopoda. In: Bronns HG (ed) Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 5. Band, IV. Abteilung, 2. Buch
- Hoek PPC (1881) Nouvelles études sur les Pycnogonides. Arch Zool Exp Gén 9:445–542
- Jarvis JH, King PE (1972) Reproduction and development in the pycnogonid *Pycnogonum littorale*. Mar Biol 13:146–154
- Jarvis JH, King PE (1979) Response of the pycnogonids *Nymphon gracile* and *Pycnogonum littorale* to light stimuli of different wavelength and intensity. Mar Behav Physiol 6:307–317
- King PE (1973) Aspects of reproduction in British pycnogonids. Pubbl Stanz Zool Napoli 39:254–258
- Lotz G (1968) Nahrungsaufnahme und Beutefang bei einem Pantopoden, *Anoplodactylus petiolatus* Krøyer. Oecologia (Berl.) 1:171–175
- Lotz G, Bückmann D (1968) Die Häutung und die Exuvie von *Pycnogonum littorale* (Ström) (Pantopoda). Zool Jahrb Anat Ontog Tiere 85:529–536
- Munilla T, De Haro A (1981) An electrophoretic study of Pycnogonida with phylogenetic considerations. Bijdr Dierk 51:191–198
- Nakamura K (1981) Post embryonic development of a pycnogonid, *Propallene longiceps*. J Nat Hist 15:49–62
- Prell H (1910) Beiträge zur Lebensweise einiger Pantopoden. Bergens Museums Aarbok (Naturvid R) 11:3–30
- Schmidt HW (1971) Die Beeinflussung der Häutung von *Pycnogonum littorale* (Ström) durch exogene und endogene Faktoren. Oecologia (Berl) 7:249–261
- Schmidt HW, Bückmann D (1971) Beobachtungen zur Lebensweise von *Pycnogonum littorale* (Ström) (Pantopoda). Oecologia (Berl) 7:242–248
- Semper C (1874) Über Pycnogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen. Arbeiten aus dem Zoologisch-zootomischen Institut Würzburg 1:474–493
- Wilhelm E (in Vorbereitung) Der Entwicklungszyklus von *Pycnogonum littorale* (Ström) im natürlichen Biotop und unter experimentellen Bedingungen. Dissertation Ulm
- Wyer D, King PE (1974) Feeding in British littoral pycnogonids. Estuarine Coastal Mar Stud 2:177–184

Eingegangen 30. April 1984