

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

DIE SYSTEMATISCHE STELLUNG UND PHYLOGENIE
DER PENTASTOMIDA*

EMBRYOLOGISCHE UND VERGLEICHEND-ANATOMISCHE STUDIEN
AN *REIGHARDIA STERNAE*

Von

GÜNTHER OSCHKE

Mit 54 Textabbildungen

(Eingegangen am 4. Oktober 1962)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	488
I. Kurzer historischer Überblick	489
II. Das Studium der „Rekapitulationsentwicklung“ als Methode der Evolutionforschung	491
III. Material und Methode	493
B. Morphologie und Anatomie des Embryos von <i>Reighardia sterna</i> (Penta- stomida)	494
I. Äußere Morphologie	494
II. Innere Organisation	504
III. Histologie der Organanlagen	509
IV. Das primäre Dorsalorgan und die „Eischalen“	516
C. Die weitere Entwicklung der Embryonalanlagen	524
I. Die Körperanhänge	525
II. Das Nervensystem	529
III. Der Kopf *	535
IV. Das Coelom	537
V. Die Primärlarve als oligomerer Kopfkeim	537
VI. Die Anamorphose	538
D. Vergleich der Pentastomiden mit anderen Articulaten	539
I. Embryonal- und Larvalcharaktere	540
1. Furchung S. 540. — 2. Keimstreifen S. 540. — 3. Keimhüllen S. 541. — 4. Das primäre Dorsalorgan S. 541. — 5. Die Blastoder- menticula S. 553. — 6. Die frühzeitige Ruptur des Chorions S. 553. 7. Die Anlage der Extremitäten S. 554. — 8. Die Anlage des Nerven- systems S. 555. — 9. Die Anlage des Coeloms S. 556. — 10. Die Larvalsegmente S. 557. — 11. Die Viviparie S. 559. — 12. Die Anamorphose S. 559.	
II. Imaginalcharaktere	560
1. Tagmosis S. 560. — 2. Der Kopf S. 560. — 3. Der Rumpf S. 561. — 4. Die Haut S. 563. — 5. Die Muskulatur S. 564. — 6. Das Nerven- system S. 565. — 7. Die Leibeshöhle S. 566. — 8. Die Gonaden S. 567. — 9. Der Darmtrakt S. 570. — 10. Rudimentäre Organe S. 570. 11. Die Exkretion S. 571.	

* Habilitationsschrift.

E. Die Stellung der Pentastomida im System	573
1. Die Pentastomiden sind Arthropoden und keine Anneliden S. 574.	
2. Die Pentastomiden sind Euarthropoda und keine Protarthropoda S. 575. — 3. Die Pentastomiden sind Mandibulata und keine Chelicerata S. 576. — 4. Die Pentastomiden sind Antennata und keine Crustacea S. 578. — 5. Die Pentastomida sind „Myriapoda“ und keine Insecta S. 579.	
F. Der Weg zum Parasitismus	584
Zusammenfassung	586
Literatur	590

A. Einleitung

Seit die Vorstellung von der Evolution der Organismen mit dem Aufblühen der Deszendenztheorie in der Mitte des vorigen Jahrhunderts an Boden gewonnen hat und seit sie, dank weiterer Forschungen in den letzten 50 Jahren, zum gesicherten Wissensgut der Zoologie geworden ist, hat die Anordnung der ungeheuren Fülle der Tierarten in einem „natürlichen System“ zentrale Bedeutung gewonnen. Ein solches System ist nun nicht nur mehr ein Mittel, um die Mannigfaltigkeit zu übersehen, sondern, als möglicher Ausdruck einer realen, genealogischen (und nicht nur typologischen) Verwandtschaft, auch die Basis für ein tieferes Verständnis des jeweils Spezifischen einer Form oder Gruppe. Das Wissen um die Stellung einer Gruppe im System ist weit mehr als gemeinhin angenommen in jeder Disziplin der Biologie Voraussetzung für eine sinnvolle Fragestellung und ermöglicht es vielfach erst, die gewonnenen Ergebnisse vergleichend auszuwerten. Letztere liefern ihrerseits dem Systematiker wieder neue Gesichtspunkte und erlauben ihm präzisere Aussagen, so daß eine wissenschaftliche Systematik immer Ausdruck des jeweiligen allgemeinen Kenntnisstandes über eine behandelte Gruppe ist und somit eine „lebendige Wissenschaft“ darstellt, auch heute noch weit davon entfernt abgeschlossen zu sein. Nicht nur die Entdeckung neuer Organisationstypen stellt neue Aufgaben und ermöglicht weitere Schlußfolgerungen (Ax 1960); auch manche altbekannten Gruppen haben sich bis heute einem tieferen Verständnis verschlossen und konnten daher keinen befriedigenden Platz im System zugewiesen bekommen. Die Schwierigkeiten sind dann besonders groß, wenn es sich um „Reliktgruppen“ handelt, deren Verwandte entweder ausgestorben sind oder im Laufe der Evolution sich so sehr gewandelt haben, daß bestehende Beziehungen nur noch schwer zu erkennen sind. Ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn eine besonders spezialisierte Lebensweise, wie etwa die sessile oder parasitische, zum Abbau für die Beurteilung wichtiger Organisationszüge geführt hat und wenn die neu erworbenen Spezialcharaktere nur die „Sonderstellung“ der Gruppe unterstreichen und daher für eine systematische Zuordnung keine

Handhabe liefern. Fehlen dann, wie bei Avertebraten häufig, auch noch jegliche Fossilien, so kann der Systematiker vor zunächst unlösbaren Problemen stehen. Vielfach hat in solchen Fällen das Studium der Embryonal- und Larvalentwicklung weitergeholfen, wenn in deren Verlauf noch wichtige Organisationszüge der Ahnenformen „rekapituliert“ werden. So hat, um nur an wenige Beispiele zu erinnern, sowohl bei den sessilen Balaniden als auch bei den durch Parasitismus höchst reduzierten Rhizocephalen erst die Kenntnis der typischen Larvenformen eine Einordnung bei den Crustaceen möglich gemacht, und ebenso liegen die Dinge bei manchen parasitischen Mollusken.

Um eine ebenfalls durch den Parasitismus höchst veränderte Gruppe handelt es sich auch bei den Pentastomiden, Linguatuliden oder Zungenwürmern, deren Stellung im System seit ihrer Entdeckung vor rund 200 Jahren durch WRISBERG (1765) vielfach wechselte und bis heute unbefriedigend geblieben ist. Auch bei diesen Parasiten hat ihre charakteristische erste Larvenform, die sog. Primärlarve, in den diesbezüglichen Diskussionen eine große Rolle gespielt, wurde jedoch, da zu wenig bekannt, zu unterschiedlich beurteilt, um wesentlich zur Klärung beitragen zu können. Ehe im Folgenden auf Grund weiterer Untersuchungen der Larvalentwicklung und der Morphologie der adulten Pentastomiden versucht werden soll, erneut die alte Frage nach den phylogenetischen Beziehungen dieser Gruppe zu diskutieren, seien in einem kurzen historischen Abriss die bisher vorgetragenen verschiedenen Auffassungen zusammengestellt.

I. Kurzer historischer Überblick

Da bei HEYMONS (1935) die „Geschichte der Pentastomidenforschung“ schon ausführlich dargestellt wurde (dort auch die in diesem Kapitel genannte Literatur) und wir uns in einem späteren Abschnitt mit den jeweils vorgebrachten Argumenten, soweit sie heute noch diskutabel sind, auseinandersetzen haben, genügt hier eine summarische Übersicht.

Ehe man die schon erwähnte Primärlarve kannte und als man sich allein auf die zudem noch wenig erschlossene Organisation der adulten Tiere stützen mußte, hat man die Pentastomiden meist für Helminthen gehalten und zu den verschiedensten Gruppen gestellt. So ordneten sie RUDOLPHI (1818) und DIESING (1835) den Trematoden zu, wobei sie letzterer für eine Übergangsform zwischen Trematoden und Nematoden hielt. Direkt den Nematoden angeschlossen hat sie CUVIER (1817), der allerdings zu seinen „vers cavitaires“ auch *Lernaea* rechnete. Auch DE BLAINVILLE (1828) hielt sie für Nematoden, ebenso wie noch RAUTHER (1909), welcher jedoch in den Nematoden „reduzierte Fliegenmaden“ sah. Für eine Zuordnung zu den Cestoden

sprachen sich CHABERT (1787), später auch DIESING (1850) und KULAGIN (1898) aus. Seit der Entdeckung der mit Krallen tragenden Extremitäten versehenen Primärlarve durch VAN BENEDEEN (1848/49) ist an der Articulaten-Natur der Pentastomiden nicht mehr gezweifelt worden, zumal die Entdeckung weiterer morphologischer Details auch der adulten Tiere, wie z. B. der Querstreifung der Muskulatur durch DUJARDIN (1845), ebenfalls für eine solche Zuordnung sprach. Bis zum heutigen Tage strittig geblieben ist jedoch die Frage, welcher Platz innerhalb der Articulata den Pentastomiden zugewiesen werden soll. VAN BENEDEEN (1848) glaubte Beziehungen zwischen den Primärlarven dieser Parasiten und dem Nauplius annehmen zu dürfen und stellte die Pentastomiden daher zu den Crustacea, in die Nähe der Lernaeiden, worin ihm SCHUBÄRT (1853) folgte, der jedoch auch Beziehungen zu den Acari für möglich hielt. Nachdem auch schon KÜCHENMEISTER (1850) an eine Verwandtschaft mit den Milben dachte, war es vor allem LEUCKART (1860), der in seiner großen Pentastomiden-Monographie, einem klassischen Werk, das als Grundstein der Pentastomidenforschung betrachtet werden darf, entschieden für engere Beziehungen zwischen den Pentastomida und den Acari plädierte, ja erstere für eine Familie der Milben hielt. Seiner Autorität schlossen sich zahlreiche Forscher an, so zunächst auch HAECKEL, der 1866 die Zungenwürmer als „stark degenerierte Spinnen“ bezeichnete. Nachdem namhafte Pentastomidenforscher, wie vor allem SAMBON (1922) und auch NOC (1923), ebenfalls die Linguatuliden in die Nähe der Acari stellten, schien trotz vieler Bedenken doch soweit Übereinstimmung zu bestehen, daß bis zum heutigen Tage in vielen Lehrbüchern und systematischen Übersichten die Pentastomiden den Arachnida zugeordnet werden, so, um nur einige neuere Werke zu nennen, bei BRUMPT (1949), BOETTGER (1952), PIEKARSKI (1954) u. a. Ohne einer so engen Zuordnung zuzustimmen, haben sich mehrere Autoren wenigstens für die Arthropoden-Natur der Pentastomiden ausgesprochen, so IHLE (1899) und in mehreren Arbeiten besonders v. HAFFNER (bis 1926), wobei vor allem an Beziehungen zu den Tracheata gedacht wurde.

Früh jedoch hat man auch schon für eine Zuordnung zu den Anneliden plädiert. So sah v. GRAFF (1877) Beziehungen zwischen den Myzostomiden, Tardigraden und Pentastomiden und vereinigte diese drei Gruppen als Stelechopoda, ein Vorgehen, dem sich später HAECKEL (1896) anschloß. Seit 1922 sind es vor allem die zahlreichen Arbeiten von HEYMONS, die auf Gemeinsamkeiten von Pentastomiden und Anneliden hinweisen, bis schließlich auch v. HAFFNER, auf Grund weiterer Untersuchungen, die Zungenwürmer zu den Anneliden stellte (1926). Dennoch blieb die Unsicherheit groß, was schließlich dazu führte, in den Pentastomiden eine „Zwischengruppe“ zwischen Anne-

liden und Arthropoden zu sehen, die, in ihrer Grundorganisation den Anneliden verhaftet, doch „schon“ einige Arthropodencharaktere erworben haben sollte. Nachdem vor allem HEYMONS (1926 und später) für eine solche Zwischenstellung eintrat, war es CUENOT (1926), der für die Tardigrada, Onychophora und Pentastomida die Übergruppe Pararthropodes gründete, die er später (1952) Malacopodes nannte. Genau dieselben drei Gruppen hat WEBER (1949) als Oncopoda zusammengefaßt und ebenfalls von den Anneliden abgeleitet (auch 1954). Dieser Stand spiegelt sich in zahlreichen zusammenfassenden Arbeiten aus neuester Zeit wieder. So hält REMANE (1957, p. 151) „... den Anschluß an die Anneliden für die zur Zeit beste Lösung.“ Auch BEKLEMISCHEW (1958) nimmt nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse als wahrscheinlich an, „... daß die Onychophoren, Tardigraden und Linguatuliden drei Stämme der Articulaten darstellen, die sich von den Anneliden in einem sehr primitiven Entwicklungszustand abgezweigt und sich dann teilweise parallel zu den Arthropoden weiterentwickelt haben.“ Er führt entsprechend die Pentastomiden in einer Übersicht (p. 15) als eigenes Subphylum zwischen den Tardigraden und Onychophoren. Eine ähnliche Einordnung finden die Pentastomiden, als Stamm, Unterstamm oder Klasse, auch bei ULRICH (1951), CUENOT (1952), KAESTNER (1954) und DUBININ (1959).

Nachdem ich schon vorher „Arthropodencharaktere“ bei einem Pentastomidenembryo beschrieben habe (OSCHE 1959), bringt diese Arbeit den Nachweis, daß die Pentastomiden ganz ohne Zweifel den Arthropoden eingegliedert werden müssen, und versucht darüber hinaus, engere Beziehungen dieser Parasiten zu den „Myriapoda“ aufzuzeigen.

II. Das Studium der „Rekapitulationsentwicklung“ als Methode der Evolutionsforschung

Die in vorliegender Arbeit im Hinblick auf die Phylogenie und Systematik der Pentastomiden gezogenen Schlüsse basieren im wesentlichen, wenn auch nicht ausschließlich, auf Untersuchungen der Embryologie und Larvalentwicklung einer Pentastomidenart, wobei sich die Hoffnung bestätigte, daß in der Ontogenie für die systematische Beurteilung wichtige Organisationszüge „rekapituliert“ werden, die dem adulten Tier entweder völlig fehlen oder derart abgewandelt auftreten, daß eine Homologisierung auf Schwierigkeiten stößt. Da an der Bedeutung des „biogenetischen Grundgesetzes“ für phylogenetische und systematische Untersuchungen in letzter Zeit verschiedentlich Zweifel geäußert wurden, sei hier auf die eingehende Erörterung aller wesentlichen Fakten bei REMANE (1952 und 1960) verwiesen, der zu dem Schluß kommt: „Eine Parallelität zwischen Phylogenese und Ontogenese existiert, der Kern des Biogenetischen Grundgesetzes besteht

nach wie vor“ (1960, p. 334). Diese Parallelität kann sich in verschiedener Weise äußern. In unserem Falle kann es nicht darum gehen, in der Larvenform der Pentastomiden einen „Organismus“ zu sehen, der so oder so ähnlich als freilebender Ahne einmal gelebt haben mag und nun in der Ontogenie „rekapituliert“ wird; dazu sind selbst die Larvenformen zu sehr spezialisiert. Was die Ontogenese für phylogenetische Erörterungen interessant werden läßt, ist vielmehr eine Gesetzmäßigkeit, die CARL ERNST V. BAER (1928) formulierte, wenn er schrieb, daß in der Embryonalentwicklung „. . . jeweils aus dem Allgemeinen der Formverhältnisse das weniger Allgemeine und so fort sich bildet, bis endlich das Speziellste auftritt.“ So erscheinen in der Embryonalentwicklung gewissermaßen nacheinander die Charaktere des Stammes, der Klasse, der Ordnung und so weiter (vgl. REMANE 1960). Gerade bei einem hochspezialisierten Parasiten muß es daher aufschlußreich sein, diejenigen Organisationszüge zu untersuchen, die ausgebildet sind bevor „. . . endlich das Speziellste auftritt . . .“ und die ganz im Sinne NAEF'S „konservative Vorstadien“ darstellen. Wir können so zwar nicht, wie es in manchen überspitzten Formulierungen erschien, durch Untersuchung der Embryonalentwicklung den ursprünglichen Organismus „rekonstruieren“, wohl aber die ursprüngliche Organisation. Diese hinwiederum läßt sich beurteilen und gestattet die Zuordnung zu einer mehr oder minder eng umgrenzten systematischen Kategorie. Wieweit gesteckt die Grenzen der so gewonnenen Kategorie sind, ob Stamm, Klasse oder Ordnung usw., das hängt wesentlich davon ab, wann die Entwicklung des „Speziellsten“ einsetzt, das als alleinige Eigenart der untersuchten Gruppe, als „Autapomorphie“ im Sinne HENNIGS, über deren Verwandtschaftsbeziehungen nichts mehr aussagt.

Von den drei Perioden der Ontogenese, die SEIDEL als „Furchung“, Bildung der „Körpergrundgestalt“ und „Sonderung der Organsysteme“ unterscheidet, ist es für Untersuchungen im oben angeführten Sinne vor allem die „Körpergrundgestalt“, die am meisten Interesse beansprucht; repräsentiert sie doch vielfach den „Typus“ eines Stammes, der nach SEIDEL (1960) „. . . schematisch klar und real im Zentrum der Embryonalentwicklung als Körpergrundgestalt zutage tritt“ (p. 255).

Darüber hinaus vermag auch die Art und Weise, wie die einzelnen Anlagen während der Entwicklung formiert und ausgebildet werden, wichtige Hinweise zu geben, was z. B. im Hinblick auf die Arthropoden MANTON (1960) betont, wenn sie schreibt: „There is indeed clear evidence of recapitulation in arthropods, but in ancestral methods of development.“

Abschließend sei in diesem Zusammenhang DARWIN zitiert, der bereits 1859 in seinem Werk „Origin of species . . .“ begründete „. . . woher es kommt, daß in den Augen der meisten Naturforscher die Bildung

des Embryos für die Klassifikation selbst noch wichtiger als die des Erwachsenen ist. Denn der Embryo ist das Tier in seinem weniger modifizierten Zustand und enthüllt uns insofern die Struktur einer Stammform. Zwei Tiergruppen mögen in Bau und Lebensweise noch so verschieden voneinander sein, wenn sie gleiche oder ähnliche Embryostände durchlaufen, so dürfen wir beinahe überzeugt sein, daß beide von denselben Eltern abstammen und deshalb nahe verwandt sind.“

III. Material und Methode

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an *Reighardia sterna* (DIESING 1864) durchgeführt, der einzigen Pentastomidenart, die ausschließlich in Vögeln parasitiert, wobei bislang nur Möwen und Seeschwalben, also Lari, als Wirte nachgewiesen werden konnten. Mein Material stammt aus den Luftsäcken einer *Larus argentatus* (ein altes ♀ von *Reighardia sterna*) und einer *Larus canus* (ein ♂ und sechs junge ♀). Beide Möwen bekam ich im Februar 1959 frisch tot aus Wilhelmshaven zugesandt, so daß die Parasiten noch lebend in meine Hände gelangten. Näheres über Wirte und Fundumstände ist meiner früheren Arbeit zu entnehmen (OSCHE 1959). Die darin von mir geäußerte Vermutung, *Reighardia sterna* müsse in den Wilhelmshavener Möwen nicht allzu selten vorkommen, hat sich allerdings nicht bestätigt, da ich in mir inzwischen zugesandten weiteren 23 Möwen, für deren Beschaffung ich Herrn Dr. GOETHE von der Vogelwarte Helgoland (Wilhelmshaven) und seinen Mitarbeitern herzlichst danke, keine weiteren Exemplare des Parasiten mehr finden konnte.

Von den insgesamt sieben mit vorliegenden Pentastomiden-Weibchen enthielt nur eines (das alte ♀) Embryonen im Uterus, allerdings in so riesiger Zahl, daß es an Material nicht mangelte. Nachdem diese Embryonen zunächst im Leben untersucht worden waren, wurden sie zum Teil mit Spuren von Methylgrünessigsäure behandelt, da dadurch einige Strukturen besser hervortraten. Als Fixierungsmittel hat sich warmes Bouin am besten bewährt. In diesem Gemisch wurden sowohl isolierte Eiklumpen als auch Bruchstücke des alten Weibchens und drei junge Weibchen fixiert. Zur histologischen Verarbeitung wurden die Objekte über Methylbenzoat und Methylbenzoat-Paraffin in Paraffin überführt, wobei sich die Vermeidung von Benzol und Xylol als vorteilhaft erwies. Günstig ist, daß die embryonierten Eier durch eine klebrige Hülle dicht zusammengehalten werden und so als Klumpen eingebettet werden können. Im Uterus des alten Weibchens liegen sie so dicht, daß jeder Schnitt stets zahlreiche (etwa 30) Eier trifft (vgl. Abb. 2). Eine Orientierung der Objekte ist wegen ihrer geringen Größe (um 200 μ lang) und der klebrigen Hülle nicht möglich. Als Schnittdicke wählte ich 3–6 μ .

Von den verschiedenen Färbemethoden, die ich versuchte, lieferte die Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN die besten Resultate. Neben der histologischen Bearbeitung des alten Weibchens sowie einiger junger, die zwar bereits begattet waren (Sperma in den Receptacula semines) und mit der Eiproduktion begonnen hatten, aber noch ungefurchte Eier in nur geringer Zahl im Uterus aufwiesen, wurde das restliche Material im ganzen untersucht, wobei sich die durch den Aufenthalt in Methylbenzoat eingetretene Aufhellung für die Untersuchung der inneren Organisation (vor allem Nervensystem) als ausreichend erwies. Insgesamt liegen mir rund 2500 Schnitte durch Embryonen vor. Alle Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat angefertigt. Für die Umzeichnung der Unterlagen in Tusche danke ich Frau H. KRAUS. Die Mikrophotos wurden mit dem Zeiss'schen Ultraphot II hergestellt. Sie sind die ersten, die von Pentastomiden-Keimen vorgelegt werden können.

Die *Pentastomiden* gehören mit insgesamt nur rund 60 Spezies zu den ausgesprochen artenarmen Gruppen des Tierreichs und leben als Parasiten ausschließlich in Vertebraten, wobei als Endwirte nur Amnioten auftreten, während Vertreter aus allen Vertebratenklassen bereits als Zwischenwirte bekannt geworden sind. Der Verbreitungsschwerpunkt der Gruppe liegt in den Tropen, wo vor allem Reptilien befallen sind. In den gemäßigten Breiten sind *Pentastomiden* ausgesprochen selten, weshalb nur sehr schwer an brauchbares Material zu kommen ist, was wesentlich dazu beiträgt, daß unsere Kenntnisse über die Zungenwürmer immer noch so dürftig sind. An hervorragenden zusammenfassenden Darstellungen sind neben der schon erwähnten klassischen Arbeit von LEUCKART vor allem die beiden monographischen Bearbeitungen von HEYMONS (1926 und 1935) zu nennen, welche letztere durchaus den heutigen Stand der Forschung widerspiegelt, da in der Zwischenzeit, vor allem im Hinblick auf die hier interessierenden Fragen, keine weiterführenden Erkenntnisse gewonnen werden konnten. So bringt auch die neueste zusammenfassende Darstellung durch CUENOT im *Traité de Zoologie* (1949) lediglich eine gedrängte Übersicht des bereits von HEYMONS ausführlicher Dargestellten. Eine rasche, aber gründliche Orientierung über die Organisation und Biologie der *Pentastomiden* erlaubt das Lehrbuch der speziellen Zoologie von KAESTNER (1954). Da HEYMONS (1926 und 1935) bereits eine komplette Bibliographie vorlegte, kann ich mich auf das Zitieren solcher Literatur beschränken, die unmittelbar für die vorliegende Arbeit herangezogen werden mußte.

B. Morphologie und Anatomie des Embryos von *Reighardia sterna* (Pentastomida)

I. Äußere Morphologie

In diesem Kapitel sollen die wesentlichen Organisationszüge des Keimes von *Reighardia sterna* geschildert und mit den diesbezüglich für *Pentastomiden* vorliegenden Angaben konfrontiert werden, ohne daß jedoch zunächst Vergleiche mit anderen Articulaten durchgeführt werden. Solche werden in einem späteren Abschnitt anzustellen sein.

Keime von *Reighardia sterna*, die offensichtlich auf einem ähnlichen Entwicklungsstadium standen, wie die mir vorliegenden, haben bereits FILLIPPI (1861) und HEYMONS (1935) gesehen. Die von diesen Autoren gewonnenen Ergebnisse werden uns noch zu beschäftigen haben. Beide haben weder Schnitte angefertigt, noch Einblicke in die innere Organisation nehmen können und beschränken sich ganz auf die Schilderung der äußeren Morphologie.

Alle mir vorliegenden Embryonen befanden sich auf einem annähernd gleichen Entwicklungsstadium. Bei der riesigen Zahl von Embryonen, die das alte Weibchen im Uterusblindsack beherbergte (sicher mehrere Tausend), muß dies überraschen, um so mehr, als die Eier aus dem Ovar offensichtlich in mehreren Schüben in den Uterus gelangen, wobei sie besamt werden. Jedenfalls enthielten zwei der mir vorliegenden jüngeren Weibchen erst wenige, unembryonierte Eier im Uterusblindsack, während das Ovar noch heftig in der Eiproduktion stand (Abb. 1). Umgekehrt war bei dem alten Weibchen der gesamte Uterus prall mit embryonierten

Eiern angefüllt, das Ovar dagegen bereits sichtlich atrophiert (Abb. 2). Da auch bei anderen Pentastomidenarten (z. B. *Raillietiella kochi*) diese Einheitlichkeit im Entwicklungszustand aller Embryonen vorliegt (HEYMONS 1926), muß offensichtlich eine Art „Keimruhe“ dafür sorgen, daß die zuerst produzierten und besamten Eier die Entwicklung nicht beginnen, bevor auch die letzten besamt sind.

Der Umstand, daß alle Keime annähernd den gleichen Entwicklungszustand aufweisen, hat mir zwar die Deutung der Schnitte wesentlich erleichtert, erlaubte aber von der gesamten Embryonalentwicklung nur quasi eine „Momentaufnahme“, so daß die Frage nach dem „Vorher“ und „Nachher“ der Embryogenese im Dunkel bleiben mußte. Da es bei der Seltenheit der Pentastomiden außerordentlich schwierig ist, Material zu bekommen, und die Auffindung entsprechender Embryonalstadien bei diesen Parasiten immer dem Zufall überlassen bleiben muß, zwingen die Umstände dazu, sich auf einen solchen glücklichen Fund zu beschränken.

Günstigerweise stellt das vorliegende Stadium jedoch gerade so etwas wie die „Körpergrundgestalt“ dar, sind doch die wesentlichsten Züge der Organisation bereits deutlich angelegt. Die Entwicklung von Spezialcharakteren, selbst solchen der Larve, dagegen hat noch nicht begonnen.

Die Primärlarven, auch Bohrlarven, ja irreführend selbst „Embryonen“ genannten ersten Larvenstadien der Pentastomiden treten bei allen bisher untersuchten Arten in annähernd gleicher Gestalt auf (Abb. 3 und 10)¹. Sie sind es, die den neuen Wirt (meist Zwischenwirt) infizieren und in dessen Gewebe Wanderungen durchführen, ehe sie eingekapselt werden und ihre „Metamorphose“ beginnen. An besonderen Organen besitzen sie daher am Vorderende einen „Bohrstachelapparat“, am



Abb. 1. *Reighardia sterna*, Querschnitt durch ein junges Weibchen. Dorsal der mit Blut angefüllte Darm, links daneben das Ovar mit großen Eizellen, ventral der noch leere Uterusblindsack

¹ Siehe Anhang, S. 589.

Hinterende eine „Furka“ und an den Beinen je ein Paar Krallen (Abb. 3 und 10). All diese speziellen Larvalcharaktere (Bohrstachel, Furca und Krallen) fehlen den mir vorliegenden Keimen noch. Auch die von manchen Autoren bei Primärlarven anderer Arten festgestellten „Drüsenporen“ (Abb. 3) sind (noch ?) nicht ausgebildet. Selbst die Ausdifferenzierung mancher Organe hat noch nicht begonnen, läßt sich doch z. B.

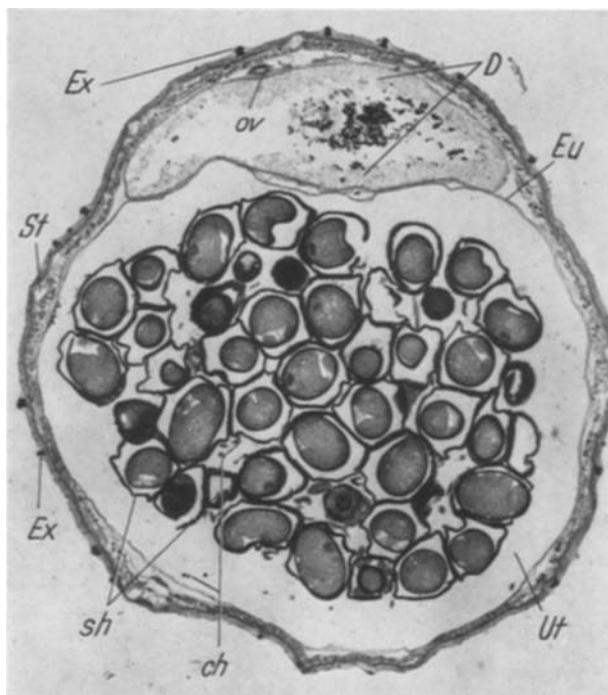


Abb. 2. *Reighardia sternae*, Querschnitt durch das alte Weibchen. Haut mit Stigmendrüsen (*St*) und Exkretkonkrementen (*Ex*), *D* Darm, *Ov* das atrophierte Ovar, ventral der mit Embryonen dicht angefüllte Uterusblindsack (*Ut*), *Eu* Epithel des Uterusblindsacks, *sh* Schleimhülle, *ch* abgesprengtes Chorion

auch histologisch noch kein Muskelgewebe nachweisen, was verständlich macht, daß die noch lebenden Keime in ihrer Hülle nicht die geringsten Bewegungen ausführten.

Die Embryonen sind, wie die Primärlarven aller Pentastomiden vor dem Schlüpfen, von Hüllen umgeben, von denen ich, wie auch viele andere Autoren, nur zwei nachweisen konnte (Abb. 4), während von manchen auch drei Hüllen beschrieben werden, eine äußere, mittlere und innere (vgl. HEYMONS 1926 und Abb. 10). Übereinstimmend wird die äußere „Eihülle“ als hyalin und klebrig bezeichnet, die innere dagegen als hart und widerstandsfähig, beides Beobachtungen, die ich

voll bestätigen kann. Unter dem Druck des Deckglases sind bei meinen frischen Exemplaren die äußeren Hüllen mehrerer benachbarter Eier vielfach zu einer einheitlichen, zähen Schleimmasse zusammengefloßen (Abb. 5 a). Durch diese äußeren Schleimhüllen werden die Eier zu Klumpen verklebt, was eine massive Infektion des Zwischenwirtes gewährleistet. Über die wahre Natur dieser „Eihüllen“ herrschten bis jetzt völlig falsche Vorstellungen, und erst die später zu besprechenden Schnitte erlauben präzise Aussagen (s. u.).

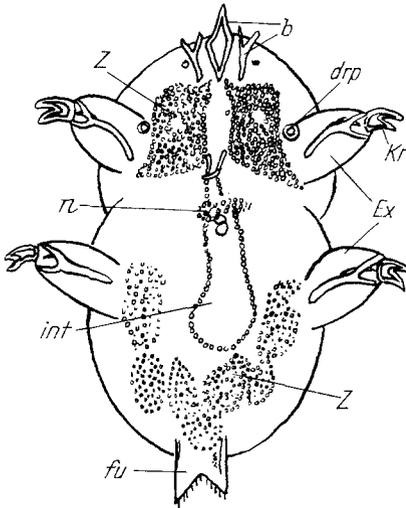


Abb. 3

Abb. 3. *Porocephalus clavatus*, Primärlarve nach STILES (1891). *b* Bohrapparat, *drp* Drüsenporus, *Ex* Extremitäten, *fu* Furca, *int* Darm, *Kr* Krallen, *n* Anlage des Nervensystems, *z* große Drüsenzellen (vgl. Text)

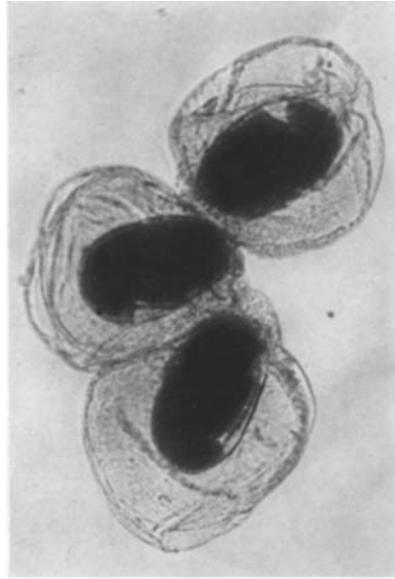


Abb. 4

Abb. 4. *Reighardia sternaе*, drei Embryonen von Blastodermcuticula und Schleimhülle umgeben (lebend)

Von der „inneren Eihülle“ umschlossen liegt der Embryo, mit der Dorsalseite eng dieser Hülle verhaftet. Der vordere „Kopfpol“ weist eine deutliche Vorwölbung als „Stirnbeule“ auf, das Hinterende ist nach ventral schwanzartig eingeschlagen. Insgesamt zeigt der Keim eine leichte ventrale Einkrümmung, Rücken und Seitenteile sind gerundet, die Ventralseite ist abgeflacht (Abb. 5 b und 6). Da die dünne Cuticula dem Keim überall glatt anliegt, ist äußerlich keinerlei Segmentierung zu erkennen. Schon STILES (1891) hat darauf hingewiesen, daß die von manchen Autoren angegebene, vermeintliche Segmentierung lediglich durch veränderliche Falten der Cuticula vorgetäuscht wird. Wichtig für die Beurteilung des Keimes sind seine *Anhänge*. Während

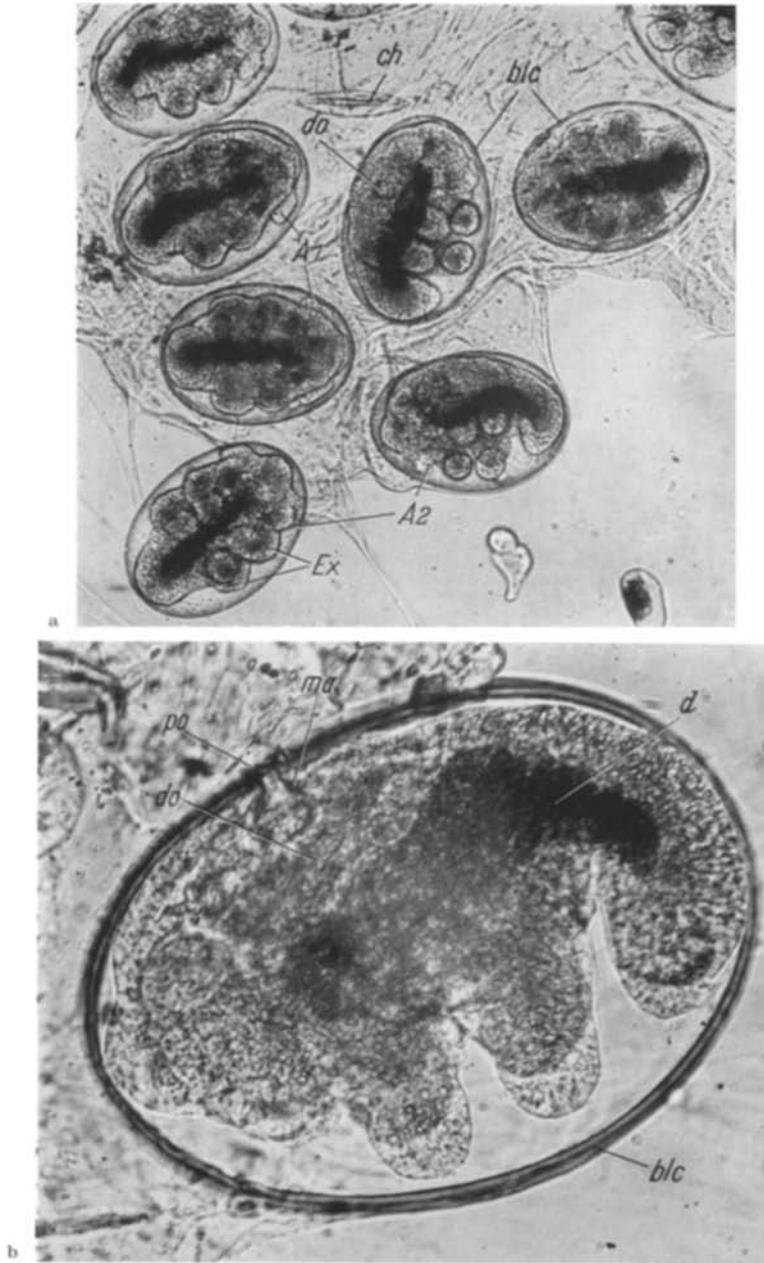


Abb. 5. a *Reighardia sternaе*, lebende Embryonen von der Blastodermcuticula (*blc*) umgeben. Schleimhüllen zu einer einheitlichen Masse verschmolzen. *ch* abgesprengtes Chorion. *A 1* 1. Antenne, *A 2* 2. Antenne, *do* Dorsalorgan, *Ex* Extremitäten. b Embryo lateral. *ma* Manschette, *po* Porus des Dorsalorgans (*do*), *d* Darm, *blc* Blastodermcuticula (a aus OSCHÉ 1959)

als solche von der überwiegenden Mehrzahl aller Autoren für Pentastomiden stets nur zwei Paar „Beine“ erwähnt werden, konnte ich bei den Embryonen von *Reighardia sternae* drei Extremitätenpaare nachweisen¹ und außerdem am vorderen Körperpol, etwa in Höhe der ventral gelegenen Mundöffnung,

ein Paar dorsolateraler Fortsätze, wie sie bislang noch von keinem Pentastomidenkeim beschrieben sind (Abb. 5, 6, 7 und 12b). Diese zapfenartig vorspringenden, caudalwärts gerichteten und dem Körper eng anliegenden Gebilde erinnern in Form und Lage sehr an die Anlagen der 1. Antenne vieler Arthropoden, weshalb ich sie schon 1959, noch mit einigen Vorbehalten, als „Antennen“ bezeichnete. Diese Deutung läßt sich durch weitere Beobachtungen bestätigen (s. u.). Die drei Extremitätenpaare liegen postoral, wobei das erste und dritte Paar differenziert, so daß zunächst letztere besprochen werden sollen. Das zweite und dritte Extremitätenpaar ist ventrolateral angeordnet und ragt

frei in den durch die Ventralkrümmung entstandenen Raum. Wesentliches und für die hier zur Diskussion stehenden Fragen entscheidendes Charakteristikum dieser Organe ist ihre deutliche Gliederung in zwei Teile. Einem breit dem Körper ansitzenden basalen Teil ist ein schmaler

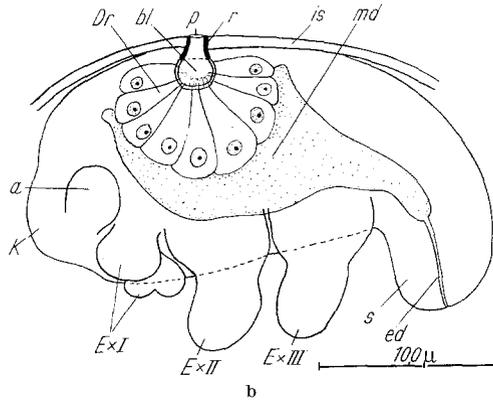


Abb. 6a u. b. *Reighardia sternae*, Embryo lateral mit Blastodermenticula. *a* 1. Antenne, *bl* Lumen des Dorsalorgans, *Dr* Drüsenzellen des Dorsalorgans, *Ex I—Ex III* 2. Antenne, Mandibel, Maxille; *ed* Proctodaenum, *is* Blastodermenticula, *K* Kopfvorwölbung, *md* Darm, *p* Porus, *r* Manschette, *s* Caudalpapille (aus OSCHT 1959)

¹ Zum Verständnis der Abbildungsunterschriften sei hier schon darauf hingewiesen, daß diese 3 Extremitätenpaare als 2. Antenne, Mandibel und 1. Maxille gedeutet werden (s. S. 509).

„Lappen“ angegliedert, wobei beide durch eine deutliche Einkerbung voneinander getrennt sind (Abb. 6—8). Man kann also deutlich einen Coxopodit (oder Basipodit) von einem Telopodit unterscheiden, ganz so, wie es auf frühen Entwicklungsstufen bei vielen Arthropoden der Fall ist. Die Frage, ob die Extremitäten der Pentastomiden gegliedert sind oder nicht, hat die Forschung seit Jahrzehnten beschäftigt und in der Diskussion um die systematische Stellung dieser Tiergruppe verständlicherweise eine große Rolle gespielt. VAN BENEDEEN (1849), der als erster die Primär-

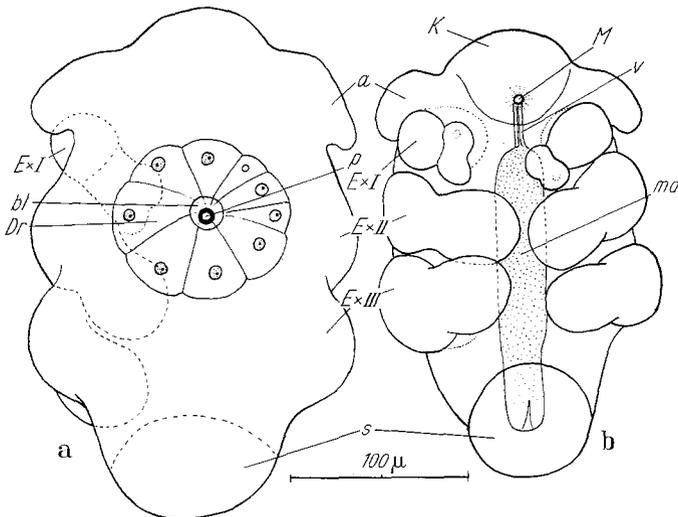


Abb. 7 a u. b. *Reighardia sterna*, Embryo. a Dorsalansicht, b Ventralansicht. Bezeichnung vgl. Abb. 6 (aus OSCHÉ 1959). M Mund, V Stomodaeum

larve eines Pentastomiden sah (ihm lagen solche von *Porocephalus clavatus*, damals *Linguatula proboscoidea* genannt, vor), beschrieb deren „Beine“ als gegliedert, eine Beobachtung, die in dieser Form keine Bestätigung fand. Zwar haben verschiedene Autoren versucht, aus dem Aufbau des „Krallenapparates“ an den Beinen fertig ausgebildeter Primärlarven, wo sich dieser aus einem basalen Stützgerüst und den von einem Ring umschlossenen Krallen aufbaut (Abb. 3), auf eine Zweigliedrigkeit zu schließen (STILES 1891, IHLE 1899), doch ist ein solch indirekter Schluß nicht zwingend. Mit Recht hat v. HÄFFNER (1926) darauf hingewiesen, daß auch die Haken der Myzostomiden eine ähnliche Gliederung aufweisen und mußte selbst zu einer Zeit, als er noch für die Arthropoden-natur der Pentastomiden eintrat, bezüglich deren Extremitäten zugeben, „... daß eine deutliche, äußerlich erkennbare Gliederung bis jetzt nicht nachgewiesen werden konnte.“ In späteren Arbeiten und vor allem von HEYMONS wird jedoch betont, daß von einer Gliederung der Pentastomidenextremitäten nicht die Rede sein kann, weshalb HEYMONS sie auch stets „Parapodien“ nennt. Da bei den mir vorliegenden Keimen der

Krallenapparat an den Extremitäten noch nicht angelegt war — auch Schnitte zeigten keine Spur von ihm — wiegt der Nachweis einer deutlichen Gliederung der Extremitätenanlagen schwer, da diese Gliederung demnach zeitlich der Ausbildung der Krallen und des Stützgerüsts vorausgeht und daher nicht von diesen induziert sein kann. In einem späteren Kapitel soll auf die systematische Bedeutung der Gliederextremität in anderem Zusammenhang noch eingegangen werden (vgl. auch OSCHKE 1959).

Während das zweite und dritte Extremitätenpaar übereinstimmend gebaut sind, weicht das vorderste Paar etwas ab. Zwar läßt sich auch

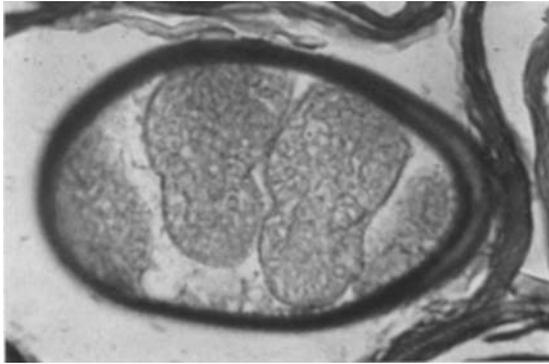


Abb. 8. *Reighardia sternae*, Embryo, Schnitt durch Mandibel und Maxille, die typische Gliederung zeigend. Vergr. 300fach

an diesem eine deutliche Gliederung in Coxopodit und Telopodit erkennen, doch ist die gesamte Extremität erheblich kürzer und der Telopodit durch eine terminale Querfurche in zwei halbkugelige Vorwölbungen unterteilt (Abb. 6, 7 und 9). Im übrigen entspricht jedoch in Lage und Grundbau auch dieses erste postorale Extremitätenpaar so weitgehend den beiden folgenden, daß kein Zweifel daran bestehen kann, daß alle drei Paare homodynamie Bildungen darstellen.

Auch die Frage, ob die Primärlarven der Pentastomiden zwei oder drei Beinpaare besitzen, hat schon heftige Diskussionen heraufbeschworen, wobei von unserem heutigen Blickpunkt aus festgestellt werden muß, daß diesem Sachverhalt eine Bedeutung zugemessen wurde, die ihm nach dem bisherigen Stand der Kenntnisse gar nicht zukam. Man ging bei der Diskussion um die phylogenetische Bedeutung der „Hexapodie“ nämlich bis heute stillschweigend von der Annahme aus, daß diese zwei oder drei Beinpaare der Primärlarve mit echten Laufbeinen von Arthropoden homologisiert werden könnten, und glaubte daher mit dem Nachweis von drei Beinpaaren einen Beweis dafür zu haben, daß es sich bei den Primärlarven um einen „arthropod hexapod“ (Noc 1923) handele, den man mit sechsbeinigen Acarinenlarven

vergleichen könne (NOC 1923, SAMBON 1922). In Wirklichkeit entsprechen diese Extremitäten, wie sich zeigen wird, keineswegs den Laufbeinen etwa der Cheliceraten oder Insekten, so daß ihr Auftreten in zwei oder drei Paaren in diesem Zusammenhang für systematische Schlußfolgerungen nichts besagt. Der erste Autor der drei Beinpaare feststellte war FILIPPI (1861), dem ebenso wie mir Embryonen von *Reighardia sternae* vorlagen und dessen Beobachtungen LEUCKHART bestätigte.

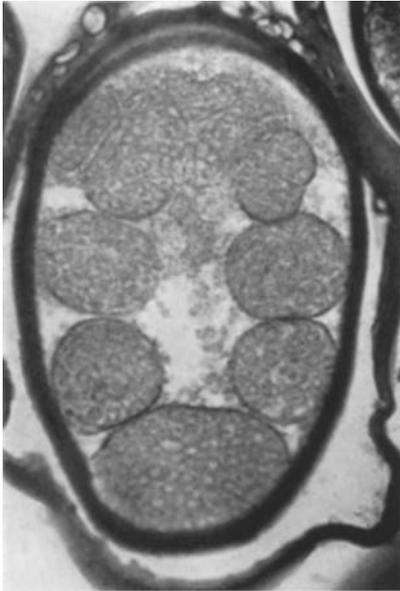


Abb. 9. *Reighardia sternae*, Embryo, Frontalschnitt durch die Ventralseite, 1. Antenne, 2. Antenne eingekerbt, Mandibel, Maxille und Caudalpapille quer getroffen. Vgl. Abb. 7b

Später haben dann HOYLE (1887), NOC (1923) und SAMBON (1922) auch bei den Primärlarven von *Raillietiella* drei Beinpaare gesehen, welches Merkmal SAMBON neben anderen benutzte, um eine ursprüngliche Gruppe der Pentastomida (die heutige Ordnung Cephalobaenida), deren Embryonen drei Beinpaare haben sollten, von einer höher evoluierten Gruppe (heutige Ordnung Porocephalida), mit nur zwei Beinpaaren, abzutrennen. Vorher hatte schon CANTLIE (1922) darauf hingewiesen, daß der Besitz von drei Beinpaaren das Genus *Reighardia* von den bis dahin bekannten Gattungen *Linguatula* und *Porocephalus* unterscheidet. Demnach schien es zunächst so, als würden die ursprünglichen Pentastomiden sechsbeinige Larven besitzen. Später hat jedoch

HEYMONS (1926) nach Untersuchungen an den Primärlarven von *Raillietiella kochi* (Cephalobaenida) die Existenz eines dritten Beinpaaren mit allem Nachdruck in Abrede gestellt und konstatiert, daß die früheren Beobachter versehentlich die beiden Furkaäste des Hinterendes für ein drittes Beinpaar gehalten haben, welcher Verwechslung NOC in der Tat erlegen zu sein scheint. Allerdings hat HEYMONS am Vorderende der untersuchten Larve ebenfalls ein Paar Anhänge beobachtet, die er jedoch für die Anlagen von „Frontalpapillen“ hielt und deshalb jede Homologie mit Extremitäten ablehnte (Abb. 10). Später haben HEYMONS u. VITZTHUM (1936) auch für *Reighardia sternae* bestätigt: „Die Embryonen besitzen außer den beiden Beinpaaren noch zwei große Frontalpapillen, die einem Gliedmaßenpaare sehr ähnlich sind.“ Da HEYMONS weder die Gliederung

dieser Anhänge gesehen hat, noch ihre Lage und Anordnung klar ausmachen konnte (er glaubte 1926 dieser „Sinnesapparat“ läge am umgebogenen Rand des Vorderendes, also präoral), bleibt verständlich, daß er nicht an die Extremitätennatur dieser Bildungen dachte. Andererseits geht aus seiner Abbildung (Abb. 10) und Beschreibung deutlich hervor, daß er dieselben Anhänge vor Augen hatte, die auch ich bei *Reighardia* feststellte und die nach Lage und Form im Grunde völlig den folgenden zwei Extremitätenpaaren entsprechen. Sie sind folglich homodyname Bildungen, was auch durch den inneren Bau des Larvenkörpers bestätigt wird (s. u.). Nichtsdestoweniger hat HEYMONS insofern recht behalten, als diese Bildungen zu den später zu besprechenden, fälschlich sog. „Frontalpapillen“ werden, was jedoch an ihrer Extremitätennatur nichts ändert (s. u.). Ob dieses erste Extremitätenpaar bei den Embryonen aller Cephalobaenida angelegt wird ist allerdings noch nicht sicher. GRETILLAT u. BRYGOO (1959) haben bei den Primärlarven von *Raillietiella chamaeleonis* jedenfalls nur zwei Extremitätenpaare beschrieben und

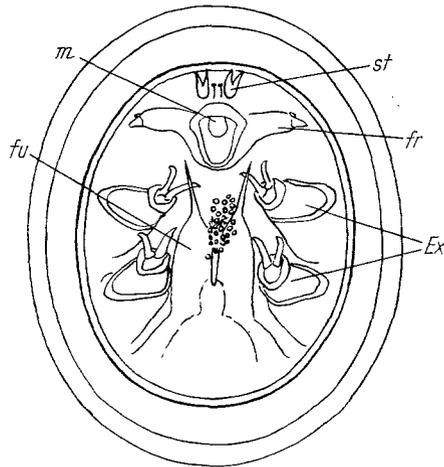


Abb. 10. *Raillietiella kochi*, reifer Embryo in den „Eihüllen“ nach HEYMONS (1935). *Ex* Extremitäten mit Krallen, *fr* Frontalorgan (= 2. Antenne), *fu* Furca, *m* Mundöffnung, *st* Bohrstachel

abgebildet, gehen jedoch auf diese Frage nicht besonders ein.

Von der übrigen Organisation ist an den mir vorliegenden Stadien bei der Beobachtung lebender oder fixierter Exemplare nicht viel zu erkennen. Am Vorderende fällt lediglich das Stomodaeum auf; ein weniger deutlich abgegrenztes Proctodaeum wird erst nach Zusatz von Methylgrünessigsäure besser erkennbar. Die meisten Autoren (STILES u. a.) geben an, daß den Primärlarven der Porocephalida Enddarm und After fehlen. HEYMONS (1926) glaubt allerdings bei *Raillietiella kochi* (Cephalobaenida) ein Proctodaeum gesehen zu haben. Es muß daher vorläufig offen bleiben, ob Cephalobaenida und Porocephalida sich in dieser Beziehung unterscheiden oder ob das schwer erkennbare Proctodaeum bei den Primärlarven der Porocephalida bislang nur übersehen worden ist. Die „mittlere Darmregion“ der mir vorliegenden Embryonen hob sich im Mikroskop stets dunkel gegen ihre Umgebung ab und ist offensichtlich Dotter erfüllt (Abb. 5 b und 6 a). Die für die Primärlarven

aller bislang untersuchten Pentastomiden charakteristischste Bildung ist das sog. Dorsalorgan, auch Rückenorgan, Operculum, Mikropyle, Fazette oder Rückenkreuz genannt, das bereits früh von SCHUBÄRT (1853) entdeckt, von allen späteren Bearbeitern immer wieder untersucht wurde, ohne daß es zu einer Klärung seines Baues und seiner Funktion kam, da alle Autoren nur die chitinen Teile dieses Organs ausmachen konnten, den sich anschließenden, aus riesigen Zellen aufgebauten und offensichtlich sekretorisch tätigen, kugelförmigen Teil dagegen nicht sahen. Da wir auf den Bau des Dorsalorgans bei der Besprechung der Schnitte noch ausführlich zu sprechen kommen, sei hier darauf verwiesen, zumal ich bereits früher die am intakten Keim erkennbaren Strukturen ausführlich beschrieb (OSCHKE 1959), ohne sie allerdings deuten zu können.

II. Innere Organisation

Alle bisherigen Untersuchungen über die Morphologie der Primärlarven beschränken sich auf die am intakten, lebenden oder fixierten Tier erkennbaren Strukturen, so daß über die innere Organisation dieser Stadien, die für eine Beurteilung von ausschlaggebender Bedeutung ist, bis heute nahezu nichts bekannt geworden ist. Die Kleinheit der Keime, die Härte der Schale und die Seltenheit des Materials hat, wie immer wieder betont wird, eine entsprechende Untersuchung unmöglich gemacht. Überraschenderweise hat sich mein Material nach anfänglichen Schwierigkeiten gut schneiden und färben lassen und erlaubt somit Einblicke auch in die innere Organisation dieses Larvenstadiums. Da die Schilderung der „Eihüllen“ zweckmäßig im Zusammenhang mit der des Dorsalorgans erfolgt, beginne ich mit der Besprechung des Keimes.

Der gesamte Embryo weist eine einschichtige, aus mehr oder weniger kubischen Zellen aufgebaute Epidermis auf, die ringsum eine dünne, dem Keim und seinen Anhängen eng anliegende Cuticula abgeschlossen hat. Die Epidermis ist auf der Ventralseite etwas stärker entwickelt und nimmt dorsalwärts an Dicke ab, um in der unmittelbaren Rückenregion die geringste Mächtigkeit aufzuweisen. Die Anhänge des Körpers imponieren als hohle Ausstülpungen und sind von einer ebenfalls einschichtigen, wenn auch etwas dickeren Epidermis aufgebaut (Abb. 11 und 12). Während äußerlich am Keim keine Segmentierung nachweisbar ist (s. o.) und lediglich die Anordnung der Extremitäten auf eine solche schließen läßt, erlaubt die innere Organisation durch den Nachweis

Abb. 11a u. b. *Reighardia sterna*, Embryo, Querschnitt durch die Mandibelregion. *bl* Blastodermcuticula, *ch* abgesprengtes Chorion (man vergleiche den Umfang des Keimes!), *coe* dorsolaterales Coelom, *d* Darm, *dm* dorsolaterales Mesoderm, *do* Dorsalorgan, *ep* Epidermis, *gl* Ganglienanlage (Mandibeltganglion), *lm* laterales Mesoderm, *ma* Manschette, *md* Mandibel, *nm* neuraler Mittelstreif, *po* Porus, *se* Sekret des Dorsalorgans, *sh* Schleimhülle, *vm* ventrales Mesoderm

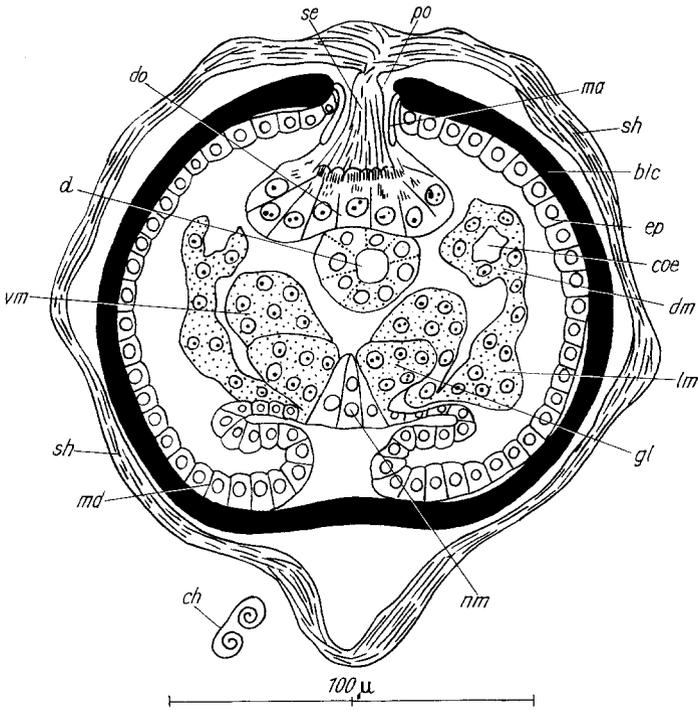


Abb. 11 a

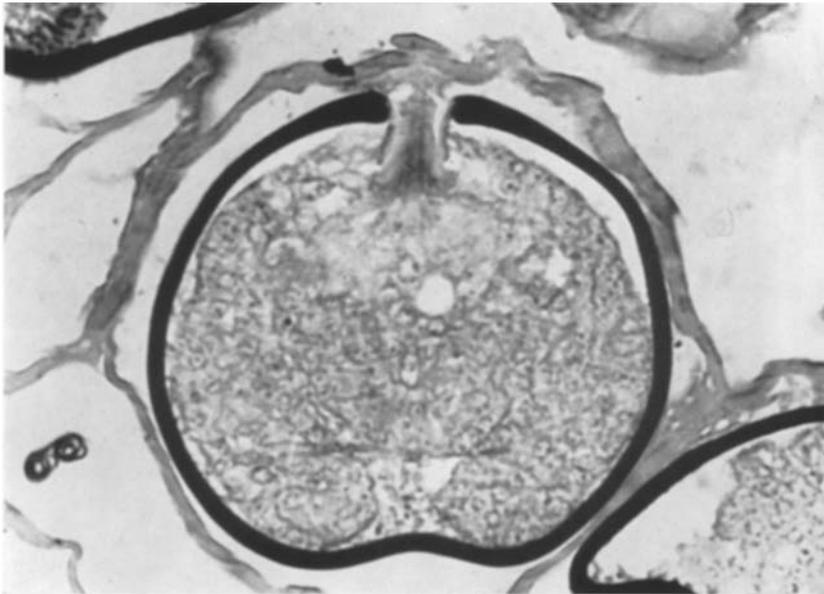


Abb. 11 b

von Ganglienanlagen und gegliederten Coelomabschnitte klar die Abgrenzung einzelner Segmente. Da die praecoral bzw. über dem Stomodaeum liegenden Teile unübersichtlicher sind und schwerer deutbare Verhältnisse bieten, sei zunächst die Segmentierung des postoralen Keimabschnittes geschildert. Sowohl auf Frontal- (Abb. 12a und b) als auch auf Sagittalschnitten (Abb. 13 und 14) läßt sich im Inneren des

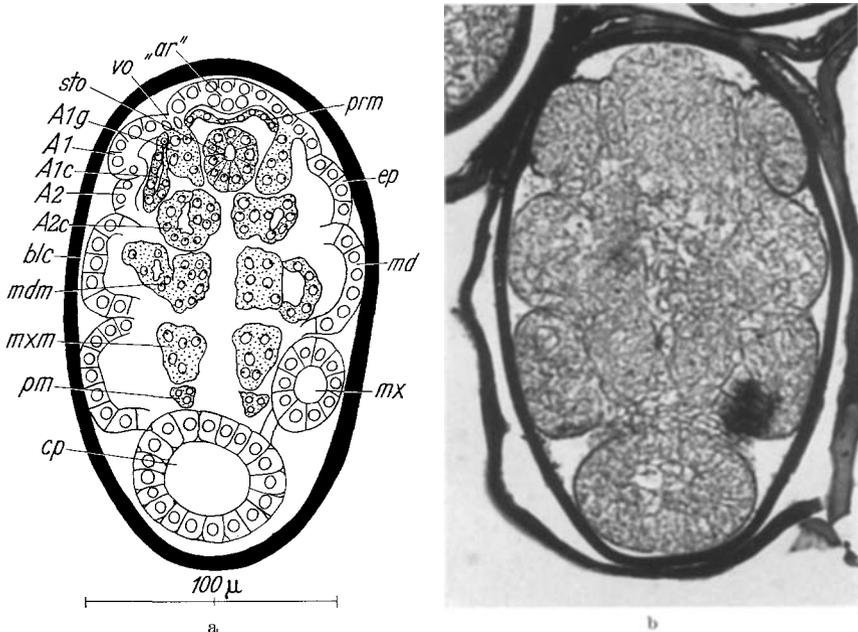


Abb. 12a u. b. *Reighardia sternae*, Embryo, Frontalschnitt (Ventralansicht). *A 1* 1. Antenne, *A 2* 2. Antenne, *A 1g* Deutocerebralganglion, *A 1c* Antennencoelom, *A 2c* Prämandibularcoelom, *ar* Archicerebrum, *blc* Blastodermcuticula, *cp* Caudalpapille, *ep* Epidermis, *md* Mandibel, *mdm* Mandibularmesoderm, *mx* Maxille, *mxm* Maxillarmesoderm, *pm* Postmaxillarmesoderm, *prm* präantennales Mesoderm (?), *sto* Stomodaeum, *vo* Ventralorgan (für das Ganglion der 1. Antenne)

Embryos in der Region der drei Extremitätenpaare je ein Ganglienpaar und ein Coelompaar deutlich erkennen. Jedes postorale Extremitätenpaar gehört demnach einem typischen, durch Coelom und Ganglien gekennzeichneten Segment an, auch das erste, das dadurch erneut seine Homodynamie mit dem zweiten und dritten Extremitätenpaar bekundet. Im Anschluß an das Coelompaar der dritten Extremität findet sich caudalwärts noch eine weniger entwickelte, als massive Zellanhäufung imponierende Mesodermanlage (Abb. 12a und 13), die offensichtlich ein viertes postorales Segment repräsentiert, dem allerdings Extremitäten fehlen und bei dem sich auch noch keine Ganglienanlage nachweisen ließ. Der Restabschnitt des Embryos wird von der ventralwärts

eingekrümmten „Caudalpapille“ eingenommen, die, vom undeutlich abgesetzten Proctodaeum durchzogen, keine Anlagen von Mesoderm und Nervensystems erkennen läßt. Der postorale Abschnitt der Primärlarve wird demnach von vier Segmenten aufgebaut, von denen die vorderen drei je ein Extremitätenpaar tragen. Schwieriger ist der über dem Stomodaeum und präoral liegende Abschnitt zu deuten, da hier durch die Ventralbiegung des vorderen Körperpols und die Kleinheit der Keime die Verhältnisse unübersichtlicher werden. Darüber hinaus ist die segmentale Gliederung der präoralen Körperabschnitte bei Articulaten und

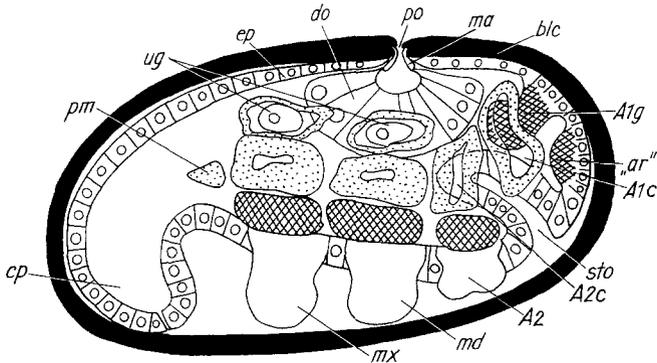


Abb. 13. *Reighardia sternaе*, Embryo lateral, Schema. Punktiert Mesoderm, schraffiert Nervensystem. Bezeichnungen siehe Abb. 12a und 14a. *ug* Urgeschlechtszellen, *po* Porus, *ma* Manschette

besonders Arthropoden allgemein bis heute Gegenstand lebhafter Diskussionen geblieben; herrscht doch noch nicht einmal Einigkeit darüber, ob die erste Antenne noch dem Aeron oder schon einem ersten echten Segment zuzuordnen ist, geschweige denn darüber, wieviel eventuell weitere „präantennale Segmente“ am Aufbau dieser Region beteiligt sind (ausführliche zusammenfassende Diskussion dieser Fragen bei WEBER 1952, BUTT 1960, MANTON 1960). Man darf nicht erwarten, daß der Embryo eines abgeleiteten Parasiten erlauben könnte, zu diesem Problem Stellung zu nehmen, zumal, wie sich zeigen wird, gerade in dieser Region des Keimes bereits durch den Parasitismus bedingte Reduktionserscheinungen an der Anlage des Nervensystem auftreten. Wenn im folgenden die erste Antenne und die ihr zugeordneten neuralen und mesodermalen Bildungen als einem Segment zugehörig betrachtet werden, so schließe ich mich damit der zur Zeit wahrscheinlichsten Deutung an (WEBER, REMANE, KAESTNER u. a.).

Der präorale bzw. über dem Stomodaeum gelegene Abschnitt des Embryos ist äußerlich durch die dorsolateralen, in Höhe der Mundöffnung gelegenen Antennenanlagen ausgezeichnet (Abb. 6b und 12b). Diesen

ersten Antennen entspricht im Inneren eine deutlich auszumachende, sich dorsolateral vom Ektoderm des vorderen Körperpols ableitende Ganglienanlage, die über dem Stomodaeum liegt. Das dazugehörige Mesoderm erscheint durch diese Anlage etwas eingedrückt, weist jedoch eine Coelomhöhle auf (Abb. 13, 14, 16 und 22). Wir finden also in diesem Abschnitt an sich alle Bestandteile wieder, die auch den ersten drei postoralen Segmenten zukommen, nämlich Coelom, Ganglienanlage und Körperanhänge, und können daher, mit den oben angedeuteten Vorbehalten, von einem präoralen bzw. adoralen Antennensegment sprechen. Weniger deutlich lassen sich präantennale Strukturen erkennen. Bei günstig liegenden Schnitten häufiger auszumachen ist eine Gruppe vergrößerter Zellen, die der Epidermis der „Stirnbeule“ eng anliegen (Abb. 17). Diese Zellen weisen auch größere Kerne auf und liegen in zwei bis drei Schichten übereinander. Es liegt nahe hier an die Differenzierung von Neuroblasten zu denken, zumal HEYMONS (1901) bei *Scelopendra* eine ähnliche unpaare Anlage als „Archicerebrum“ beschrieben hat. Da ich über das weitere Schicksal dieser Bildung nichts aussagen kann, möchte ich diese Deutung nur mit allen Vorbehalten geben. Es bestünde auch die Möglichkeit, daß es sich bei dieser Vorwölbung vergrößerter Epidermiszellen um die Anlage des Bohrstachels handelt, was allerdings weit weniger wahrscheinlich ist, da von den anderen chitinenen Larvalorganen, den Krallen der „Beine“, noch keinerlei Anlagen zu erkennen waren.

Schließlich zeigt auch das laterale Ektoderm unmittelbar vor den Insertionsstellen der ersten Antennen auf manchen Schnitten eine leichte Verdickung (Abb. 25a), die vielleicht als Rest einer sich nicht weiter entwickelnden protocerebralen Anlage angesehen werden darf. Da ich entsprechende Bildungen zu selten antraf und über ihr weiteres Schicksal nichts aussagen kann, bleibt jedoch auch dieser Deutungsversuch sehr fragwürdig. Auch die Frage, ob präantennale Coelomanlagen bei den mit vorliegenden Embryonen auftreten, läßt sich nicht sicher beantworten. Zwar habe ich auf manchen Schnitten in der Region der „Stirnbeule“ vor dem Stomodaeum Mesoderm in z. T. sogar epithelialer Anordnung gesehen (Abb. 12a und 17a), kann jedoch bei der Kleinheit der Objekte nicht ausschließen, daß es sich hierbei nur um weiter nach vorne verlagerte Teile des Antennencoeloms handelt. Weiter möchte ich auf die nicht mit genügender Sicherheit zu belegenden präantennalen Strukturen nicht eingehen, zumal sie für die in unserem Zusammenhang interessierende Beurteilung des Keimes nicht von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Ehe im Folgenden Einzelheiten über die Ganglien- und Coelomanlagen mitgeteilt werden, sei zur Erleichterung schon jetzt eine „Deutung“ des Keimes und eine damit verbundene Benennung der einzelnen Seg-

mente durchgeführt, wenngleich eine Reihe von Fakten, die die vorgenommene Homologisierung weiter belegen, erst im nächsten Kapitel erörtert werden kann. Die folgende Deutung setzt voraus, daß es sich bei den Pentastomiden um Arthropoden handelt, was ebenfalls später erst noch zu beweisen sein wird.

Das Antennensegment eingerechnet, besteht der Embryo von *Reighardia sterna* aus insgesamt fünf Segmenten, wobei das erste adoral liegt, die folgenden vier postoral angeordnet sind. Die Segmente 1 bis 4 tragen je ein Paar Anhänge. Die des ersten Segments entsprechen den ersten Antennen, wodurch das dazugehörige Ganglion als Anlage des Deutocerebrums gekennzeichnet ist. Auf dieses Antennensegment folgt hinter dem Stomodaeum, also postoral, das Segment der zweiten Antenne, dessen Ganglion somit die Anlage des Tritocerebrums darstellt. Daß es sich hier wirklich um die zweite Antenne und nicht etwa um das Mandibelsegment handelt, erhellt aus dem Schicksal dieser Bildung im Verlauf der Postembryonalentwicklung und aus dem Bau des Nervensystems des adulten Tieres (s. u.). Im Folgenden wird dieses Segment daher als zweites Antennensegment oder Prämandibularsegment bezeichnet. Folgerichtig müssen die beiden nächsten Segmente als Mandibelsegment und Segment der ersten Maxille gedeutet werden, von denen jedes ein Extremitätenpaar trägt. Das letzte, beim Embryo nur wenig ausgeprägte Segment, entspricht dann dem der zweiten Maxille; da es keine Anhänge trägt, soll es Postmaxillarsegment genannt werden. Diese Deutung der Larvenextremitäten als Antenne 2, Mandibel und Maxille, die später noch eingehend begründet werden soll (s. u.), ergibt eine völlig neue Beurteilung sowohl der Primärlarve als auch der adulten Pentastomiden, da man bisher allen Stadien „Mundwerkzeuge“ oder ein Gnathocephalon stets abgesprochen hat (HEYMONS 1935, p. 196, v. HAFFNER 1926).

Von nicht sicher zu beurteilenden Strukturen („Archicerebrum“ u. a., s. o.) abgesehen fehlen dem Keim jegliche Anlagen eines Protocerebrums, welcher Abschnitt entsprechend auch im Gehirn der adulten Pentastomiden nicht ausgebildet ist (s. u.).

III. Histologie der Organanlagen

1. Ganglienanlage

Die Anlage der Ganglien ist die einzige Bildung des Embryos, an der sich die offensichtlich geringen Unterschiede im Entwicklungszustand der mir vorliegenden Keime, wenn auch nur wenig, bemerkbar machen. So läßt sich auf Sagittalschnitten bei manchen Keimen eine deutliche Gliederung des ventralen Nervenstranges in hintereinanderliegende Portionen nur gerade andeutungsweise erkennen, während bei anderen

die Ganglienanlagen deutlich segmental voneinander abgesetzt sind (Abb. 14a). Auch auf Querschnitten sind die Ganglienanlagen unterschiedlich weit in das Innere vorgewölbt, ja liegen bei manchen Keimen

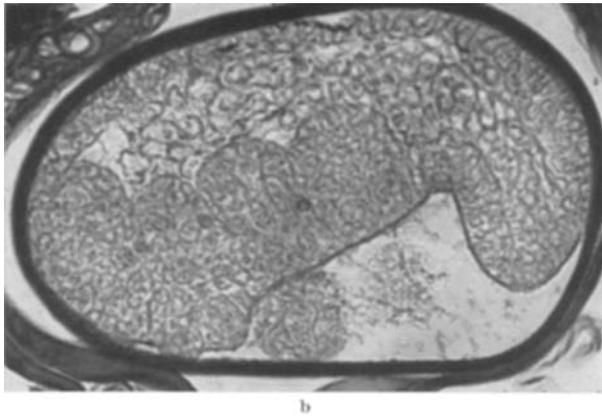
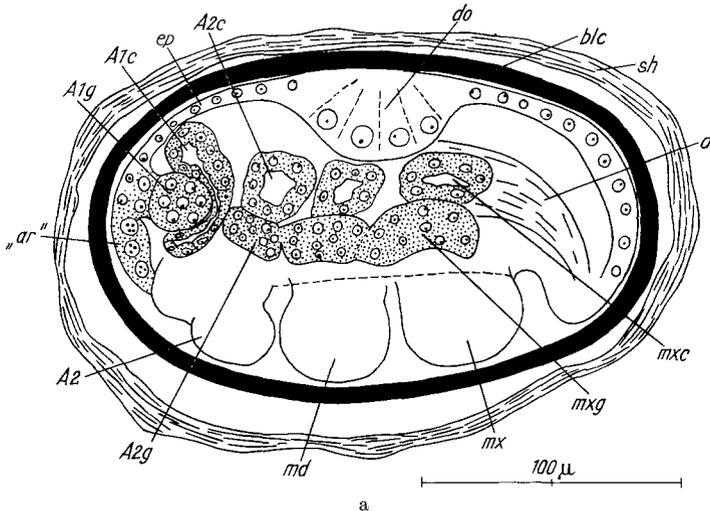


Abb. 14a u. b. *Reighardia sternae*, Embryo, Sagittalschnitt lateral. *A 1g* Deutocerebralganglion, *A 1c* Antennenceolom, *A 2 2*. Antenne, *A 2c* Prämandibularcoelom, *A 2g* Tritocerebralganglion, *ar* Archicerebrum, *blc* Blastodermuticula, *d* Darm, *do* Dorsalorgan, *ep* Epidermis, *md* Mandibel, *mx* Maxille, *mxg* Maxillarganglion, *mxo* Maxillarcoelom, *sh* Schleimhülle

noch fast im Niveau der Epidermis. Eine totale Ablösung der Ganglienanlagen, wie sie v. HAFNER für spätere Stadien beschreibt (s. u.), ist noch in keinem Falle erfolgt, stets liegen sie noch eng der ventralen Epidermis an. In der Regel konnte ich auf Querschnitten einen meist drei Zellen breiten „neurales Mittelstrang“ von den beiden „neurales Seiten-

strängen“ unterscheiden (Abb. 11 a, 18 und 24 a). Bei manchen Keimen (jüngeren ?) war die Ventralseite leicht vorgewölbt und wirkte wie ein einheitlicher „Neuralwulst“ (Abb. 18), jedoch sind solche Stadien relativ selten. Eine deutliche Sonderung der Zellen in Neuroblasten und Neurocyten ließ sich nicht erkennen, wobei zu bedenken ist, daß die Ganglienanlage auf den mir vorliegenden Stadien nie mehr als zwei bis drei Zellreihen in der Höhe ausmacht. Die Ganglienanlagen der vorderen drei postoralen Segmente sind einheitlich gebaut, dem letzten Segment dagegen scheinen sie noch völlig zu fehlen. Das Ganglion des Antennensegments (Deutocerebralganglion) nimmt seinen Ursprung nicht von der Ventralseite des Keimes, sondern, entsprechend seiner Lage über dem Stomodaeum, von dem dorsolateralen Ektoderm des Vorderpols (Abb. 12 a, 16 und 22). Im Gegensatz zu den Anlagen der Ventralganglien liegen die des Deutocerebrums dem Ektoderm nicht breit auf, sondern stehen mit diesem durch einen „Strang“ in Verbindung, der sich auf manchen Schnitten direkt als „taschenartige“ Einstülpung der Epidermis zu erkennen gibt. Nicht nur die Orientierung der Kerne läßt auf eine solche Einstülpung der Epidermis schließen, auf manchen Schnitten ist vielmehr sogar ein feiner Spalt in diesem Epidermisstrang auszumachen, der am Außenrand der Epidermis in eine kleine Kerbe übergeht (Abb. 12 a und b). Derartige Epidermiseinstülpungen sind im

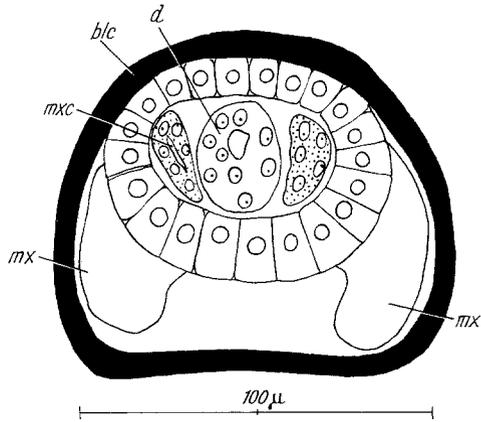


Abb. 15. *Reighardia sternae*, Embryo, Querschnitt knapp hinter der Maxille. *blc* Blastodermcuticula, *d* Darm, *mx* Maxille, *mxc* Maxillarcoelom

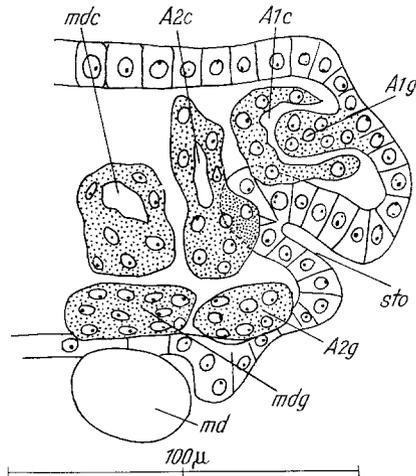


Abb. 16. *Reighardia sternae*, Embryo, medianer Sagittalschnitt durch den Vorderkörper. *A1c* Antennencoelom, *A1g* Deutocerebralganglion, *A2c* Prämandibularcoelom, *A2g* Tritocerebralganglion, *md* Mandibel, *mdc* Mandibularcoelom, *mdg* Mandibularganglion, *sto* Stomodaeum

Zusammenhang mit der Bildung von Ganglien als „Ventralorgane“ von einigen Arthropoden beschrieben, worauf später noch näher eingegangen wird. Am inneren Ende eines solchen „Ventralorgans“ entwickelt sich als kugelige Anschwellung bei den mir vorliegenden Embryonen jeweils das Antennenganglion. Auffallend ist, daß ich derart entwickelte Ventralorgane stets nur am Deutocerebralganglion, nie jedoch an den postoralen Ganglien nachweisen konnte, was vielleicht auf zeitliche Differenzen in der Ausbildung der segmentalen Ganglienanlagen hinweist.

2. Mesoderm und Coelom

Die Bildung des Mesoderms ist auf den vorliegenden Schnitten schon zu weit fortgeschritten, um über seine Herkunft noch sichere Aussagen

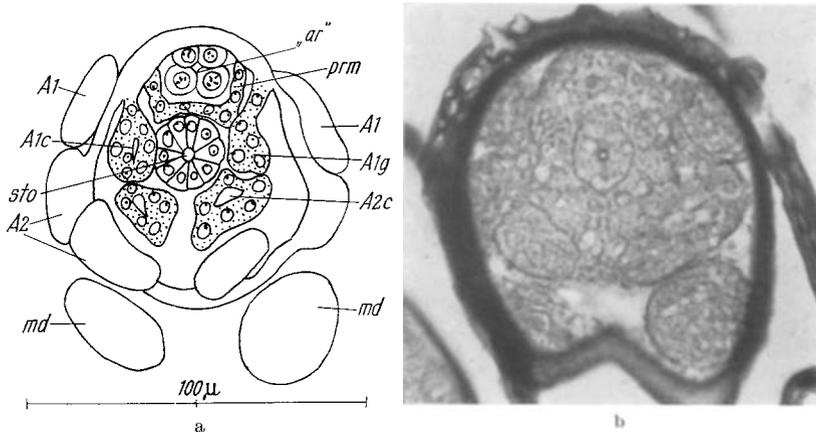


Abb. 17 a u. b. *Reighardia sternae*, Embryo, schräg geführter Frontalschnitt durch die vorder Körperregion. *A 1* 1. Antenne, *A 1c* Antennencoelom, *A 1g* Deutocerebralganglion, *A 2* 2. Antenne, *A 2c* Prämandibularcoelom, *ar* Archicerebrum, *md* Mandibel, *prm* präantennales Mesoderm (?), *sto* Stomodaeum

zuzulassen. Auf Querschnitten zeigt sich das Mesoderm jedoch stets in engem Kontakt mit den Ganglienanlagen und der ventralen Epidermis, so daß sein Ursprung wohl mit Recht an der Ventralseite des Keimes gesucht werden darf (Abb. 11 a und 19). Am übersichtlichsten zeigt sich das Mesoderm in den Segmenten der Mandibel und ersten Maxille, so daß zunächst dieses beschrieben werden soll. Auf Querschnitten läßt sich hier auf jeder Seite meist eine deutliche Dreiteilung des Mesoderms erkennen (Abb. 11 a und 19). Neben einem ventralen, unmittelbar den Ganglien aufliegenden Teil läßt sich ein ventrolateral gelegener, massiver Teil unterscheiden, der offensichtlich Körpermuskulatur bildet und sich bei manchen Keimen gerade anschickt, einen noch wenig hervortretenden, schwachen Auswuchs in die noch hohle Extremität zu entsenden.

Als dritter Abschnitt imponiert ein dorsolateraler, von einem einschichtigen Epithel umschlossener Coelomhohlraum, in den meist bereits große Urgeschlechtszellen eingeschlossen sind (Abb. 19 und 20). Diese dorsolateralen Abschnitte des Mandibel- und Maxillensegments scheinen auf manchen Schnitten zu einer einheitlichen Höhle verwachsen zu sein. Das Mesoderm des Postmaxillar-segments ist noch wenig entwickelt und stellt nur einen relativ kleinen, kompakten Zellhaufen dar, an dem weder eine Aufteilung noch Coelomhöhlen zu erkennen sind (Abb. 12a und 13). Dagegen weist das Prämandibularsegment (= zweite Antenne) ein gut entwickeltes Coelom mit deutlichem Hohlraum auf, jedoch scheint der

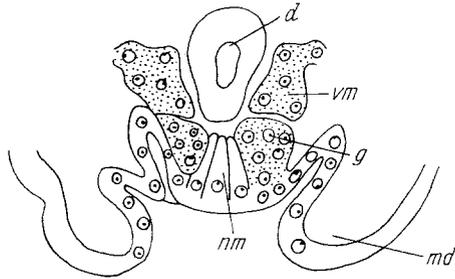


Abb. 18. *Reighardia sternae*, Embryo, Querschnitt durch die Mandibelregion, ventraler Abschnitt. *d* Darm, *g* Mandibularganglion, *md* Mandibel, *nm* neuraler Mittelstreif, *vm* ventrales Mesoderm

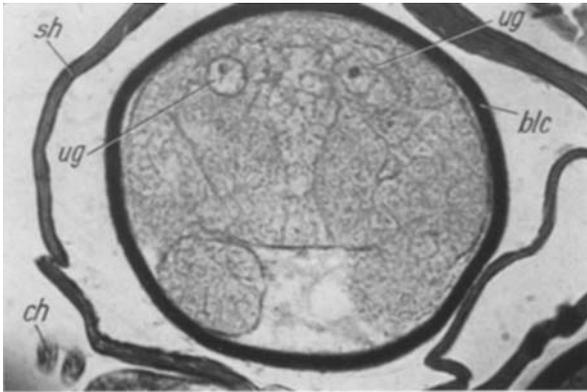
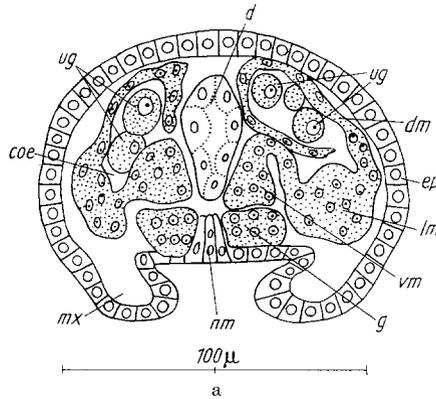


Abb. 19a u. b. *Reighardia sternae*, Embryo, Querschnitt durch die Maxillarregion. *d* Darm, *dm* dorsolaterales Mesoderm, *lm* laterales Mesoderm, *vm* ventrales Mesoderm, *coe* dorsolaterales Coelom, *ep* Epidermis, *g* Maxillarganglion, *mx* Maxille, *nm* neuraler Mittelstreif, *ug* Urgeschlechtszellen. Bei *b* *ch* = abgesprengtes Chorion (vgl. Abb. 11), *blc* Blastodermcuticula, *sh* Schleimhülle

dorsolaterale Abschnitt, der im Mandibel- und Maxillensegment die Urgeschlechtszellen umschließt, hier zu fehlen. Die viscerele Wand des Prämandibularcoeloms umkleidet den hinteren Abschnitt des Stomodaeums (Abb. 13). Das Coelom des ersten Antennensegments liegt, dem Deutocerebralganglion eng angeschlossen, im wesentlichen über dem Stomodaeum, umfaßt jedoch in seinem unteren Teil mit dem inneren Blatt die ektodermale Wand desselben (Abb. 12a, 14a und 16). Es weist eine deutliche Höhlung auf, die allerdings durch das Antennenganglion zum Teil eingeengt wird. Ebenso wie das Antennenganglion durch das Ventralorgan ist auch das Antennencoelom durch einen Fortsatz mit der Stelle der Epidermis verbunden, von der auch das Ventralorgan seinen Ursprung nimmt. Auch dem Antennencoelom fehlt ein abgegliederter dorsolateraler Abschnitt; dementsprechend habe ich auch im Antennensegment nie Urgeschlechtszellen gefunden.

3. Die Urgeschlechtszellen

waren stets nachweisbar und liegen in zwei Längsreihen zu beiden Seiten des Keimes in den dorsolateralen Abschnitten des Coeloms (Abb. 19, 20, 21, 22b und 24). Auf jeder Seite finden sich bis zu etwa fünf Urgeschlechtszellen hintereinander. Sie sind an ihren großen, chromatinreichen Kernen und dem sich stärker anfärbenden Zellplasma stets leicht zu erkennen und fallen vor allem auf Frontalschnitten in der Dorsalregion und auf Querschnitten sofort auf. Ihre Anordnung in zwei Längsreihen bezeugt die ursprünglich paarige Anlage der Gonaden, die bei den adulten Pentastomiden dagegen meist unpaar entwickelt sind (s. u.).

4. Der Darmtrakt

Das Stomodaeum imponiert auf den meisten Schnitten als eine von einer dünnen Cuticula ausgekleidete, einschichtige Einstülpung des Ektoderms, die etwa bis zum Hinterrand des Prämandibularsegments reicht (Abb. 13, 16 und 22). Der anschließende Darmabschnitt läßt bei manchen Keimen bereits ein undeutlich abgesetztes Entoderm erkennen, wirkt in den meisten Fällen jedoch wie eine diffuse Zellanhäufung, bei der sich Entoderm und Dotterzellen nicht sicher trennen lassen (Abb. 19 und 20). Über die Entstehung des Entoderms erlaubt das mir vorliegende Stadium keine Aussagen. Das Proctodaeum ist nur wenig entwickelt und auf Schnitten nie so deutlich zu erkennen wie das Stomodaeum.

Der Versuch das bislang Bekanntgewordene mit den hier vorgelegten Befunden zu vergleichen, bleibt sehr unbefriedigend, da über die innere Organisation der Primärlarven nahezu keine Angaben vorliegen. STILES (1891) hat bei den Primärlarven von *Porocephalus clavatus* (Abb. 3)

festgestellt, daß der „Mitteldarm“ blind endet, worauf oben schon hingewiesen wurde. Des weiteren hat er an der Übergangsstelle von Stomodaeum und „Mitteldarm“ zwei kleine Zellanhäufungen gesehen, die er für die Anlagen des gesamten Nervensystems hielt, bei denen es sich jedoch bestenfalls um die Prämandibularganglien handeln kann. Weiter erwähnt STILES einige „Riesenzellen“¹, die sich bei der Bewegung der Primärlarve verschieben und die meiner Ansicht nach nur Ur-

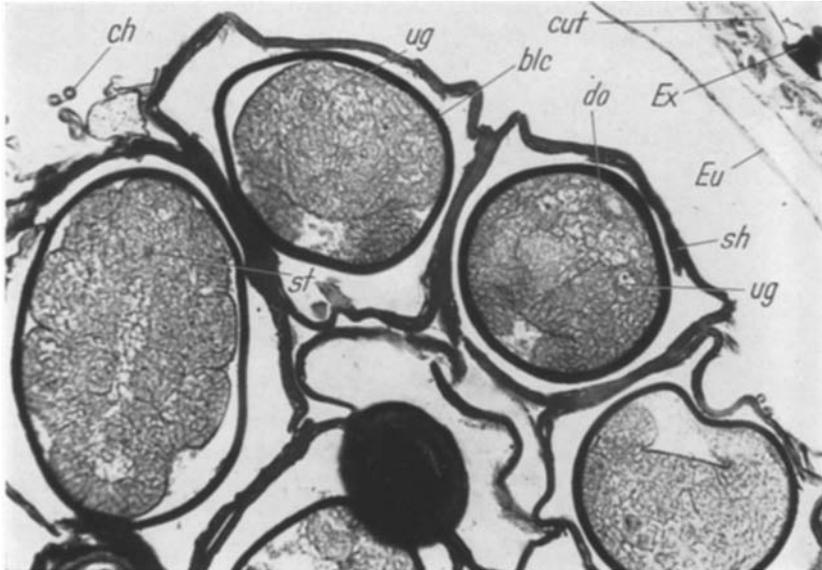


Abb. 20. *Reighardia sternae*, altes Weibchen quer. Sektor des Uterusblindsackes mit Embryonen. *blc* Blastodermcuticula, *ch* abgesprengtes Chorion, *cut* Cuticula, *do* Dorsalorgan, *Eu* Epithel des Uterusblindsackes, *Ex* Exkretkonglomerat, *sh* Schleimhülle, *st* Stomodaeum, *ug* Urgeschlechtszellen

geschlechtszellen sein können, wenn STILES auch betont, daß er Genitalanlagen nicht auffinden konnte. NOC (1923) beschreibt für die Primärlarve von *Armillifer armillatus* „... un double ganglion nerveuse“, das, soweit es sich den Abbildungen entnehmen läßt, vor dem ersten „Beinpaar“ liegt und womöglich dem Antennal- oder Prämandibularganglion entspricht. Ferner sah er „... deux grandes cellules genitales...“ was nach HEYMONS (1935) jedoch noch der Nachprüfung bedarf. HEYMONS (1926b) fand bei der Primärlarve von *Raillietiella kochi* „... eine dunkelkörnige Masse, die unmittelbar unter den Frontalpapillen nachweisbar ist und als Ganglion dieses Sinnesorgans anzusprechen sein dürfte. . .“, eine Bildung also, die dem hier beschriebenen Prämandibularganglion entsprechen könnte. Wenngleich alle genannten Autoren

¹ Siehe Anhang, S. 589.

nur wenige und immer nur einzelne der hier beschriebenen Organe und Anlagen beobachtet haben und die Deutung ihrer Angaben oft schwierig ist, spricht doch vieles dafür, daß die Primärlarven der verschiedenen Pentastomiden auch in ihrer inneren Organisation im wesentlichen wohl übereinstimmend gebaut sind.

IV. Das primäre Dorsalorgan und die „Eischalen“

Die voluminöseste Bildung des *Reighardia*-Keimes stellt das Dorsalorgan dar, dessen Bau und Funktion an Hand der Schnitte zunächst

beschrieben sei, ehe die wenigen aus der Literatur vorliegenden Angaben besprochen werden.

Das Dorsalorgan liegt an der Rückenseite des Embryos und stellt eine aus großen Zellen aufgebaute, kugelförmige Drüse dar, die sich vom Prämandibularsegment bis zum Postmaxillarsegment erstreckt (Abb. 5b, 6, 7 und 22). Sie wird aus insgesamt etwa 80 großen, flaschenförmigen und dicht aneinanderliegenden Zellen aufgebaut. Jede Drüsenzelle besitzt einen in der Basalregion gelegenen, relativ großen Zellkern, ihr Plasma erscheint hyalin. Im sich distal verzüngenden Abschnitt jeder Zelle findet sich zentral im Plasma stets eine lockere Anhäufung von Sekretgranula, die unmittelbar unter der distalen Zellwand zu einer einheitlichen, sich gelblich bis braun anfärbenden Sekretmasse

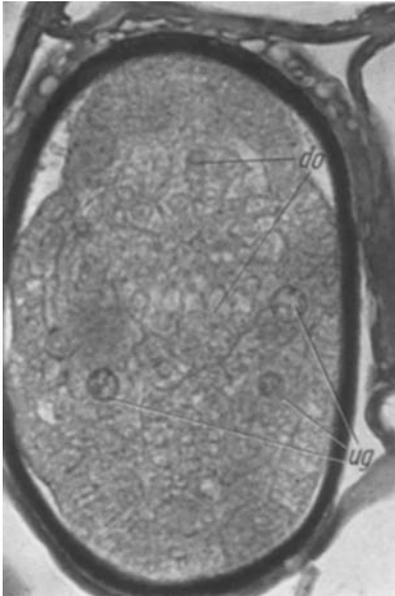


Abb. 21. *Reighardia sternae*, Embryo, Frontalschnitt durch die Dorsalregion. *do* Dorsalorgan, *ug* Urgeschlechtszellen, vgl. Abb. 25a

zusammenfließen (Abb. 22, 23 und 24). Die so gebildete „Sekretkappe“ erfüllt das gesamte distale Ende jeder einzelnen Drüsenzelle. Da sämtliche Drüsenzellen einen exzentrisch gelagerten Hohlraum (= „Lumen“) umstellen, wirken die aneinanderstoßenden Sekretkappen wie eine geschlossene „Membran“. Frontalschnitte durch den distalen Teil des Dorsalorgans zeigen, daß die einzelnen Zellen im Querschnitt primär mehr oder weniger rund sind, sich durch ihre dichte Lagerung jedoch bienenwabenartig zusammenschließen, wodurch das Bild einer polygonalen Felderung entsteht (Abb. 21, 25a und b). Auf median geführten Quer- und Längsschnitten durch das Dorsalorgan sind stets acht bis

neun Zellen zu erkennen (Abb. 6 b, 23 und 24), so daß es sich wohl um ein weitgehend zellkonstantes Gebilde handeln dürfte. An den Rändern gehen die Zellen des Dorsalorgans unmittelbar in die hier relativ dünne Epidermis des Rückens über. Das gesamte Dorsalorgan kann als eine

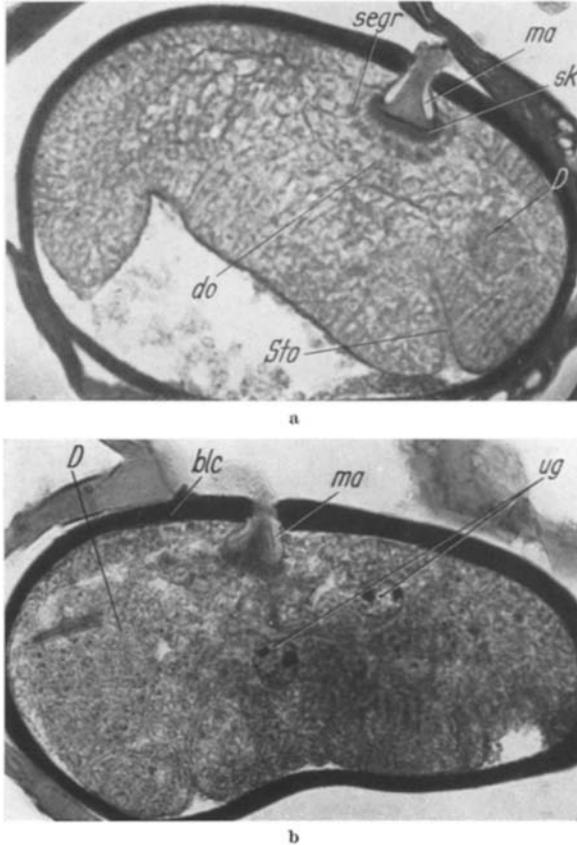


Abb. 22a u. b. *Reighardia sternae*, Embryo, medianer Sagittalschnitt, *D* Deutocerebralganglion, *Sto* Stomodaeum, *do* Dorsalorgan mit Manschette (*ma*), *sk* Sekretkappe, *segr* Sekretgranula, *blc* Blastodermcuticula, *ug* Urgeschlechtszellen, vgl. Abb. 13 und 23

Einstülpung des dorsalen Blastoderms aufgefaßt werden, dessen Zellen sich stark vergrößert haben. Dementsprechend weist der Körper des Embryos an dieser Stelle einen „Porus“ auf, der auch die sog. „innere Eischale“ durchbricht. Diese „innere Eischale“ ist, das betonen auch schon frühere Beobachter, eine Bildung des Blastoderms und wird daher im Folgenden stets als Blastodermcuticula bezeichnet. Sie ist relativ mächtig, strukturlos und wird durch Eisenhämatoxylin intensiv blau-schwarz angefärbt. Da das Blastoderm nach Ausbildung

des sich sehr früh anlegenden Dorsalorgans (s. u.) an dieser Stelle offensichtlich keine Cuticula zu bilden vermag, entsteht der Porus in der Blastodermcuticula gewissermaßen als „Aussparung“ genau über der Mündung des Dorsalorgans. Vom kreisrunden Rand dieses Porus ragt eine zylinderförmige „Manschette“ in das Dorsalorgan vor und gewinnt Anschluß an das Lumen desselben. Sie entspringt von der „Mittelschicht“ der relativ dicken Blastodermcuticula, wirkt chitinös, besteht jedoch offensichtlich aus einer anderen Substanz als diese (Abb. 22, 23

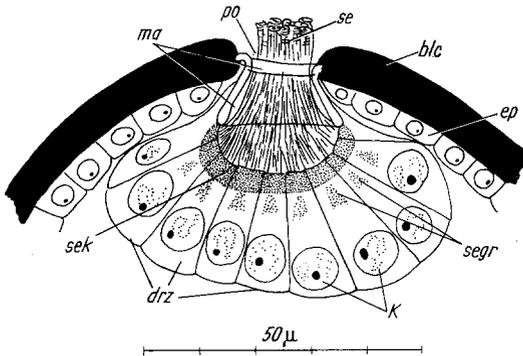


Abb. 23. *Reighardia sternae*, Embryo, Dorsalorgan. *b/c* Blastodermcuticula, *drz* Drüsenzellen, *ep* Epidermis, *K* Kern, *ma* Manschette, *po* Porus, *se* Sekretfäden, *segr* Sekretgranula, *sek* Sekretkappe (vgl. Abb. 24a u. b)

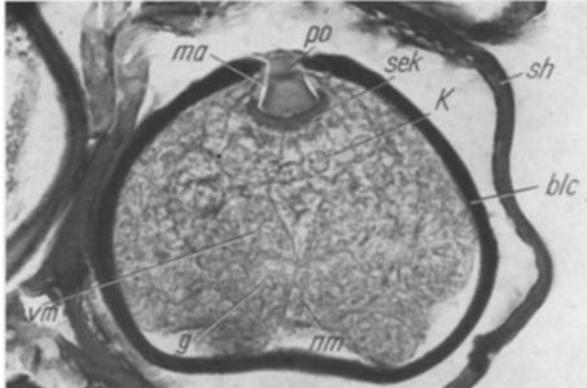
und 24a)¹. Während letztere auf meinen Schnitten stets blauschwarz gefärbt ist, färbt sich die Manschette mit Eisenhämatoxylin nicht an, bleibt vielmehr glasartig durchsichtig, tritt aber durch ihre starke Lichtbrechung deutlich hervor (Abb. 22 und 24a). Auch bei Beobachtung der lebenden, ungefärbten Embryonen läßt sich

dieser Unterschied feststellen. In diesem Falle ist die Blastodermcuticula farblos, während die Manschette gelblich wirkt (Abb. 5 b).

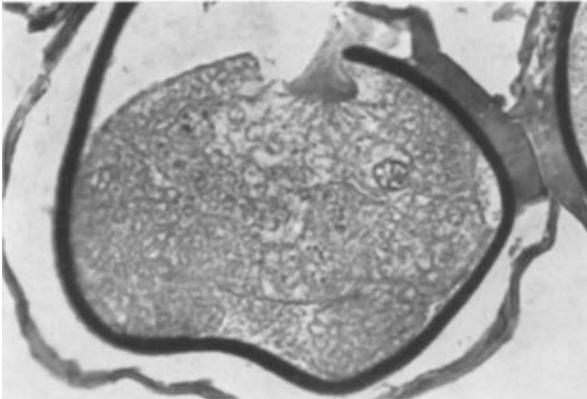
Läßt schon der Bau des Dorsalorgans und die Art der Einschlüsse in den einzelnen Zellen keinen Zweifel daran aufkommen, daß es sich hier um eine Drüse handelt, so wird dieser Eindruck durch die auf sehr zahlreichen Schnitten nachweisbare Funktion voll bestätigt. Diese besteht offensichtlich in einer äußerst regen Sekretionstätigkeit. Das produzierte Sekret tritt in relativ dicken Strängen am distalen Pol der Drüsenzellen aus, erfüllt zunächst das Lumen des Dorsalorgans, um sich dann massiv aus dem Porus zu ergießen (Abb. 11a und b, 22, 23 und 24b). Während sich in der Sekretmasse im Lumen und im Bereich des Porus vielfach noch die einzelnen, zu den Zellen führenden Stränge gegeneinander abgrenzen lassen (Abb. 23 und 24b), zerfließen sie außerhalb des Porus zu einem einheitlichen, zähen Schleim, der um die Blastodermcuticula des ganzen Keimes eine zweite „Hülle“ bildet, wobei zwischen dieser und der Blastodermcuticula stets ein Zwischenraum erhalten bleibt (Abb. 4, 11a und b, 24a und b). Die „Schleimhülle“ des Pentastomidenembryos, von allen Autoren bisher für die „äußere Eihülle“ gehalten, ist also, und das kommt überraschend, ein Sekretionsprodukt des Dorsal-

¹ Siehe Anhang S. 590.

organs und damit eine vom Keim selbst produzierte Bildung. Sie ist beim lebenden Tier weitgehend farblos und hyalin, färbt sich mit Eisenhämatoxylin jedoch gelblichbraun an. Auf vielen Schnitten waren in der Schleimhülle eigenartige Blasen zu erkennen (Abb. 4, 21 und 22),



a



b

Abb. 24a u. b. *Reighardia sternae*, Embryo, Querschnitt durch die Mandibularregion mit Dorsalorgan und Urgeschlechtszellen. Vergl. Abb. 11a, 19a und 23. Bei b ist die Blastodermtcuticula durch den Schnitt aufgerissen. *blc* Blastodermtcuticula, *g* Ganglion, *K* Kern einer Dorsalorganzelle, *ma* Manschette, *po* Porus, *sek* Sekretkappe, *sh* Schleimhülle, *vm* ventrales Mesoderm, *nm* neuraler Mittelstreif

was für einen Quellungsvorgang spricht, doch bin ich nicht sicher, ob es sich dabei nicht um Fixierungsartefakte handelt. Während die Schleimhülle bei den mit Bouin und Formol fixierten Keimen stets gut erhalten blieb und auch die anschließende Alkoholbehandlung dann gut überstand, hat sie sich bei unmittelbarer Fixierung mit 70% Alkohol weitgehend aufgelöst.

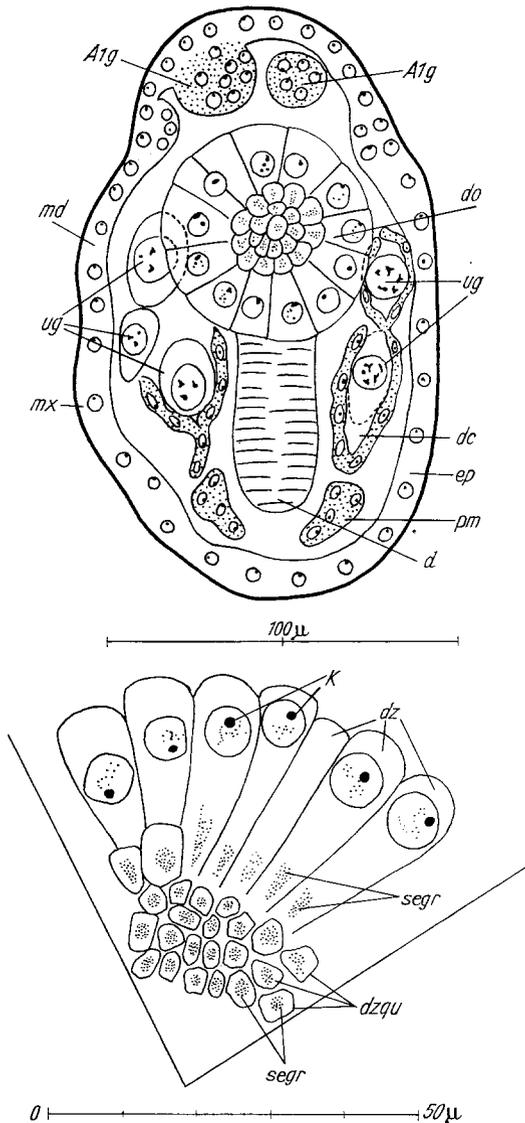


Abb. 25a u. b. a (oben) *Reighardia sternae*, Embryo, Frontalschnitt durch die Dorsalregion, vgl. Abb. 21. *A1g* Deutocerebralganglion, *d* Darm, *do* Dorsalorgan, *dc* dorsolaterales Coelom, *ep* Epidermis, *md* Mandibelansatz, *mx* Maxillenansatz, *pm* Postmaxillarmesoderm, *ug* Urgeschlechtszellen. b (unten) Sektor aus dem Dorsalorgan, dorsal geführter Frontalschnitt, vgl. Abb. 25a. *dz* Drüsenzelle längs, *dzqu* Drüsenzelle quer, *K* Kern der Drüsenzelle, *segr* Sekretgranula (vgl. Abb. 23)

Der Nachweis, daß die sog. „äußere Eischale“ ein Sekretionsprodukt des Dorsalorgans darstellt, führt natürlich sofort zu der Frage, ob denn eine solche (d. h. ein wirkliches Chorion) ausgebildet wird und wenn ja, wo sie verblieben sein mag. Bei der Untersuchung der jüngeren Weibchen von *Reighardia sternae* ließ sich zunächst zeigen, daß deren Eier, die im Uterus noch nicht mit der Furchung begonnen haben, von einer deutlichen, leicht gelblichen Eischale umschlossen sind (Abb. 26). Wo dieses Chorion gebildet wird, kann ich nicht mit Sicherheit sagen. Im Ovar, das sich bei diesen jungen Weibchen im Zustand regster Eiproduktion befindet, sind die reifen kugelige Eier, die um $44\ \mu$ messen, zunächst nur von einer dünnen Dottermembran umgeben (Abb. 51). Die im Uterus liegenden, noch ungeführten Eier sind bereits deutlich größer ($70\text{--}83\ \mu$ lang, $37\text{--}41\ \mu$ breit), haben eine längsovale Form und sind von dem erwähnten

Chorion umgeben (Abb. 27). Da die von der Blastodermeuticula umgebenen Embryonen wiederum ganz erheblich größer als die bereits im Uterus liegenden Eier sind (die Embryonen sind 200—230 μ lang) muß im Laufe der Embryonalentwicklung ein erstaunliches Wachstum erfolgen, dem das Chorion offensichtlich nur in Grenzen zu folgen vermag (Abb. 27). Im Uterus des alten Weibchens, der dicht mit den beschriebenen Embryonen angefüllt war (Abb. 2), gelang es mir dann auch die abgesprengten echten Eischalen (Chorion) aufzufinden. Sie liegen als eigenartig „eingerollte“ Gebilde in großer Zahl meist in den Zwickeln zwischen den aneinanderstoßenden Schleimhüllen der Keime (Abb. 2, 5a, 11a und b, 19b und 20). Diese Schalen messen in der Länge um 100 bis 125 μ , was beweist, daß sie gegenüber dem Chorion der ungefurchten Eier, wohl durch Dehnung, etwas an Größe gewonnen haben. Querschnitte durch die abgeworfenen Eischalen zeigen immer dasselbe Bild, das gestattet den Vorgang der Sprengung des Chorions zu rekonstruieren. Dieses reißt offensichtlich (in der Dorsalregion?) der Länge nach auf und wird dann abgeworfen, wonach die freien Ränder, dank der Elastizität der Schale, sich stark einrollen (Abb. 11a und b). Da das Dorsalorgan nachweislich schon früh in der Embryonalentwicklung, vor der Differenzierung des Embryos, angelegt wird (s. u.), ist es wahrscheinlich, daß sich das von ihm produzierte Sekret zwischen Blastodermeuticula und Chorion ansammelt und, vielleicht im Verein mit dem Wachstum des Keimes, zur Sprengung der Eischale führt. Dafür spricht auch, daß die abgeworfenen Schalen niemals innerhalb der Schleimhüllen liegen, was auf den zahlreichen Schnitten stets klar zu erkennen war.

Alle bisher in der Literatur vorliegenden Angaben über die Eischalen der Pentastomiden sind demnach unrichtig, da die wahre Natur der Schleimhülle, als Produkt des Dorsalorgans, nie erkannt und letztere folglich stets für die „äußere“ oder, indem wohl die beiden Grenzflächen gezählt wurden, gar für die „äußere und mittlere Eischale“ gehalten wurde (vgl. Abb. 10)¹. Die wahre Eischale, das Chorion, das dem embryonierten Ei bereits fehlt, wurde dagegen nie beobachtet. Lediglich FLIPPI (1861) fand, just ebenfalls bei *Reighardia sterna*, Gebilde im Uterus, die er richtig für die abgesprengten, seiner Deutung nach äußersten Eischalen hielt, und folglich hat er den Pentastomiden vier Eischalen zugebilligt. Nachdem STILES (1891) diese Beobachtung bezweifelte und nicht bestätigen konnte, ist sie völlig in Vergessenheit geraten und in späteren zusammenfassenden Darstellungen nie mehr erwähnt worden.

¹ Siehe Anhang, S. 589.

Abschließend sei noch einmal festgestellt, daß bei den Pentastomiden das Chorion bereits im Verlauf der Embryonalentwicklung im Uterus abgesprengt wird, die vom Weibchen abgelegten „Eier“ daher die von der Blastodermcuticula und der Schleimhülle (als Produkt des Dorsalorgans) umgebenen Primärlarven darstellen.

Überraschend bleibt der Tatbestand, daß während der Embryonalentwicklung, im wesentlichen wohl nach der Sprengung des Chorions, ein so beträchtliches Größenwachstum des Keimes erfolgt und dieser außerdem noch in der Lage ist, die für seine geringe Größe erstaunliche



Abb. 26. *Reighardia sternaе*, ungefurchte Eier im Uterusblindsack

Menge von Sekret zur Bildung der Schleimhülle zu produzieren. Es spricht nämlich nichts dafür, daß die Keime im Uterus irgendwie ernährt werden könnten. GIGLIOLI (1927) vermutete zwar, daß die „äußere Schale“ (= Schleimhülle) des Keimes nicht nur eine Schutzfunktion übernimmt, sondern auch eine Nährsubstanz darstellt, von der der Embryo zehrt und die daher im Laufe der Embryonalentwicklung abnehmen soll. Da die Schleimhülle jedoch, wie gezeigt, ein Produkt des Keimes ist, kann diese Vermutung nicht zutreffen. Auch eine Ernährung seitens der Uteruswand ist unwahrscheinlich. Zwar weist der Uterus bei den mir vorliegenden jungen Weibchen ein deutlich zelliges Epithel auf (Abb. 1), das bei dem alten Weibchen (mit Embryonen im Uterus) zu einer unstrukturierten dünnen „Elastica“ geworden ist (Abb. 2), doch darf daraus wohl noch nicht auf eine anfängliche trophisch-sekretorische Funktion der Uteruswand geschlossen werden. Würde sie sekretorisch tätig sein, so bliebe immer noch die Frage offen, wie der Keim ein derart produziertes „Nährsekret“ aufnehmen sollte. Da die dicke Blastodermcuticula sicher nicht durchlässig ist, käme eine Aufnahme nur über den Porus in Frage, der jedoch durch austretendes Sekret stets verstopft ist. Es ist daher nach Lage der Dinge äußerst unwahrscheinlich, daß der Keim während der Entwicklung durch den mütterlichen Organismus ernährt wird.

Überblicken wir abschließend die bislang über das Dorsalorgan der Pentastomiden vorliegende Literatur, so zeigt sich, daß weder über seinen Bau, noch über die Funktion Klarheit herrschte. Schon früh von SCHUBÄRT (1853) entdeckt, ist es zwar allen weiteren Bearbeitern aufgefallen, doch konnten wesentliche Einblicke nicht gewonnen werden. Vor allem ist das eigentlich sekretorische, aus großen Drüsenzellen aufgebaute Drüsengewebe bisher immer der Beobachtung entgangen, so daß sich alle Beschreibungen auf die „chitininigen“ Gebilde (also im wesentlichen auf die hier als „Manschette“ und „Porus“ bezeichneten) beschränken. Diese werden meist „Facette“ und „Rückenring“ genannt (HEYMONS 1926 und 1935). Bei der mangelhaften Kenntnis des Baues blieb natürlich auch die Funktion des Dorsalorgans rätselhaft, was Anlaß zu zahlreichen Vermutungen gab. So glaubte FILIPPI im Dorsalorgan eine Mikropyle oder ein der Respiration und Ernährung des Keimes dienendes Gebilde sehen zu dürfen. Aber auch als

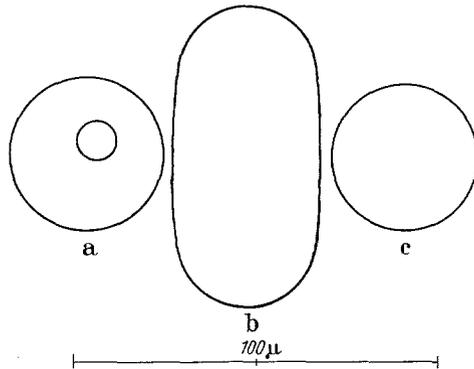


Abb. 27 a—c. *Reighardia sternaе*. a Eizelle mit Kern aus dem Ovar, vgl. Abb. 51 und 1. b und c ungeführtes Ei aus dem Uterus, b längs, c quer (vgl. Abb. 26)

Organ zur Befestigung des Embryos an der „inneren Eischale“ (= Blastodermeuticula), als After und als Stigma wurde es zu deuten versucht. Während HEYMONS zunächst (1926 a) annahm, das Dorsalorgan könne bei der Sprengung der „inneren Eischale“ beim Schlüpfen der Primärlarve eine Rolle spielen, indem dank der festen Verbindung zwischen Larve und Schale letztere rein mechanisch zum Einreißen gebracht würde, kam er später (1926 b) nach Untersuchungen an *Railietiella kochi* zu dem Schluß „... daß es sich bei dem Dorsalorgan in erster Linie um ein sekretorisch tätiges Gebilde handeln muß...“ Auch wies er darauf hin, daß es schon frühzeitig, ehe ein Embryo erkennbar ist, angelegt wird. HEYMONS sah unter dem „Rückenring“ fünf bis sechs große Zellen in zwei regelmäßigen Reihen nebeneinanderliegen und hielt diese für Drüsenzellen, deren Zusammenhang mit dem „Rückenring“ er allerdings nicht feststellen konnte. Seiner Beschreibung nach kann es sich dabei jedoch nur um Urgeschlechtszellen gehandelt haben; die eigentlichen Drüsenzellen sind somit auch ihm entgangen. Auch HEYMONS hat den Zusammenhang zwischen Sekretproduktion des Dorsalorgans und den von ihm so genannten „mittleren“ und „äußeren Schalenhüllen“ nicht gesehen,

glaubte vielmehr, die von ihm nur vermutete Sekretproduktion würde nach Art der Häutungsdrüsen den Schlüpfvorgang der Primärlarve erleichtern.

Versuche das Dorsalorgan der Pentastomiden mit vergleichbaren Bildungen von Arthropoden zu homologisieren, sind schon früh unternommen worden, doch soll darauf erst in einem anderen Zusammenhang eingegangen werden.

Abschließend seien einige Maße des geschilderten Pentastomiden-Keimes (*Reighardia sternaë*) gegeben:

Länge des Embryos = 180—230 μ .

Höhe des Embryos von der Ventral- zur Dorsalseite = 80—90 μ .

Breite des Embryos = 110—137 μ .

Höhe des Dorsalorgans = 44—46 μ .

Breite des Dorsalorgans = 53—65 μ .

Länge der Manschette = 14—16 μ .

Porus-Durchmesser = 11—12 μ .

Dicke der Blastodermcuticula = 4—5 μ .

C. Die weitere Entwicklung der Embryonalanlagen

Da mir außer den beschriebenen Embryonen keine weiteren Stadien vorliegen, erlaubt mein Material keine Aussagen über die Postembryonalentwicklung, so daß sich die folgenden Ausführungen ganz auf die leider oft unvollständigen Angaben aus der Literatur und auf eigene Untersuchungen vor allem am Nervensystem der bereits adulten Tiere beschränken müssen. Dennoch ist eine solche Erörterung nützlich, da sie nicht unwesentlich zum Verständnis der Organisation des Keimes beiträgt und mithilft, einige der oben bereits vorweggenommenen Deutungen und Homologisierungen zu begründen.

Die Postembryonalentwicklung ist lückenlos nur für eine Pentastomidenart, nämlich für *Linguatula serrata* durch LEUCKARTS Untersuchungen bekannt. Sie vollzieht sich bei den meisten, wahrscheinlich bei allen (vgl. BAER 1952) Pentastomiden in einem Zwischenwirt, in welchem die Primärlarve schlüpft, den Darmtrakt dank ihrer Hilfsorgane durchbohrt, um sich in bestimmten Organen des Zwischenwirtes in die ruhende, encystierte „Sekundärlarve“ zu verwandeln. Diese macht mehrere Häutungen durch (bei *Linguatula serrata* 9, bei *Porocephalus crotali* 6, nach ESSLINGER 1962a), in deren Verlauf sich eine Reihe von Umwandlungen vollzieht, ehe als dritte Larvenform die sog. „Stachel-larve“ oder „Wanderlarve“ (auch „Nymphe“ oder „Terminallarve“ genannt) ausgebildet wird. Diese besitzt bereits wohl entwickelte Gonadenanlagen und ist für den Endwirt infektiös. Bei den höher evoluierten Porocephalida gleicht diese Entwicklung im Zwischenwirt beinahe einer „Holometabolie“, weshalb manche Autoren die Sekundärlarve

direkt als „Chrysalis-Stadium“ bezeichnet haben (GIGLIOLI 1927). Bei den primitiveren Cephalobaenida dagegen scheint sich die Primärlarve sukzessive zum adulten Tier zu verwandeln (s. u. und Abb. 42), also weniger einschneidende Wandlungen durchzumachen; doch ist gerade über die Entwicklung dieser Formen noch relativ wenig bekannt.

I. Die Körperanhänge

Bei den Porocephalida verliert die Primärlarve durch die erste Häutung im Zwischenwirt viele ihrer typischen Charaktere, so den Bohrstachel, die Extremitäten mit ihren Krallen, das Dorsalorgan und, so vorhanden, die Furka. Daher blieb zunächst selbst die Frage offen, ob die, bei *Linguatula serrata* z. B. erst nach der sechsten Häutung bei der Sekundärlarve auftretenden und für alle Pentastomiden typischen, vier Haken am Vorderende den krallenbewehrten Extremitäten der Primärlarve entsprechen. STILES (1891) lehnte es ab, die Haken der adulten Pentastomiden als Extremitäten aufzufassen, da sie erst von der Sekundärlarve präoral angelegt werden und hielt sie vielmehr für Bildungen sui generis, worin sich ihm IHLE

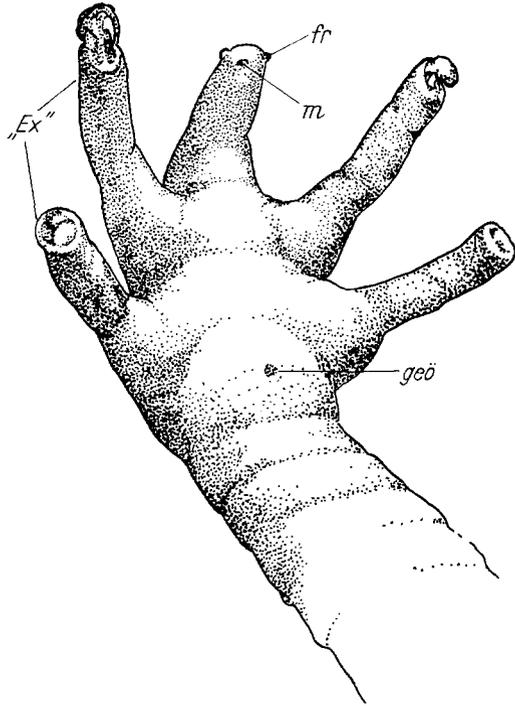


Abb. 28. *Cephalobaena tetrapoda*, Vorderende, nach HEYMONS (1935). *Ex* Extremitäten mit Haken, *fr* Frontalorgan, *geö* Geschlechtsöffnung, *m* Mund

(1899) anschloß. Auch DAWYDOFF (1928) betont, daß die Haken der Adulten, die bei der Sekundärlarve angelegt werden „... sont d'ailleurs tout à fait indépendants des appendices de la larve primaire.“ Noc (1923) dagegen lehnte zwar eine Homologisierung dieser Haken mit den Cheliceren der Cheliceraten ab (die im Zusammenhang mit der vermeintlichen Zugehörigkeit der Pentastomida zu den Acari diskutiert worden war, s. u.), glaubte jedoch, daß sie den „Beinen“ der Primärlarven entsprechen. Erst nach der Entdeckung der ursprünglichen Gattung *Cephalobaena*, deren Haken auf

vom Körper abstehenden Fortsätzen postoral hintereinander angeordnet sind (Abb. 28), wurde allgemein anerkannt, daß die vier Haken der adulten Tiere als Extremitäten zu werten und den entsprechend angeordneten Anlagen der Primärlarven morphologisch gleichzusetzen sind (HEYMONS 1935). Auch bei anderen Cephalobaenida (z. B. auch bei *Reighardia*), deren Haken nicht auf Fortsätzen stehen, sondern unmittelbar am Körper inserieren, sind diese Haken in zwei hintereinander-

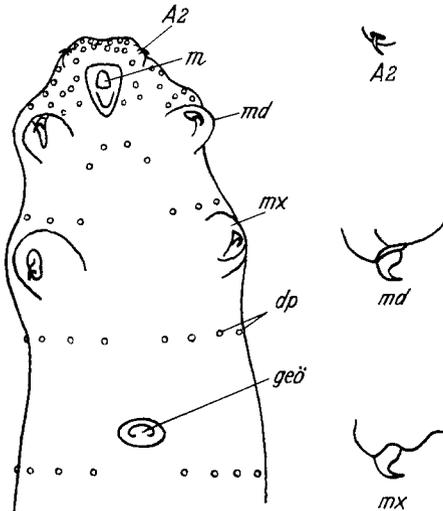


Abb. 29. *Reighardia sternae*, Nympe nach FAUST (1927). *A 2* 2. Antenne, *dp* Drüsenporen, *geö* Geschlechtsöffnung, *m* Mund, *md* Mandibel, *mx* Maxille (Bezeichnungen von mir)

stehenden Paaren postoral angeordnet (Abb. 34). Ihre Verlagerung in die Mundregion, ja z. T. neben die Mundöffnung und ihre Anordnung in einer flachen Bogenlinie nebeneinander ist demnach eine nur den Porocephalida zukommende Erscheinung (Abb. 41 und 50). Beim Vergleich entsprechender Arten läßt sich diese zunehmende Vorverlagerung der Haken innerhalb der Porocephalida Schritt für Schritt verfolgen.

Bei den Vertretern der ursprünglichen Gattung *Raillietiella* schließlich behalten die Sekundärlarven die Beinsummel und Krallen der Primärlarve offensichtlich bei und

gehen allmählich in das Adultstadium über. Sie scheinen so direkt die Umwandlung der Larvalextremitäten in die Haken der Adulten zu demonstrieren (vgl. zusammenfassend bei HEYMONS 1935 und Abb. 42).

Während über die Entwicklung der meisten Cephalobaenida noch nichts bekannt geworden ist, liegen glücklicherweise gerade über *Reighardia sternae* Beobachtungen von FAUST (1927) vor. Er fand Wanderlarven (Nymphen) dieser Art in der Lunge und der Pfortader einer Flußseeschwalbe (*Sterna fluviatilis*). Diese Wanderlarven maßen 4,5—9 mm in der Länge, waren also im Vergleich zum adulten Tier, das etwa 40 mm lang wird, noch sehr klein. Dennoch konnte FAUST am Vorderende drei (!) Hakenpaare nachweisen, von denen zwei auf schwachen lateralen Erhebungen hintereinander postoral angeordnet sind, während das dritte, wesentlich kleinere Paar mehr median vor der Mundöffnung steht (Abb. 29). Diese Beobachtung ist für uns in mehrfacher Hinsicht interessant. Sie beweist erstens den Zusammenhang zwischen den

Extremitäten der Primärlarve und den Haken des adulten Tieres; ist es doch bezeichnend, daß beide bei dieser Art in Dreizahl auftreten und bei beiden Stadien das vorderste Paar deutlich schwächer entwickelt ist. Zweitens demonstriert dieser Fund die schon erwähnte Tendenz zur Vorverlagerung der Extremitäten im Laufe der Postembryonalentwicklung, steht die erste Extremität der Primärlarve (die Antenne II) bei *Reighardia* nach unseren Untersuchungen doch deutlich postoral (s. o.), während sie bei der Sekundärlarve bereits an den vorderen Körperpol gerückt ist. Schließlich erlauben die Faustschen Beobachtungen auch den Nachweis, daß dieses, wenn auch nur schwach entwickelte vorderste Hakenpaar, das den adulten Tieren in dieser Form fehlt, seiner Lage entsprechend zum frontalen Sinnesorgan („Frontalorgan“) wird, eine Umwandlung, die offensichtlich im Verlauf der nächsten Häutungen erfolgt.

Wir können also feststellen, daß von den drei Extremitätenpaaren der Primärlarve, die des Prämandibularsegments zu einem Paar der sog. „Frontalpapillen“ werden, während sich aus denen des Mandibularsegments und des ersten Maxillensegments die Klammerhaken der adulten *Reighardia* bilden. Das zweite Maxillensegment, das schon beim Embryo keine Extremitäten trägt, weist auch beim adulten Tier keine Anhänge auf und ist auch dort nur durch das Studium der inneren Organisation nachweisbar (s. u.).

Zu klären bleibt noch, was aus den bei der Primärlarve nachgewiesenen Anlagen der ersten Antenne wird, da FAUST über entsprechende Bildungen keine Angaben macht. Da am Kopf der verschiedenen Pentastomiden-Arten „Sinnespapillen“ in größerer Zahl nachgewiesen sind (v. HAFFNER 1926, HEYMONS 1935), die meist nur schwach entwickelte Gebilde darstellen, über deren Anzahl und Anordnung noch nicht in allen Fällen Klarheit herrscht (s. u.), ist es schwer Vergleiche zu ziehen. Am übersichtlichsten sind die Verhältnisse wieder bei den ursprünglichen Cephalobaenida, deren Sinnesorgane wenigstens teilweise relativ gut entwickelt sind und noch regelrechte „Anhänge“ des Kopfes bilden, die als „Frontalpapillen“ und „Dorsolateralpapillen“ vielfach beschrieben sind. So stellt HEYMONS (1935, p. 77) das Vorderende von *Cephalobaena tetrapoda* dar, an dem deutlich zwei Paar Anhänge zu erkennen sind, die HEYMONS in ihrer Gesamtheit als „Frontalpapillen“ bezeichnet (Abb. 30). Lage und Form dieser Bildungen lassen unschwer erkennen, daß der vorderste große und am weitesten lateral stehende

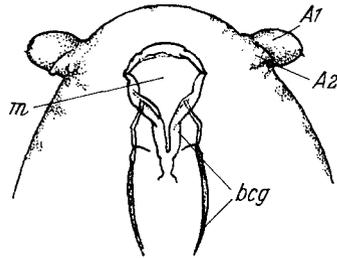


Abb. 30. *Cephalobaena tetrapoda*, Kopf nach HEYMONS (1935). A1 1. Antenne, A2 2. Antenne, bcg Buccalgerüst, m Mundöffnung (Bezeichnungen von mir)

Anhang offensichtlich der von uns am *Reighardia*-Embryo nachgewiesenen ersten Antenne entspricht, während der knapp dahinter liegende, mehr ventral angeordnete Anhang der zweiten Antenne des Embryos vergleichbar ist. Diese weist beim Embryo eine deutliche Einkerbung auf (Abb. 7 und 9), wie sie HEYMONS (1926) auch an dem von ihm „Frontalorgan“ genannten vorderen Extremitätenpaar der Primärlarve von *Raillietiella kochi* abbildet (Abb. 10). Da sich eine entsprechende Aufteilung auch an der hinteren Papille des *Cephalobaena*-Kopfes findet (Abb. 30), besteht daher wohl kaum Zweifel, daß der, nach HEYMONS mit je einer Sinnesborste und Sinneszellen im Inneren versehene „Frontalpapillenkomplex“ der ersten und zweiten Antenne unseres *Reighardia*-Keimes entspricht und wiederum die schon oben nachgewiesene Vorverlagerung des Prämandibularsegmentes (= zweite Antenne) demonstriert. Bei den stärker abgeleiteten Formen aus der Ordnung Porocephalida, deren Sinnespapillen äußerlich nur wenig abgesetzt sind, hat schon LEUCKART, allerdings ohne nähere Begründung, das unmittelbar vor den ersten Haken liegende Paar für reduzierte Antennen gehalten.

Die übrigen in der „Kopfreion“ auftretenden und auch dem Rumpf zukommenden „lateralen Sinnespapillen“ (v. HAFFNER 1926) leiten sich nicht von Anhängen des Embryos ab, sondern stellen Hautsinnesorgane dar, die jedoch in einem anderen Zusammenhang für unsere Überlegungen noch wichtig werden (s. u.).

Abschließend muß im Hinblick auf die sich von den Anhängen des Keimes ableitenden Bildungen (Sinnesorgane und Haken) gesagt werden, daß gerade hier durch den Parasitismus starke Abwandlungen zu erwarten und auch aufgetreten sind. So lassen sich über die Rolle der Sinnesorgane im Leben dieser Parasiten nur Vermutungen anstellen, und entsprechend ist auch die Bedeutung der Metamorphose dieser Bildungen im Laufe der Evolution der Pentastomiden nur schwer zu beurteilen. Festzustellen bleibt, daß HAFFNER (1926) durch histologische Studien an den „Frontalpapillen“ Sinnesorgane in Form von Sinnesstiften und Nervenzellen nachweisen konnte, die sehr an entsprechende Bildungen von Arthropoden erinnern und auf Grund dieser Ergebnisse vermutet, daß die „Frontalpapillen“ sowohl chemische als auch mechanische Reize perzipieren (vgl. HEYMONS 1935, p. 77), was der hier vorgenommenen Homologisierung (als erste und zweite Antennen) durchaus entspricht.

Daß die Haken der adulten Pentastomiden als der Befestigung und Fortbewegung im Wirt dienende Bildungen in ihrer Anordnung und Ausbildung wesentlich durch die parasitische Lebensweise beeinflusst sind, ist selbstverständlich. Sie haben daher im Laufe der Evolution sicher so weitgehende Abwandlungen erfahren, daß es müßig ist, an ihnen

nach erhaltengebliebenen Charakteren einer Ahnenform zu suchen. Alle Bemühungen eine eventuell vorhandene Gliederung dieser Haken nachzuweisen, sind daher wenig befriedigend (HEYMONS 1935). Auch die bei der adulten *Cephalobaena tetraptera* zu beobachtenden Haken tragenden lateralen Fortsätze (Abb. 28) sind sicher nicht als „noch“ erhaltengebliebene, wohlentwickelte Extremitäten zu deuten, wie HEYMONS (1935) vermutet, sondern stellen wohl ebenfalls sekundäre Anpassungen an die Klammerfunktion dar.

Der bei vielen Primärlarven am Hinterende zu beobachtenden Furca (Abb. 3 und 10) dürften die „Terminalanhänge“ der adulten Pentastomiden aus der Ordnung Cephalobaenida (typisch für *Raillietiella*) entsprechen (Abb. 31). Da solche Terminalanhänge den Porocephalida fehlen, bei ihren Primärlarven jedoch vielfach eine Furca entwickelt ist, sieht HEYMONS in diesem Tatbestand eine „Rekapitulation“ und hält entsprechend die Terminalanhänge für ursprüngliche Bildungen. Die von LA ROUSSE gegebene Abbildung einer frühen Sekundärlarve von *Raillietiella* (Abb. 42) zeigt deutliche Terminalanhänge am Hinterende eines bereits gegliederten Rumpfes. Da sie noch sehr an die bei den *Raillietiella*-Primärlarven wohlentwickelte Furca erinnern, ist es wohl erlaubt, in letzterer die Anlage der Terminalanhänge des adulten Tieres zu sehen.

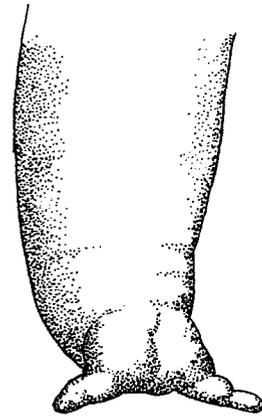


Abb. 31. *Raillietiella furcocerca*, Hinterende mit Terminalanhängen, nach HEYMONS (1935)

Nachdem sich, wie gezeigt, die äußeren Anhänge des Embryos relativ gut, wenn auch nur an wenigen Beispielen, in ihrer Postembryonalentwicklung bis zum adulten Tier verfolgen lassen, müssen wir uns bei einer entsprechenden Diskussion über das Schicksal der inneren Organanlagen (Nervensystem, Coelom) im wesentlichen auf die Verhältnisse bei den adulten Tieren stützen, da nur wenige Angaben über die weitere Ontogenese dieser Bildungen vorliegen.

II. Das Nervensystem

Das Nervensystem ist bei dem studierten Embryo von *Reighardia sternae* in vier Ganglienpaaren angelegt und reicht vom Antennensegment bis zum ersten Maxillensegment; dem Postmaxillarsegment fehlt auf diesem Stadium eine Ganglienanlage offensichtlich noch (s. o.). Untersuchungen über das Nervensystem späterer Larvenstadien liegen nur von v. HAFNER (1924) vor, der 0,2—0,5 mm lange Larven von

Porocephalus armillatus in Schnittserien untersuchen konnte. Er fand vor dem Ösophagus ein Paar Anschwellungen, die er für Oberschlundganglien hielt und hinter dem Ösophagus zwei durch eine Lücke getrennte Ganglienpaare, die durch Konnektive verbunden sind und von denen lateral je ein Paar ansehnlicher Nerven entspringt (Abb. 32). Caudalwärts setzt sich das Nervensystem dieser Larven in zwei umfangreiche Stämme fort, die keine ganglionären Anschwellungen tragen, aber deutlich von der darunter liegenden, ventralen Epidermis getrennt und abgehoben sind. Insgesamt sind demnach bei den Larven dieser Art nur drei Ganglienpaare entwickelt, von denen das vor dem Ösophagus gelegene „Oberschlundganglion“ sicher der Ganglienanlage des ersten Antennensegments, also dem Deutocerebrum entspricht, während die beiden postösophagealen Ganglienpaare, deren Nerven wahrscheinlich die Haken innervieren werden, wohl denen des Mandibelsegments und des ersten Maxillensegmentes des *Reighardia*-Keimes gleichzusetzen sind. Das Prämandibularganglion würde bei *Porocephalus armillatus* demnach fehlen, was mit der Tatsache übereinstimmt, daß bei den Primärlarven der Porocephalida bislang nie den zweiten Antennen entsprechende Anhänge

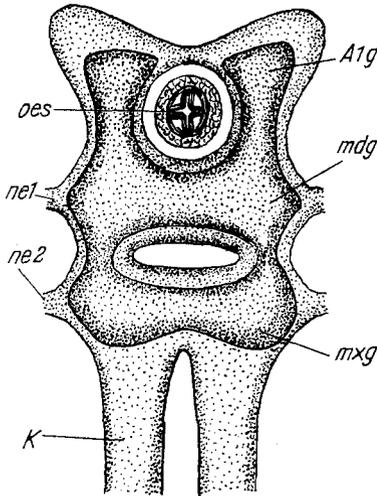


Abb. 32. *Porocephalus armillatus*, Nervensystem einer 0,2 mm langen Larve nach v. HAFFNER (1924). *A1g* Deutocerebralganglion, *K* Konnektiv, *mdg* Mandibularganglion, *mxg* Maxillarganglion, *ne 1*, *ne 2* die zum 1. bzw. 2. Hakenpaar ziehenden Nerven, *oes* Ösophagus (Bezeichnungen von mir)

gefunden wurden (s. o.). Die adulten Porocephalida zeigen ein durch Reduktion und Konzentration höchst abgewandeltes Nervensystem, in dem sämtliche Ganglienpaare, wieviele ist nicht sicher bekannt, zu einem umfänglichen „Unterschlundganglion“ konzentriert sind, dessen beide Seiten durch eine über den Ösophagus ziehende, nur Fasern und keine Ganglienzellen aufweisende Kommissur verbunden werden. Freie Ganglien fehlen den Porocephalida völlig (vgl. HEYMONS 1935).

Glücklicherweise haben die Cephalobaenida auch im Hinblick auf das Nervensystem einen ursprünglicheren Zustand bewahrt, so daß wir diese zum Vergleich heranziehen können, was auch insofern günstiger ist, als die von uns untersuchte *Reighardia* zu den Cephalobaenida gehört.

Über die Anatomie des Nervensystems der Cephalobaenida liegt eine gründliche Untersuchung von HEYMONS (1935) an *Raillietiella medi-*

terranea vor (Abb. 33), deren Ergebnisse ich in nahezu allen Punkten durch das Studium an jungen, adulten Weibchen von *Reighardia sternae* bestätigen und nach der histologischen Seite hin ergänzen kann. In der äußeren Gliederung und Form entspricht das Nervensystem von *Reighardia* dem von *Raillietiella* vollkommen (Abb. 34 und 35). Es läßt sich ein im Kopf, im Bereich des vorderen Hakenpaares, gelegenes „Gehirn“ von einem anschließenden Bauchmark unterscheiden, welches letzteres bis in den Anfang des Rumpfes reicht und drei durch Kommissuren und Konnektive verbundenen Ganglienpaare enthält. Das erste Hakenpaar wird vom „Gehirn“ aus innerviert, das hintere Hakenpaar vom ersten freien Ganglienpaar. Das „Gehirn“ liegt im wesentlichen ventral und lateral vom Ösophagus (Abb. 36). Seine lateralen Partien sind im vorderen Bereich durch eine schmale, brückenartig über den Ösophagus hinwegziehende Kommissur verbunden, die außer Nervenfasern, wenigstens im vorderen Teil, auch große Ganglienzellen aufweist (Abb. 37). Es läßt äußerlich eine Gliederung in drei Abschnitte erkennen, die HEYMONS (1935) als Lobi pharyngeales, Cerebralganglion und Lobi postcerebrales bezeichnete, wobei die beiden letzteren durch dorsale Vorwölbungen imponieren. Diese drei Abschnitte lassen sich auch bei *Reighardia* deutlich unterscheiden (Abb. 38). HEYMONS kommt auf Grund seiner Untersuchungen an *Raillietiella* zu der Überzeugung, daß in der „Gehirnmasse“ drei Bestandteile enthalten sind, ein cerebraler Abschnitt, dem auch die dorsale Kommissur angehört, ein weiter vorne und ventral gelegener pharyngealer Abschnitt (= Lobi pharyngeales) und das Ganglion des ersten Hakenssegmentes. Er betont, daß diese drei Abschnitte nicht hintereinander in einer Ebene angeordnet sind, „... weil die Hirnmasse geknickt und zusammengeschieben ist.“ HEYMONS selbst hält einen Vergleich des Nervensystems mit dem der Arthropoden und Anneliden für möglich und führt einen solchen mit dem Gehirn der Polychaeten durch. Auf diese Weise kommt er zu einer Homologisierung des cerebralen Abschnittes des Pentastomiden-Gehirns mit dem „Vorderhirn“ (Oberhirn) der Anneliden,

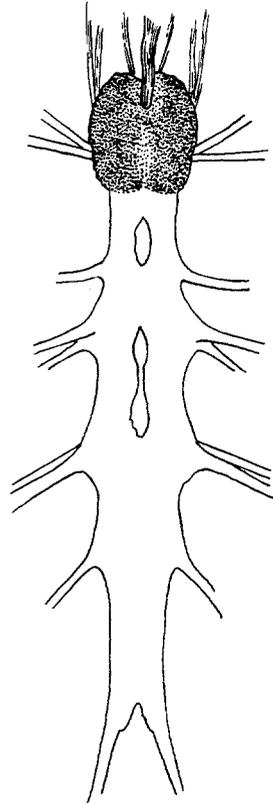


Abb. 33. *Raillietiella mediterranea*, Gehirn und Bauchmark nach HEYMONS (1935). Gehirn punktiert, Bauchmark mit drei freien Ganglien

während er den „pharyngealen Abschnitt“ dem vielfach auch „Tritocerebrum“ genannten „Hinterhirn“ der Anneliden gleichsetzt; es soll bei den Pentastomiden einem Körpersegment entsprechen, dessen Extremitäten rückgebildet sind.

Nach Kenntnis der Anlage des Nervensystems bei der Primärlarve

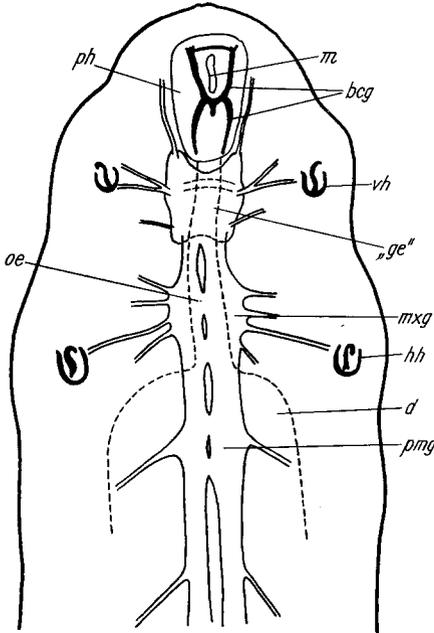


Abb. 34

Abb. 34. *Reighardia sterna*, adultes Weibchen, Vorderende mit Nervensystem. *bcg* Buccalgerüst, *d* Darm, *ge* Gehirn, einschließlich Mandibularganglion, welches die vorderen Haken (*vh*) innerviert, *m* Mund, *mxg* Maxillarganglion, innerviert die hinteren Haken (*hh*), *oe* Ösophagus, *ph* Pharynx, *pmg* Postmaxillarganglion

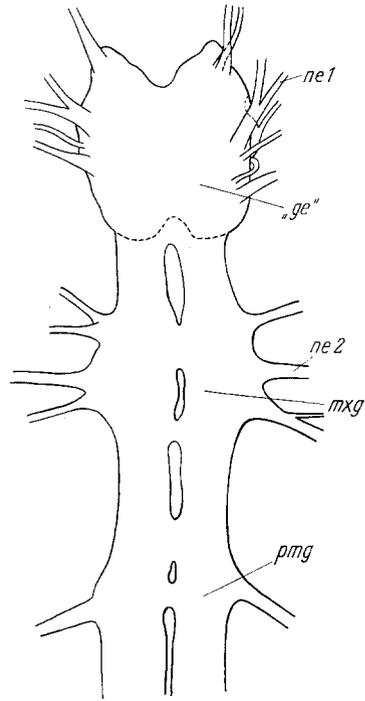


Abb. 35

Abb. 35. *Reighardia sterna*, adulte Weibchen, Gehirn und vorderes Bauchmark mit einigen abgehenden Nerven, Ventralansicht. *ge* Gehirn einschließlich Mandibularganglion, *mxg* Maxillarganglion, *ne 1* Nerv zum vorderen Haken, *ne 2* Nerv zum hinteren Haken, *pmg* Postmaxillarganglion

von *Reighardia*, komme ich zu folgender Deutung des Zentralnervensystems der Cephalobaenida. Ein Protocerebrum ist nicht entwickelt, was dem Fehlen der Augen entspricht. Die am weitesten dorsal gelegenen, mit einer supraösophagealen Kommissur verbundenen Teile gehören, eben dieser Lage wegen, dem ersten Atennensegment an und stellen das Deutocerebrum dar, dessen Kommissur der sog. zweiten Kommissur des typischen Arthropodengehirns entspricht und demnach supraösophageal liegt (Abb. 37). Ihr Ganglienbesatz stellt den Rest einer offenbar reduzierten, direkt dorsal gelegenen Partie dar. Der

darunter liegende und nach vorne verlagerte „pharyngeale Teil“ (nach HEYMOS) ist dem zweiten Antennensegment (Prämandibularsegment) zuzuordnen und daher als Tritocerebrum zu bezeichnen. Seine, auf den Schnitten deutlich nachzuweisende Kommissur (Abb. 40) liegt, wie auch

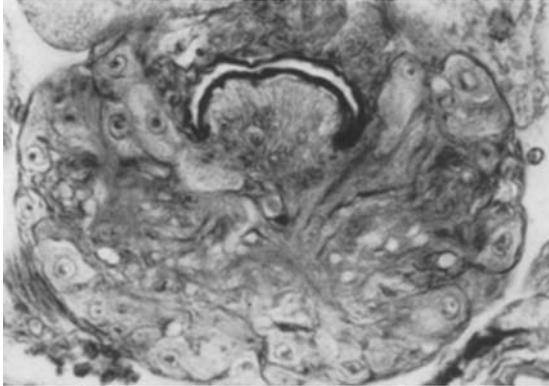


Abb. 36. *Reighardia sterna*, ad. Weibchen, Querschnitt durch die vorderste Gehirnpartie (Tritocerebralregion, Lobi pharyngeales). Im Zentrum der Pharynx mit chitinisierter Intima. Ganglienzellen in einer äußeren Schicht, im Inneren Neuropilem

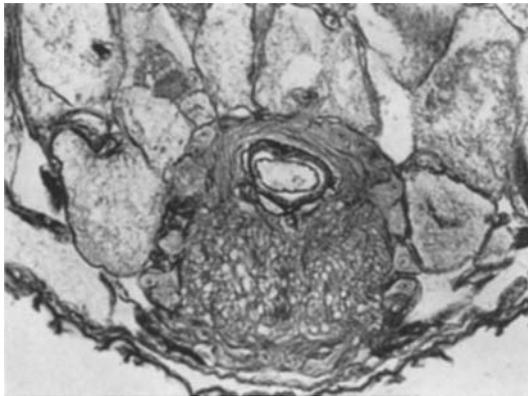


Abb. 37. *Reighardia sterna*, ad. Weibchen, Querschnitt durch die Deutocerebralkommissur, im Zentrum der Ösophagus, darunter Tritocerebrum

die Tritocerebralkommissur der Arthropoden, subösophageal. Von den vorderen Lappen des Tritocerebrum (Abb. 36) entspringen auf jeder Seite zwei Nerven (sensibler und motorischer Ast?), die sich an den Seiten des Pharynx entlang nach vorne erstrecken (Abb. 38) und wahrscheinlich die Frontalpapillen, die den zweiten Antennen entsprechen, und den Pharynx innervieren. Die weite Vorverlagerung des Tritocerebrums entspricht der schon oben festgestellten Verlagerung der

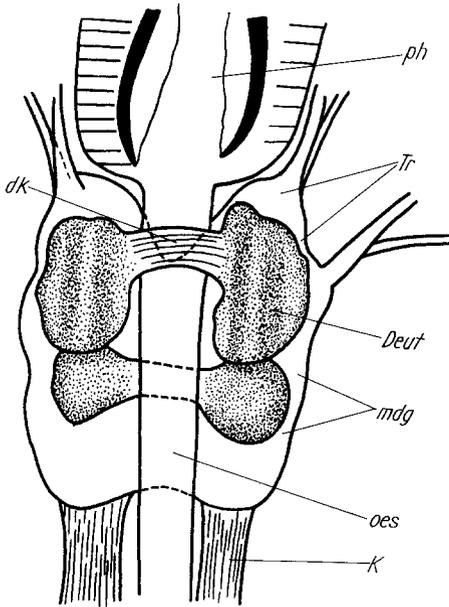


Abb. 38. *Reighardia sterna*, ad. Weibchen, Gehirn in Dorsalansicht. *Deut* Deutocerebrum, *Tr* Tritocerebrum, *dk* Deutocerebralkommissur, *mdg* Mandibularganglion, *K* Konnektiv zum Maxillarganglion, *oes* Ösophagus, *ph* Pharynx

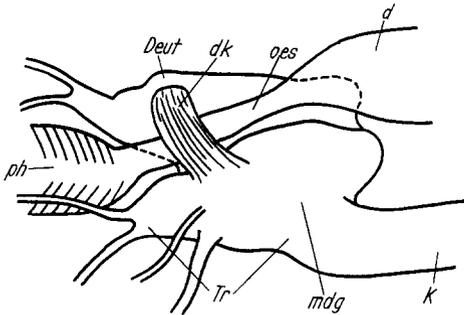


Abb. 39. *Reighardia sterna*, Gehirn lateral, Bezeichnungen wie Abb. 38, *d* Darm

zweiten Antenne (s. o.) und ist auch von manchen Arthropoden (Insekten) bekannt (vgl. TIEGS, BUTT).

Deutocerebrum und Tritocerebrum bauen demnach allein das eigentliche Gehirn auf, das wegen des engen Anschlusses des Tritocerebrums nach der für Arthropoden üblichen Terminologie (vgl. WEBER 1952) als „sekundäres Syncerebrum“ aufzufassen ist. Diesem Syncerebrum eng angeschlossen ist das Ganglion des Mandibularsegments, welches das vordere Hakenpaar innerviert und allein das „Unterschlundganglion“ repräsentiert. Seine subösophageale Kommissur liegt unmittelbar hinter der des Tritocerebrums, so daß auf leicht schräg geführten Querschnitten z. T. beide zu erkennen sind (Abb. 40). Die Schlundkonnektive sind durch die Ventralverschiebung des Tritocerebrums stark verkürzt, so daß ein geschlossener „Schlundring“ entsteht. Das Ganglion des ersten Maxillensegments, das das hintere (= zweite) Hakenpaar innerviert (Abb. 34), ist nicht

in das „Unterschlundganglion“ einbezogen, sondern imponiert als erstes freies Ganglion des „Bauchmarks“. Ihm folgen zwei weitere freie Ganglienpaare, von denen das vordere an der Kopf-Rumpf-Grenze liegt und dem Postmaxillarsegment (= zweite Maxille) angehört, das schon beim Keim keine Extremitätenanlagen mehr trägt (Abb. 34). Das letzte Ganglienpaar findet sich bereits im vordersten Teil des Rumpfes und gehört einem Segment an, das den von uns untersuchten

Primärlarven noch fehlt und erst in der Postembryonalentwicklung angelegt wird.

Im Hinblick auf das Nervensystem von *Reighardia* (und wohl aller Cephalobaenida) läßt sich daher feststellen, daß alle vier bei der Primärlarve angelegten Ganglienpaare (Abb. 13) sich im Kopf der adulten Tiere nachweisen lassen, wobei die ersten drei zur einheitlichen „Gehirnmasse“ (= Syncerebrum plus „Unterschlundganglion“) als „Schlundring“ zusammengelagert sind, während das vierte Ganglienpaar und das beim Keim noch nicht angelegte fünfte getrennt bleiben. Daraus ist zunächst zu schließen, daß sich der Kopf der Pentastomiden aus vier bis fünf Segmenten aufbaut, je nachdem welchem Tagma man das an der Kopf-Rumpfgrenze liegende fünfte (= zweite freie) Ganglienpaar zurechnen will.

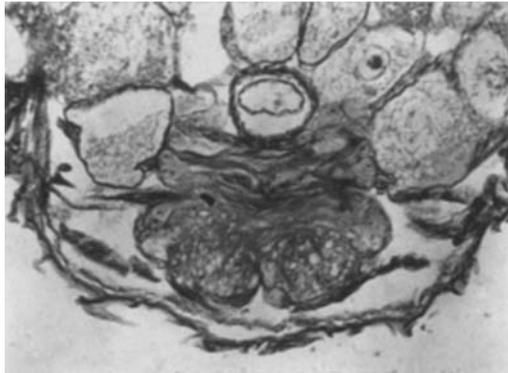


Abb. 40. *Reighardia sternae*, adultes Weibchen. Querschnitt durch den proximalen Gehirnabschnitt mit Tritocerebral- und Mandibularkommissur, darüber der Ösophagus, Vergr. 160fach

Die Ganglien des Bauchmarks von *Reighardia* liegen jeweils in der Medianen weitgehend verschmolzen (Abb. 34) dicht beisammen. Sie weisen um ein zentrales Neuropilem eine äußere Ganglienzellschicht auf (vgl. auch Abb. 36, 37 und 40).

III. Der Kopf

Da der Kopf (Caput, vgl. HEYMONS 1935) der Pentastomiden, vielfach fälschlich auch als „Cephalothorax“ bezeichnet, im Gegensatz zum Rumpf äußerlich keinerlei Gliederung in Segmente erkennen läßt (Abb. 50), war die Frage aus wieviel Metameren er sich aufbauen mag stets in der Diskussion. LEUCKART hat bereits eine Zusammensetzung aus vier Segmenten vermutet, doch widersprach ihm zunächst HEYMONS (1923), der feststellte, daß der Kopf „. . . nicht aus vier, sondern nur aus drei Segmenten besteht, einem „Oralsegment“ und zwei Haken tragenden Segmenten.“ Später hat HEYMONS (1935) am Kopf der Pentastomiden zwei Komponenten (nicht Segmente!) unterschieden, den „Urkopf“ (= Archicephalum), der die vordere Region repräsentiert und außer der Mundöffnung auch stets ein Paar Sinnesorgane (Frontalpapillen) aufweist, und den „Krallenkopf“ (Onychocephalum), der die zwei Hakenpaare trägt und sich dadurch als aus zwei Segmenten zusammengesetzt

erweist. Das Archicephalum versuchte HEYMONS mit dem Prostomium der Anneliden zu vergleichen, betonte jedoch, daß seiner Ansicht nach „... im Archicephalum wenigstens noch ein Körpersegment enthalten ist, dessen Extremitäten freilich reduziert sein müssen, oder schon ganz fehlen...“, wobei er sich auf seine oben zitierten Untersuchungen am Nervensystem von *Raillietiella* stützt. Dieses von HEYMONS geforderte zusätzliche Körpersegment ist das von uns am *Reighardia*-Keim nachgewiesene Prämandibularsegment, dessen Extremitätenanlagen HEYMONS nicht anerkennen wollte (s. o.). Somit ist auch HEYMONS zu der Überzeugung gelangt, daß der Pentastomiden-Kopf aus vier „Segmenten“ aufgebaut wird.

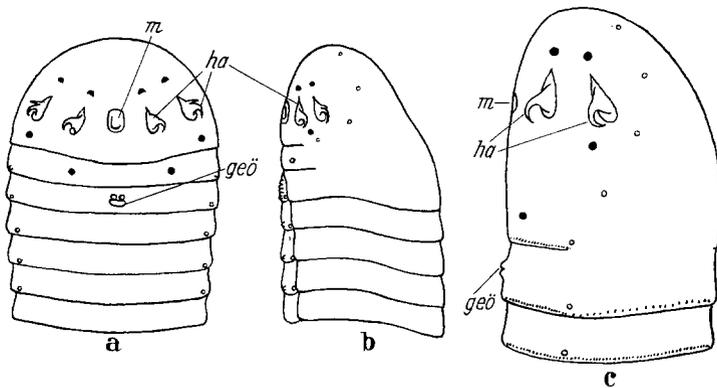


Abb. 41. a u. b *Porocephalus clavatus*, Vorderende mit Sinnespapillen nach v. HAFFNER (1926). a Ventralansicht, b lateral, c *Kiricephalus coarctatus*, Vorderende lateral nach v. HAFFNER (1926). Schwarze Punkte ventrale Sinnespapillen, kleine Kreise laterale Sinnespapillen, *ha* Haken, *geö* Geschlechtsöffnung, *m* Mund

Vorher haben schon v. HAFFNER (1926) andersartige Beobachtungen zu einem entsprechenden Ergebnis geführt. Er entdeckte bei *Porocephalus* und *Kiricephalus* (= Porocephalida) „laterale Sinnespapillen“, die pro *Rumpf*-Segment in einem Paar (auf jeder Seite eine Papille) vertreten sind, also eine streng segmentale Anordnung zeigen. Entsprechende „laterale Sinnespapillen“ fand v. HAFFNER jedoch auch an den Seiten des äußerlich einheitlichen *Kopfes* und zwar vier hintereinanderliegende an jeder Seite (Abb. 41). Eine fünfte Papille steht auf einem nur undeutlich vom Kopf abgetrennten ersten Rumpfsegment. Aus dieser Verteilung der „lateralen Sinnespapillen“ zieht v. HAFFNER auch folgerichtig den Schluß, daß sich der Kopf der untersuchten Pentastomiden aus mindestens vier Segmenten zusammensetzen muß. Der Anschluß eines fünften Segments in die Kopfregion, scheint sich nach diesen Beobachtungen „anzubahnen“, wie auch HEYMONS (1935) hervorhebt, daß die hintere Kopfgränze „labil“ ist. Später fand HEYMONS (1939) bei *Raillietiella* (also einer Cephalobaenide) hinter dem zweiten Hakensegment eine

Papille, die ihrer Lage nach zur Reihe der auch hier am Rumpf entlangziehenden Lateralpapillen gehört und schließt daraus „. . . daß ein vorderes Rumpsegment schon dem Kopf eingeschmolzen und als freier Ring nicht mehr kenntlich ist.“

Aus all diesen von verschiedenem Material ausgehenden Untersuchungen geht übereinstimmend hervor, daß der Kopf der Pentastomiden aus vier Segmenten besteht, denen sich ein fünftes Segment mehr oder weniger deutlich anschließt. Diese Segmente sind: Das dem Acron angeschlossene Antennen- und Prämandibularsegment, die zusammen das „Procephalon“ aufbauen und zwei „Gnathalsegmente“ (= zwei Hakenpaare), denen sich ein drittes (= Postmaxillarsegment) mehr oder weniger anlagert (= Gnathocephalon).

IV. Das Coelom

Abschließend sei noch nach dem Verbleib der Coelomanlagen beim adulten Tier gefragt. Weder im Kopf noch im Rumpfabschnitt adulter Pentastomiden ist je ein segmental gegliedertes Coelom nachgewiesen worden. Da die Embryonen vier Paare deutlicher Coelomanlagen besitzen (s. o.), müssen diese im Laufe der Postembryonalentwicklung aufgelöst werden, weshalb wir die Leibeshöhle der Zungenwürmer als typisches Mixocoel bezeichnen dürfen. Welche Organe aus dem embryonalen Mesoderm hervorgehen, ist nie direkt verfolgt worden, doch dürfte kein Zweifel daran bestehen, daß die Muskulatur sowie bindegewebige Hüllen („Mesenterien“) sich davon ableiten. Daß die Gonaden von einem Abschnitt des Coeloms aufgebaut werden, das läßt schon die Lagebeziehung der Urgeschlechtszellen zu den dorsolateralen Abschnitten der Coelomanlagen bei der Primärlarve erkennen (s. o.). Ungewiß ist, ob die an den Frontalorganen und Haken mündenden, vor allem bei den Porocephalida voluminösen Drüsen mesodermalen Ursprungs sind, was für manche Fragen von einiger Bedeutung wäre (s. u.).

V. Die Primärlarve als oligomerer Kopfkeim

Überblicken wir das in den vorhergehenden Abschnitten geschilderte Schicksal der beim Keim ausgebildeten Anlagen im Verlauf der weiteren Entwicklung, so zeigt sich, daß alle fünf (bzw. vier) bei der Primärlarve angelegten Segmente (Abb. 13) in die *Kopfregion* des adulten Tieres einbezogen werden. Wir müssen daher den Embryo der Pentastomiden als typischen „*oligomeren Kurzkeim*“ oder „*Kopfkeim*“ auffassen, dessen Differenzierungszentrum offensichtlich weit hinten liegt, so daß der Rumpf erst später von einer Segmentbildungszone aus durch Sprossung entstehen muß (s. u.). Auffallend ist, daß ein solcher „Kopfkeim“ bei den Pentastomiden als freie erste Larvenform auftritt. Derartig segment-

arme (oligomere) Larvenformen kennen wir als Nauplius und Metanauplius von den Crustaceen und als Protaspis von den Trilobiten, wo ebenfalls sämtliche Larvalsegmente später in den Kopf einbezogen werden. Auch die Protonymphon-Larve der Pantopoda wäre in diesem Zusammenhang zu nennen. Bei den Pentastomiden dürfte die Oligomerie der Primärlarve mit der parasitischen Lebensweise in Beziehung stehen, da sehr zahlreiche und daher relativ dotterarme Eier gebildet werden, wie es bei Parasiten die Regel ist (s. u.).

Mit Ausnahme der ersten Antenne stehen alle Extremitäten des Pentastomidenkeimes postoral, so daß ihre Homologisierung mit den zweiten Antennen, Mandibeln und Maxillen zunächst befremden mag. Jedoch werden die entsprechenden Anhänge, ja manchmal selbst die erste Antenne, bei den Arthropoden vielfach postoral angelegt und bekommen erst durch Vorverlagerung (und Rückverlagerung des Mundes) während der weiteren Embryogenese ihre spätere präorale bzw. adorale Lage. TIEGS hat bei seinen embryologischen Studien an Myriapoden eine solche Umwachsung des Mundes und des Acrons durch postorale Segmente im embryonalen Ekto- und Mesoderm direkt nachweisen können (vgl. auch WEBER 1952). BUTT (1960) möchte ein Entwicklungsstadium, bei dem das Prämandibularsegment (Tritocerebralsegment) und folglich auch die Gnathalsegmente noch deutlich postoral liegen, als „*Peripatus*-Stadium“ bezeichnen, da bei den Onychophoren eine spätere Vorverlagerung des Prämandibularsegments unterbleibt. Er weist darauf hin, daß entsprechende „*Peripatus*-Stadien“ von TIEGS bei Pauropoden, Symphylen, ja selbst bei dem Käfer *Calandra* gefunden wurden, geht jedoch meiner Ansicht nach zu weit, wenn er daraus schließt, daß „... this phylogenetic stage in the development of these forms might indicate a *Peripatus*-like ancestor for the arthropods“ (vgl. auch MANTON 1960).

Die Vorverlagerung der Extremitäten scheint vor allem bei den primitiven Pentastomiden nicht in vollem Ausmaß zu erfolgen. Zwar wandern auch hier die Anhänge des Prämandibularsegments als „Frontalpapillen“ weit nach vorne und kommen so präoral zu liegen, jedoch bleiben große Teile des Tritocerebrums in ihrer subösophagealen Lage. Schließlich stehen bei den Cephalobaenida die Haken stets postoral (Abb. 28 und 34), erfahren also keine Verlagerung in die Mundregion, zu welcher es dagegen bei den Porocephalida kommt (Abb. 41 und 50). Diese Unterschiede in der Lage der Haken am Kopf stehen wahrscheinlich mit deren Haftfunktion in Zusammenhang.

VI. Die Anamorphose

Da sämtliche Larvalsegmente, wie gezeigt, in den Kopf eingehen, muß der gesamte Rumpfabschnitt (auch als „Abdomen“ bezeichnet) der

Pentastomiden, der bei den verschiedenen Arten 16 bis über 100 Segmente ausmacht, demnach erst in der mit zahlreichen Häutungen verbundenen Postembryonalentwicklung (im Zwischenwirt) gebildet werden (= Anamorphose). Detaillierte Untersuchungen über das Wachstum des Rumpfes liegen leider bislang nicht vor, doch sprechen einige Fakten dafür, daß dieses durch eine „teloblastische Sprossung“ erfolgt, wie in den Rumpfsegmente also Tritometamere (im Sinne REMANES) vor uns haben. Allein eine Betrachtung der jungen „Sekundärlarve“ von *Raillietiella* (Abb. 42), deren Vorderkörper noch ganz dem „Gesamtkörper“ der Primärlarve entspricht und deren Terminalanhänge sich wohl von der Furca (also dem Hinterende) der Primärlarve ableiten lassen, vermittelt den Eindruck, daß die vor dem Terminalabschnitt gelegenen, cranialwärts an Größe zunehmenden Segmente ihre Entstehung einer vor dem After gelegenen Sprossungszone verdanken. Eine solche Entstehung der Rumpfsegmente entspräche auch durchaus den Verhältnissen bei den Articulaten, denen die Pentastomiden doch ohne jeden Zweifel zuzuordnen sind (s. u.).

Im folgenden Kapitel soll auf diese Frage, sowie auf die wahre Segmentnatur der Rumpfabschnitte noch eingegangen werden. Hier können wir jedoch schon feststellen, daß es nach alledem nicht zutrifft, wenn BEKLEMISCHEW (1958, p. 143) die Pentastomida als oligomere Articulaten bezeichnet, die keine postlarvalen Segmente ausbilden.

D. Vergleich der Pentastomiden mit anderen Articulaten

Nachdem in den vorhergehenden Kapiteln das durch das Studium des Embryos von *Reighardia* neu sich bietende Material besprochen und die daraus für die Beurteilung mancher Adultcharaktere sich ergebenden Konsequenzen diskutiert wurden, soll im Folgenden ein Vergleich aller für die Beurteilung der Pentastomiden wichtigen Eigenschaften mit denen anderer Articulaten durchgeführt werden. Neben einer Reihe von Spezialarbeiten habe ich dazu vor allem die umfangreichen zusammenfassenden Darstellungen über Bauplan und Organisation der Arthropoda von BEKLEMISCHEW, REMANE, SCHRÖDER, SNODGRASS, VANDEL und WEBER, sowie die Arbeiten von IMMS, MANTON und TIEGS zu Rate

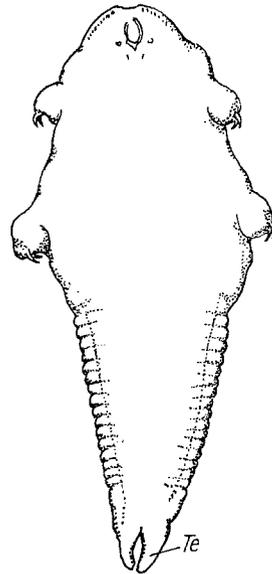


Abb. 42. *Raillietiella spec.* Larve aus dem Zwischenwirt, nach LA-ROUSSE aus HEYMONS (1935). *Te* Terminalanhänge

gezogen. Die in diesen Übersichten verarbeitete Spezialliteratur wird hier nur dann zitiert, wenn ich mich eingehend damit zu beschäftigen habe. Ansonsten muß auf die umfangreichen Literaturangaben in den genannten Darstellungen verwiesen werden. Eine Zusammenschau der neueren Arbeiten zur Phylogenie der Arthropoden findet sich bei GÜNTHER (1962, p. 373—389).

Um dem Leser eine Beurteilung des nun durchzuführenden Vergleichs zu erleichtern, sei schon hier vorausgeschickt, daß die Organisation der Pentastomiden im wesentlichen allein mit der der Arthropoden übereinstimmt und innerhalb dieses Subphylums vor allem die „Myriapoda“ und Entognatha (Collembolen, Proturen, Dipluren) viele gemeinsame, meist ursprüngliche Züge (Symplesiomorphien) mit den Pentastomiden aufweisen.

I. Embryonal- und Larvalecharaktere

1. Furchung

Nach den von LEUCKART angestellten Untersuchungen und Ergebnissen, die später von v. HÄFFNER bestätigt wurden, furcht sich das Ei der Pentastomiden total und annähernd äqual, was HEYMONS auf den geringen Dottergehalt zurückführt. Irgendwelche Anklänge an eine Spiralfurchung sind nicht beobachtet worden.

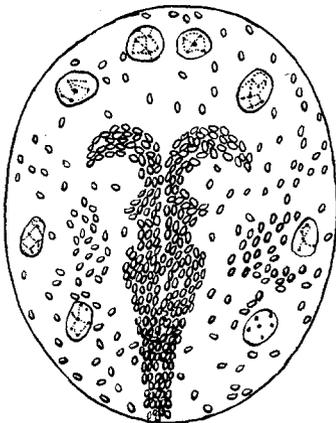


Abb. 43. *Porocephalus spec.* Ventraler Keimstreif nach v. HÄFFNER (1924)

Totale und äquale Furchung ist innerhalb der Articulaten mit dotterarmen Eiern verbreitet. Unter den Arthropoden kommt sie selbst noch bei den Antennaten, so bei den Myriapoda (Pauropoden, Symphylen, manche Diplopoden) und Entognatha vor und findet sich, wenngleich sekundär, auch noch bei manchen parasitischen Insekten (Hymenopteren). Der systematische Wert dieses „Merkmals“ ist für unseren Fall daher relativ gering.

2. Keimstreifen

Wenngleich über die Frühentwicklung der Pentastomiden nahezu nichts bekannt ist, konnte doch v. HÄFFNER (1924) bei *Armillifer armillatus* Stadien finden, bei denen ein ventraler Keimstreifen mit der Anlage von Kopflappen zu erkennen ist (Abb. 43). Später hat auch HEYMONS (1935, p. 121) bei *Sebekia oxycephala* Eier mit einem ähnlich ausgebildeten ventralen „Primitivstreifen“ gefunden. Wenngleich HEYMONS (1935), der sich immer wieder gegen die Arthropodennatur der Pentasto-

miden ausgesprochen hat, auch hier glaubte, geringfügige Unterschiede gegenüber der Arthropodenentwicklung feststellen zu müssen, wobei er sich allerdings, wie er selbst zugibt, auf nur „... sehr unvollkommene Beobachtungen...“ stützen kann, spricht die Ausbildung eines ventralen Keimstreifens meiner Meinung nach eindeutig für die Zugehörigkeit der Pentastomiden zu den Arthropoda.

3. Keimhüllen

Bei den Pentastomiden kommen keine Keimhüllen (Amnion, Serosa) zur Entwicklung. Die Frage ob man im primären Dorsalorgan den „Vorläufer“ eines Amnions oder einer Serosa sehen darf (wie HEYMONS allgemein vermutet, vgl. auch JOHANNSEN u. BUTT 1941), ist in diesem Zusammenhang ohne Belang und wird uns später noch kurz beschäftigen.

Auch den Articulaten fehlen Keimhüllen meist. Sie sind erst innerhalb der pterygoten Insekten in typischer Form entwickelt worden, gehen daher auch den Entognatha noch ab.

4. Das primäre Dorsalorgan

Eine außerordentlich charakteristische Bildung aller Pentastomiden-Keime ist das drüsige Dorsalorgan, das im Zusammenhang mit der Ausbildung einer Blastodermcuticula schon früh, vor der Differenzierung des Embryonalkörpers, angelegt wird. Das von ihm produzierte Sekret bildet nicht nur eine Schleimhülle um den Keim, sondern scheint auch an der früh erfolgenden Sprengung des Chorions beteiligt zu sein (s. o.).

Dem Dorsalorgan der Pentastomiden vergleichbare, ja z. T. völlig entsprechende Bildungen kommen in verschiedenen Klassen der Arthropoda, jedoch nur bei diesem Subphylum vor; den Anneliden fehlen sie völlig. Der Besitz eines typischen Dorsalorgans spricht daher ganz entschieden für die Zugehörigkeit der Pentastomiden zu den Arthropoden.

Da das Dorsalorgan der Arthropoden allgemein, obgleich es nur beim Embryo auftritt, durch Arbeiten der letzten Jahre (vor allem von TIEGS) eine gewisse theoretische Bedeutung erlangt hat, sei der vergleichenden Betrachtung hier ein etwas breiterer Raum zuerkannt, zumal die Verhältnisse bei den Pentastomiden auch einige allgemeine Schlüsse erlauben.

Unter dem Begriff „Dorsalorgan“ oder „Rückenorgan“ sind in den letzten 100 Jahren recht verschiedene Bildungen beschrieben worden, die im Laufe der Ontogenie bei Vertretern der diversen Arthropodengruppen auftreten und über deren Homologie noch nicht in allen Fällen Klarheit herrscht, ebensowenig wie über die Funktionen dieser nur kurze Zeit existierenden Organe. Übereinstimmung besteht nur darin, daß

es sich um relativ früh in der Embryogenese auftretende, meist in der Dorsalregion gelegene Gebilde handelt, die in der Regel noch vor Abschluß der Embryonal- oder Larvalentwicklung wieder abgebaut werden. Meist unpaar, treten sie bei manchen Gruppen dagegen paarig auf; auch können deren mehrere im Laufe der Ontogenese eines Individuums nacheinander angelegt werden. Schon früh hat man die „Dorsalorgane“ der pterygoten Insekten, die nichts anderes als Involutionsformen der Keimhüllen (Amnion und Serosa) darstellen und folglich erst relativ spät auftreten, ohne weitere Funktionen zu übernehmen (also keine eigentlichen „Organe“ repräsentieren) als sog. „sekundäre Dorsalorgane“ von den „primären Dorsalorganen“ abgetrennt (DAWYDOFF 1928, JOHANNSEN u. BUTT 1941). Letztere finden sich nahezu ausschließlich bei solchen Arthropoden, die keine Embryonalhüllen besitzen und treten meist schon nach Ausbildung des Blastoderms, als dessen partielle Differenzierung sie aufgefaßt werden müssen, auf, um sich bei den einzelnen Gruppen während der Embryogenese unterschiedlich lange zu halten. Die von HEYMONS, DAWYDOFF u. a. geäußerte Vermutung, die primären Dorsalorgane könnten „Vorläufer“ der phylogenetisch später (erst bei den Pterygota) auftretenden Keimhüllen sein, ist wenig überzeugend und wird auch vielfach abgelehnt (TIEGS 1942). Freilich stellen sowohl die primären Dorsalorgane als auch die Keimhüllen embryonale Differenzierungen des Blastoderms dar, die im Laufe der Ontogenese in den Keim „übernommen“ und abgebaut werden, doch dürfte diese Gemeinsamkeit allein nicht ausreichen, beide Bildungen im engeren Sinne zu homologisieren (vgl. unten). In unserem Zusammenhang interessieren daher ausschließlich die primären Dorsalorgane, denn nur solche treten bei den Pentastomiden auf. Leider sind auch die unter dieser Bezeichnung beschriebenen Bildungen z. T. so verschieden, daß selbst bei ihnen fraglich ist, ob sie alle als homolog betrachtet werden dürfen (vgl. unten). Einige davon stellen bestenfalls „Rudimente“ vielleicht ehemals gut entwickelter Organe dar. Soweit die Dorsalorgane jedoch wohl ausgebildet sind, kommt ihnen sicherlich auch jeweils eine Funktion zu, über die allerdings noch vielfach Unklarheit herrscht, wenn auch mehrere Autoren eine Sekretproduktion nachgewiesen haben oder vermuten.

Das Dorsalorgan der Pentastomiden, obwohl bisher in den wesentlichen Teilen ungenügend bekannt (s. o.), ist schon früh von LEUCKART (1860) und FILIPPI (1861) mit dem mancher Crustaceen-Embryonen (vor allem Gammariden) verglichen worden, wiewohl auch das der Crustaceen zu jener Zeit wenig erforscht war und daher nicht viel mehr als die ähnliche Lage an der Dorsalseite des Keimes als Homologiekriterium dienen konnte. Spätere Autoren haben die Frage nach der Homologie, wohl wegen der herrschenden Unklarheiten, nicht

mehr berührt. Da wir ein detailliertes Bild vom Bau und der Funktion des Dorsalorgans der Pentastomiden geben konnten (s. o.), aus letzter Zeit zudem noch gute Darstellungen der Dorsalorgane anderer Arthropoden vorliegen (vor allem von TIEGS), sei hier ein eingehender Vergleich dieser Bildungen angestellt. Bei den Crustaceen können dabei, wegen der zahlreichen Angaben, nur typische Beispiele herausgestellt werden, ohne daß Vollständigkeit angestrebt werden soll.

Bei folgenden Arthropodengruppen treten primäre Dorsalorgane auf:

a) *Chelicerata*. Innerhalb der Chelicerata sind typische Dorsalorgane selten und kommen in vergleichbarer Form nur den *Xiphosuren* zu. Hier hat IWANOFF (1932) bei *Limulus moluccanus*-Keimen zwei (!) an den Seiten (!) des Körpers gelegene „Seiten- oder Dorsalorgane“ beobachtet, die aus dem Ektoderm vor der Ausbildung der Blastodermcuticula entstehen. Die Zellen dieser Organe haben drüsigen Charakter und produzieren ein Sekret, das sich später unter die Blastodermcuticula ergießt. Bei der Ausbildung einer zweiten Cuticula werden die Öffnungen der Dorsalorgane ausgespart, so daß deren Sekret weiterhin unter die erste Blastodermcuticula gelangt. Im Verlauf der Embryonalentwicklung kommt es bei *Limulus* zu drei Häutungen, die alle in Beziehung zu den Dorsalorganen stehen, welche IWANOFF entsprechend als „embryonale Häutungsdrüsen“ bezeichnet. Ob diese paarigen Bildungen, deren histologischer Bau ähnlich dem des Dorsalorgans der Pentastomiden ist, mit letzterem homologisiert werden dürfen, muß fraglich bleiben. Allein ihre laterale Lage und ihr paariges Auftreten sprechen dagegen, und auch ihre Funktion ist offensichtlich eine andere. Mit den Häutungen hat das Dorsalorgan der Pentastomiden offenbar nichts zu tun, lediglich die Sprengung des Chorions dürfte durch die Sekretproduktion mit bedingt sein. Am Rande sei hier erwähnt, daß SCHULZE (1937) versucht hat, die Atemplatten der Zecken (Ixodiden) mit den Dorsalorganen von *Limulus* zu homologisieren.

b) *Crustacea*. Bei den Krebsen sind primäre Dorsalorgane in mannigfacher Ausbildung relativ verbreitet. Neben unpaaren, dorsal gelegenen, kommen auch paarige „Lateralorgane“ vor, so z. B. bei *Mysis* und *Idotea*. Bei diesen stülpt sich die Blastodermcuticula in die Lumina der „Lateralorgane“ ein und ermöglicht so dem produzierten zähen Schleim den Austritt. Nach NUSSBAUM und SCHREIBER (1898) sollen die Embryonen durch die Lateralorgane an ihren Hüllen befestigt werden. Bleibt für all diese paarigen Organe die Homologie zu den typischen Dorsalorganen aus den oben schon für *Limulus* angeführten Gründen auch fraglich, so liegen bei den unpaaren, im Folgenden zu besprechenden Bildungen z. T. so übereinstimmende Verhältnisse vor, daß eine Homologie sehr wahrscheinlich ist.

So hat PYATAKOV (1926) von *Argulus foliaceus*-Keimen zwei Dorsalorgane beschrieben, von denen das zuerst auftretende streifenförmig am Rücken des Keimes entlangzieht und einen Längsspalt in der sich bald ausbildenden ersten Blastodermcuticula bildet. Es hat keine Ähnlichkeit mit dem uns interessierenden „primären Dorsalorgan“, wird jedoch von einem zweiten, ebenfalls an der Dorsalseite liegenden und mit einer zweiten Cuticula zusammenhängenden abgelöst, das in Lage und Bau dem von uns für *Reighardia* beschriebenen Dorsalorgan sehr gleicht (Abb. 44). Auch eine deutliche Manschette (PYATAKOV

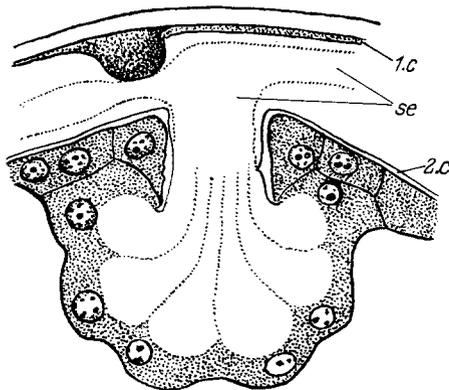


Abb. 44. *Argulus foliaceus* (Crustacea), Querschnitt durch das 2. Dorsalorgan nach PYATAKOV (1926). 1 C 1. Cuticula, 2 C 2. Cuticula, se Sekret

spricht von „outlet part“) ist ausgebildet und gestattet dem von dieser Drüse produzierten Sekret den Austritt. Dieses Sekret ergießt sich in den Spalt zwischen erster und zweiter Cuticula und spielt bei der „Häutung“ eine Rolle. Dabei reißen Chorion und erste Blastodermcuticula dorsal der Länge nach auf. Demnach dient es auch bei *Argulus*, wie bei den Pentastomiden, unter anderem der Ruptur des Chorions, und als einziger Unterschied bleibt nur beste-

hen, daß der *Argulus*-Keim zwei Cuticularhüllen ausbildet und folglich das Sekret nicht direkt unter das Chorion sondern unter die zuerst abgehobene Blastodermcuticula gelangt. Auch das von BULLAR (1878) für den parasitischen *Isopoden Cymothoa* beschriebene und von NUSSBAUM u. SCHREIBER (1898) bestätigte Dorsalorgan ist ein kugelförmiges Gebilde, dessen Lumen durch einen Kanal mit der „Eihaut“ in Verbindung steht, und dürfte dem für *Argulus* beschriebenen „zweiten“ Dorsalorgan im wesentlichen entsprechen.

Bei dem Decapoden *Panulirus japonicus* konnte TERAO (und neuerdings auch SHINO 1950) drei hintereinanderliegende Dorsalorgane nachweisen, von denen das vordere zuerst entsteht und am längsten erhalten bleibt. Diese Organe sind weitestgehend gleich gebaut und weisen große Ähnlichkeit mit dem Dorsalorgan der Pentastomiden auf (Abb. 45). Auch hier kommt es zur Bildung eines Sekretes, das sich unter die Blastodermcuticula ergießt. Über die Funktion schreibt TERAO (1929): „the dorsalorgans serve as agencies to separate the embryonic exuvia from the egg surface by the intervention of its secretion, so that these organs may be partly regarded as moulting glands of the embryo.“

Bei den meisten Decapoden sind Dorsalorgane jedoch nur schwach ausgebildet und stellen in Form von „Dorsalplatten“ oder „Apikalplatten“ entwickelte Verdickungen des Blastoderms dar, die bestenfalls als Rudimente typischer Dorsalorgane angesehen werden dürfen, wenn sie überhaupt (was allerdings wahrscheinlich ist) mit diesen Bildungen homolog sind (vgl. WEYGOLDT 1961).

Am längsten sind typische Dorsalorgane von den Amphipoden bekannt, wo sie z. B. für *Gammarus* und *Orchestia* schon früh beschrieben

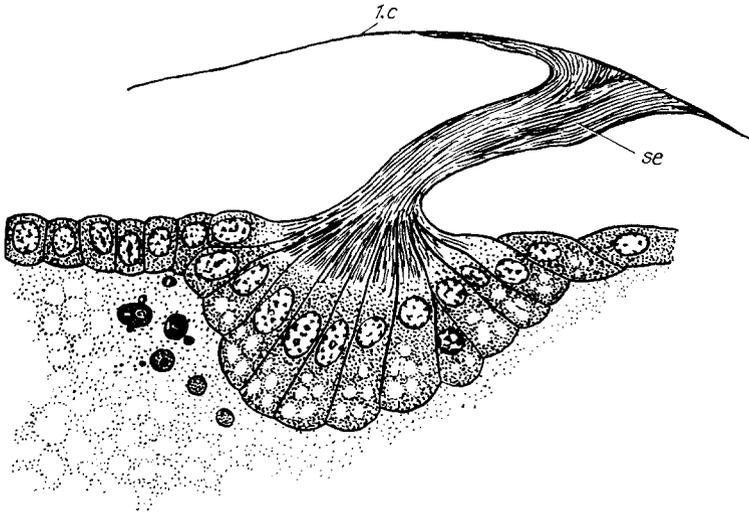


Abb. 45. *Panulirus japonicus* (Crustacea), Schnitt durch das vordere Dorsalorgan nach TERAO (1929). 1 C l. Cuticula als Exuvie, se Sekret (vgl. Abb. 23 und 24b)

wurden (ULIANIN 1881). Mit denen von Gammariden haben daher auch LEUCKART und FILIPPI die Dorsalorgane der Pentastomiden verglichen. In neuester Zeit hat WEYGOLDT (1958) wieder Angaben über das Dorsalorgan von *Gammarus pulex* gemacht. Es wird bereits sehr früh angelegt, bevor sich die Zellen des Blastoderms zum Keimstreifen zusammenlegen. Im Gegensatz zur Ausbildung bei den Pentastomiden (s. o.) verschwinden die Grenzen zwischen den einzelnen großen Drüsenzellen, und auch ein typisches Lumen scheint nach den von WEYGOLDT gegebenen Abbildungen nicht aufzutreten. Es kommt jedoch auch hier zur Bildung eines Sekrets, das sich unter der Oberfläche des Chorions etwas ausbreitet. „Wir können über seine Funktion bisher nur Vermutungen anstellen . . . offenbar dient hier das Dorsalorgan dem Embryo als Haftorgan an der Eihülle und hilft später beim Sprengen des Chorions mit, indem es dieses an der Haftstelle etwas verändert hat“ (WEYGOLDT 1958, p. 67). Wenn auch im Bau des Dorsalorgans der Pentastomiden und von *Gammarus* nicht so weitgehende Übereinstimmungen auftreten, wie wir sie bei

Argulus konstatieren konnten, so besteht doch große Ähnlichkeit auch in der Funktion. Für Gammariden liegen auch die ersten entwicklungsphysiologischen Experimente durch RAPPAPORT (1960) vor, die ergaben, daß die immigrierenden Zellen auf eine einzelne Zelle (EF) zurückgehen, deren Zerstörung sich im Fehlen des Dorsalorgans und der Kopflappen äußert.

c) *Myriapoda*. Bei den Myriapoden ist das primäre Dorsalorgan recht unterschiedlich entwickelt und offensichtlich im Abbau begriffen. Während es vor allem bei den Symphylen, aber auch bei den Pauropoden gut ausgebildet ist, findet es sich bei den Chilopoden und Diplopoden nur noch als Rudiment, den „Dorsalplatten“ und „Apikalplatten“ mancher Decapoden ähnlich (s. o.), so daß manche Autoren (TIEGS u. a.) Zweifel daran hegen, ob diese Bildungen überhaupt einem Dorsalorgan entsprechen.

Für Chilopoden hat HEYMONS (1901) an *Scolopendra* eine dorsal gelegene Verdickung der „membrana dorsalis“ nachgewiesen, in deren engen Bereich das Epithel mehrschichtig wird. Die untersten Schichten dieser Platte werden später ins Innere des Embryos verlagert und degenerieren. Allein dieses Verhalten und die Lage der „Platte“ stützen die Ansicht, daß sie den Rest eines Dorsalorgans darstellt.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Diplopoden, wo SEIFERT (1960) bei *Polyxenus lagurus* ein „Dorsalorgan“ beschrieb. Es handelt sich dabei um vier bis sechs große Blastodermzellen (Kerne) an der Dorsalseite des Keimes, die ebenfalls später in den Embryo aufgenommen werden und dort die Funktion von Vitellophagen übernehmen.

Das wohl entwickelte primäre Dorsalorgan der Symphyla hat TIEGS (1941) für *Hanseniella* ausführlich beschrieben. Sein erstes Auftreten in der Embryogenese ist gewissen individuellen Schwankungen unterlegen, jedoch wird es stets relativ früh durch eine Vergrößerung von Blastodermzellen angelegt. Es ist nicht von der sich später ausbildenden Blastodermcuticula bedeckt, so daß eine kreisförmige Mündung (Porus) entsteht. Nach TIEGS wachsen die apikalen Partien der großen Zellen des Dorsalorgans als Filamente („tendrils“) zwischen die Blastodermcuticula und das Chorion aus und erstrecken sich bis zum entgegengesetzten Eipol (Ventralseite). Das Plasma der Zellausläufer nimmt fibrilläre Struktur an. Nach den von TIEGS gegebenen Abbildungen stimmt das Dorsalorgan von *Hanseniella* in seinem Bau weitestgehend mit dem von *Reighardia* überein. Auch bin ich überzeugt, daß es sich bei den aus dem Porus austretenden „Filamenten“ nicht um Zellauswüchse, sondern um zähe, daher nicht (wie bei den Pentastomiden) zu einer einheitlichen Schleimhülle zusammenfließende Sekretfäden handelt, wobei jeder Faden (tendril) das Sekretionsprodukt einer Drüsenzelle des Dorsalorgans darstellt (vgl. unten Collembolen). Bei der Besprechung

der noch fraglichen Funktion des Dorsalorgans der Symphylen stellt TIEGS auch selbst die Frage: „. . . are the tendrils perhaps a visible product of excretion?“

Auch für die Pauropoda hat TIEGS (1947) ein Dorsalorgan nachgewiesen. Wiederum schwankt der Zeitpunkt seines ersten Auftretens in der Entwicklung individuell, auch bleibt es nur kurze Zeit erhalten, ist also offensichtlich im Abbau begriffen. Dennoch läßt sich eine kurzfristige Ausscheidung von Sekret beobachten, das sich unter der Blastodermcuticula ausbreitet und nach TIEGS womöglich zur Anheftung des Keimes an derselben dient.

d) *Entognatha*. Bei den Entognathen treten primäre Dorsalorgane auf, die wohl die größte Ähnlichkeit mit denen der Pentastomiden besitzen. Am längsten bekannt sind sie für die Collembolen, über die Untersuchungen von CLAYPOLE (1898), PHILIPTSCHENKO (1912) und TIEGS (1942) u. a. vorliegen. Bei *Isotoma* kommt es nach PHILIPTSCHENKO sofort nach der Entwicklung des Dorsalorgans, aus dem Blastoderm der Rückenregion, zur Ausbildung einer Blastodermcuticula und bald danach zu einer Ruptur des Chorions, das in zwei Kappen abspringt. Die Zellen des Dorsalorgans weisen ein vakuolisierendes Plasma und je einen großen Kern auf. „Die in den Zellen hervorgebrachte Substanz tritt nach außen und zwar in Gestalt eines Bündels von höchstwahrscheinlich klebrigen Fäden, welche gleichsam eine Fortsetzung der Zellen des Dorsalorgans darstellen, und befestigt sich an der inneren, bei sehr intensiver Ausscheidung an der äußeren Hülle des Embryos“ (PHILIPTSCHENKO 1912, p. 555) (Abb. 47). PHILIPTSCHENKO hält das beschriebene Organ für ein embryonales Exkretionsorgan, dessen Exkrete gleichzeitig der Befestigung des Embryos an der Hülle dienen.

Eine ähnliche Beschreibung des Dorsalorgans der Collembolen gibt TIEGS, der Vertreter aus den drei Familien Poduridae, Entomobryidae und Sminthuridae untersuchte. Wiederum deutet er, wie schon bei den Symphylen (s. o.), die austretenden Sekretfäden als filamentöse Auswüchse der Zellen, die er bis zur Ventralseite des Embryos verfolgen konnte (Abb. 46). Auch bei diesen Formen reißt das Chorion frühzeitig, so daß der Keim nur von der ersten Blastodermcuticula umschlossen ist, unter der sich die Sekretfäden entlangziehen. Später kommt es dann zur Ausbildung einer zweiten Blastodermcuticula.

Während für die Proturen entsprechende Untersuchungen noch ausstehen (Embryonalentwicklung unbekannt), sind wir über das Dorsalorgan der Dipluren wiederum durch Untersuchungen von TIEGS (1944) an *Campodea* gut unterrichtet. Hier bildet sich das Dorsalorgan relativ spät, nachdem die Extremitäten angelegt sind. Auch bei *Campodea* hat TIEGS „filamentöse Zellauswüchse“ zwischen Embryo und Blastodermcuticula festgestellt (das Chorion bleibt hier erhalten), die nach der

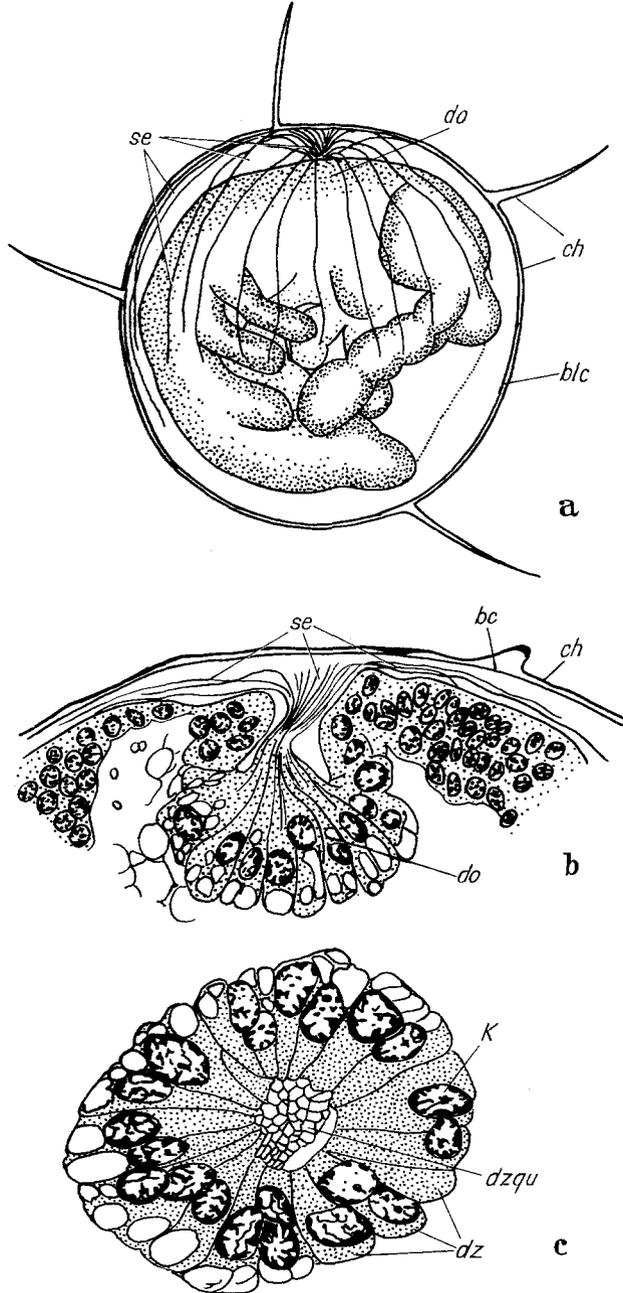


Abb. 46a—c. Dorsalorgane bei Collembolen nach TIEGS (1942) (vereinfacht). a *Pseudosinella alba*, Embryo vom Chorion (*ch*) umschlossen. b u. c. *Hypogastrura armata*, Dorsalorgan. b Längsschnitt; c Aufsicht (vgl. dazu Abb. 23 und 25). *blc* Blastodermcuticula, *ch* Chorion, *do* Dorsalorgan, *dz* Drüsenzellen des Dorsalorgans, *dzqu* Querschnitte durch die Drüsenzellen des Dorsalorgans, *K* Zellkern, *se* Sekretfäden (die „tendrils“ nach TIEGS)

Degeneration des Dorsalorgans zu einer viskösen Masse zusammenfließen. Dies spricht meiner Meinung nach wieder dafür, daß die sog. „Zellauswüchse“ nichts anderes als kompakte Sekretfäden sind, wie sie unmittelbar nach Austritt aus den Zellen auch bei *Reighardia* noch isolierbar sind (Abb. 23), dann jedoch zu einer Schleimhülle verschmelzen.

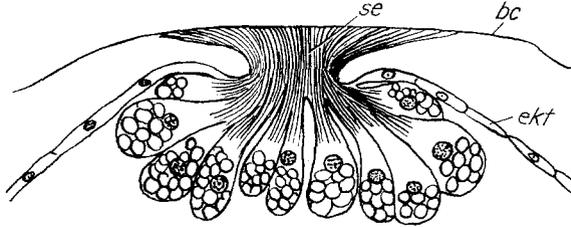


Abb. 47. *Isotoma cinerea* (Collembola), Dorsalorgan nach PHILIPTSCHENKO (1912). *bc* Blastodermcuticula, *ekt* Hüllenektoderm, *se* Sekret

e) *Pterygota*. Bei den pterygoten Insekten ist bislang noch kein typisches, primäres Dorsalorgan nachgewiesen. Hier begegnen wir nur den „sekundären Dorsalorganen“, die als Involutionsformen der Keimhüllen mit den hier interessierenden primären offensichtlich nichts zu tun haben; sie kommen in ähnlicher Form auch den Thysanuren zu (Lepismatiden, siehe WOODLAND 1957). Lediglich bei einigen Pterygoten, so bei *Donacia crassipes*, ist eine frühzeitig degenerierende Partie des dorsalen Ektoderms beobachtet worden, die HIRSCHLER (1909) für ein Homologon des primären Dorsalorgans hält, doch sind diese Bildungen zu wenig differenziert, um einen solchen Schluß zwingend zu belegen. Liegt wirklich Homologie vor, so hätten wir auch bei Pterygoten noch letzte „Reste“ eines ursprünglichen primären Dorsalorgans erhalten.

Überblicken wir die im Vorstehenden geschilderten primären Dorsalorgane der Crustaceen und Antennaten, soweit es sich um wohldifferenzierte Bildungen handelt (die „Rudimente“ seien wegen der bestehenden Unsicherheit hierbei nicht berücksichtigt), so läßt sich eine recht erstaunliche Übereinstimmung in Bau und Funktion konstatieren. Freilich herrscht vor allem über die Funktion mancher dieser Bildungen noch keine Klarheit. Ältere Autoren sahen in den Dorsalorganen der Crustacea (die der übrigen Mandibulaten wurden erst später bekannt) vielfach „... rudiments of some ancestral structure, and no longer of any use to their possessors...“ (BULLAR 1878). Auch ULJANIN (1881) erkennt dem Dorsalorgan der Amphipoden „keine spezielle physiologische Funktion. . . aber eine hohe morphologische Bedeutung . . .“ zu. Entsprechend haben DOHRN (1870) und andere Autoren auch versucht,

die Dorsalorgane der Crustaceen als Überreste des Rückenstachels eines „Zoea-Stadiums“ zu deuten. ULJANIN (1881) dagegen homologisiert das Dorsalorgan der Amphipoden gar mit der „Schalengrube“ der Mollusken. All diese Homologisierungsversuche können als verfehlt betrachtet werden. Daß den wohldifferenzierten Bildungen jedoch eine Funktion im Embryonalleben zukommt, dürfte heute außer Zweifel sein. Die meisten Autoren beschreiben eine Drüsenfunktion und vermuten einen Zusammenhang entweder mit der Ablösung der Eischale (Chorion) oder der Sprengung einer embryonalen Cuticula. Vielfach wird auch an eine Haftfunktion zur Befestigung des Keimes an der Hülle (vgl. oben) gedacht. TIEGS (1942) hält das Dorsalorgan der Collembolen in Übereinstimmung mit SLIFER für ein Wasser absorbierendes Organ, gibt jedoch zu: „... the function of dorsal organ is at present obscure.“ Meiner Meinung nach dürfte zumindest die ursprüngliche Funktion des Dorsalorgans aller Mandibulaten im Zusammenhang mit der Abhebung oder Sprengung von Hüllen, seien diese durch das Chorion oder die Blastodermcuticula repräsentiert, zu sehen sein. Es erscheint mir nämlich äußerst bemerkenswert, daß nahezu allen Formen, bei denen wohldifferenzierte primäre Dorsalorgane bekannt sind, eine früh sich ausbildende Blastodermcuticula zukommt.

Da das Dorsalorgan selbst eine Differenzierung des Blastoderms darstellt, hängt es vom Zeitpunkt seiner Anlage ab, in welchen Raum sich das später produzierte Sekret ergießt. Wird das Dorsalorgan vor der Abscheidung einer ersten Blastodermcuticula angelegt, dann bleibt bei deren späteren Bildung eine Öffnung als Porus erhalten, und das Sekret kann unmittelbar unter das Chorion gelangen, wie dies z. B. bei den Symphylen und bei den Pentastomiden der Fall ist. Kommt das Dorsalorgan dagegen erst nach der Abscheidung, einer Blastodermcuticula im darunterliegenden Blastoderm zur Ausbildung, dann steht es vielfach im Konnex mit einer dünnen zweiten Blastodermcuticula und ergießt sein Sekret unter die erste Blastodermcuticula und nicht unter das Chorion, wie z. B. bei den von TIEGS untersuchten Collembolen (Abb. 46). Der sich so ergebende und von TIEGS (1942) herausgestellte Unterschied scheint mir von untergeordneter Bedeutung zu sein, beruht er doch allein auf einer „Heterochronie“ zwischen der Entstehung der Blastodermcuticula und der Bildung des Dorsalorgans. Diese Heterochronie wird um so verständlicher, als die Dorsalorgane bei den diversen Gruppen zu verschiedenen Zeiten der Embryonalentwicklung angelegt werden, ja ihr zeitliches Auftreten selbst bei den Keimen ein und derselben Art individuellen Schwankungen unterliegen kann (s. o.). Steht die ursprüngliche Funktion des Dorsalorgans im Zusammenhang mit der Abhebung von Ei- oder Keimhüllen, so schließt dies natürlich nicht aus, daß im Laufe der Phylogenie bei den verschiedenen Gruppen noch weitere

Funktionen hinzukommen konnten, ja daß vielleicht sogar ein totaler Funktionswechsel eintrat. Bei den Pentastomiden hat das Sekret des Dorsalorgans in Form einer allseitig geschlossenen Schleimhülle sicherlich auch eine Schutzfunktion (gegen Austrocknung z. B.) für die abgelegten Keime und bewirkt deren Verklebung zu „Paketen“, so eine massive Infektion des Zwischenwirtes ermöglichend. Dies ist sicher eine sekundäre, im Zusammenhang mit dem Parasitismus erworbene Funktion, die eine gesteigerte Sekretproduktion erforderlich macht. Derartige geschlossene Schleimhüllen als Produkt des Dorsalorgans sind bisher von noch keiner weiteren Tiergruppe bekannt. Ihnen nahe kommen lediglich die vom Dorsalorgan gebildeten zahlreichen, einzelnen Sekretfäden die bei den Symphylen und manchen Collembolen fast den ganzen Keim umschließen, jedoch unter der ersten Blastodermcuticula (Collembolen) oder unter dem Chorion (Symphylen) verlaufen (TEEGS, s. o. und Abb. 46)

Abschließend muß nochmals die Frage gestellt werden, inwieweit die bei so verschiedenen Arthropoden auftretenden primären Dorsalorgane wirklich homologe Bildungen sind und für phylogenetische Spekulationen ausgewertet werden können. Nach HEYMONS sind die Dorsalorgane der Onychophoren, Myriapoden und Apterygoten homolog und „Vorläufer der Serosa“ der Pterygoten (vgl. HIRSCHLER 1928). Damit hat HEYMONS auch jene schwer deutbaren Bildungen in die Homologisierung mit einbezogen, die als wenig differenzierte „Platten“ im dorsalen Blastoderm liegen, aber in ihrem Bau keine Beziehung zu den wohl ausgebildeten Dorsalorganen, von denen oben die Rede war, zeigen. So liegen für die *Onychophoren* bislang nur die Beobachtungen von SEDWICK (1885) an *Peripatus capensis* vor, wonach in der Embryonalentwicklung dorsal paarige Ektodermverdickungen auftreten, wobei es sehr fraglich ist, ob diese mit primären Dorsalorganen vergleichbar sind, zumal spätere Autoren (PFLUGFELDER, MANTON), die andere Onychophoren-Arten untersuchten, keine diesbezüglichen Beobachtungen mitteilten.

Aber selbst wenn wir uns auf die hochdifferenzierten „primären Dorsalorgane“ beschränken, bleibt deren Homologie noch etwas unsicher. WEYGOLDT betont in diesem Zusammenhang mit Recht, daß die „disjunkte“ Verbreitung strukturell — und, wie wir hinzufügen können, offensichtlich auch funktionell — vergleichbarer Bildungen bei so verschiedenen Arthropodengruppen zu der Überzeugung führt, „... daß die Fähigkeit, solch ein Organ auszubilden, eine alte Eigenschaft der Arthropodenembryonen ist, die vielleicht schon bei den Vorfahren der heutigen Arthropoden vorhanden war...“ (WEYGOLDT 1961, p. 263). Er betont jedoch gleichzeitig, daß die paarigen, ansonsten aber sehr ähnlich gebauten „Lateralorgane“ gewisser Crustaceen (z. B. *Hemimysis*) andererseits auch die mehrfach unabhängige Entstehung solcher Bildungen wahrscheinlich machen. Es ist daher in der Tat schwierig zu

einer definitiven Entscheidung dieser Frage zu kommen, zumal histologische Übereinstimmungen für eine Homologisierung nur mit Vorsicht herangezogen werden dürfen, da der Feinbau eines Organs, in unserem Falle einer Drüse, vielfach zu sehr funktionsbedingt ist und daher leicht „Konvergenzen“ auftreten können. So sind z. B. die bei manchen Lepidopteren-Embryonen (und anderen Insekten) wohl entwickelten Drüsen auf den Beinanlagen des ersten Abdominalsegments (die sog. „Pleuropodien“) im histologischen Bau den Dorsalorganen äußerst ähnlich, obgleich es sich hier bestimmt um Bildungen anderen Ursprungs handelt (vgl. HIRSCHLER 1928, p. 756, 757). Ja bei den Pentastomiden selbst finden sich in der Haut der Adulten verstreut zahlreiche „Stigmenndrüsen“ (vgl. v. HAFFNER), die histologisch ebenfalls große Übereinstimmung mit den Dorsalorganen zeigen (Abb. 2, *st*), so daß HEYMONS (1935, p. 122) die Dorsalorgane der Larven gar als embryonale Vorläufer dieser Stigmenndrüsen ansah, was sicher nicht zutrifft. Unter diesen Umständen erscheint es etwas gewagt, wenn TIEGS (1942) aus der Ähnlichkeit der Dorsalorgane der Symphylen, Collembolen und Dipluren (s. o.) auf eine nahe Verwandtschaft dieser Gruppen schließt. Dies um so mehr, als die von TIEGS ausgesprochene Vermutung, die Dorsalorgane der genannten drei Gruppen — wegen ihrer Spezialcharaktere später „Tiegs-Organ“ genannt (REMINGTON 1954, vgl. auch TUXEN 1956 und 1960) — wären durch „ . . . the most singular featur of this type of organ, the system of extraembryonic filaments . . . “ (TIEGS 1947) ausgezeichnet, zweifelhaft bleiben muß (s. o.). Offensichtlich handelt es sich bei diesen „Zellauswüchsen“ doch nur um ein „fadenförmiges“ Sekret, womit wiederum große Übereinstimmung mit den Dorsalorganen der übrigen Arthropoden, z. B. auch denen der Krebse bestehen würde, von denen TIEGS die Organe vom „Symphylen-Typ“ (die der Symphylen, Collembolen und Dipluren) gern unterschieden sehen möchte. Diese Feststellung schließt jedoch keineswegs aus, daß die bei den Myriapoden (Symphylen) und Entognathen entwickelten typischen Dorsalorgane wirklich im engsten Sinne homolog sind, was auch ich für wahrscheinlich halte, zumal noch andere Kriterien für die „Verwandtschaft“ dieser Gruppen sprechen.

So bleibt abschließend keine andere Wahl, als zuzugeben, daß das Dorsalorgan, wie immer man es auch beurteilen mag, zwar eine typische Bildung ausschließlich der Arthropoden und vor allem der Mandibulaten darstellt, insofern also systematisch verwertbar ist, bei der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse *engerer* Gruppen jedoch nur mit einer gewissen Unsicherheit belastete Schlüsse erlaubt, da mit Konvergenzen gerechnet werden muß, bzw. Symplesiomorphien im Sinne HENNIGS vorliegen können.

Dem Dorsalorgan der Pentastomiden ähneln in Feinbau (Spezialcharaktere) und Funktion weitaus am meisten die geschilderten Bildungen der Collembolen (Abb. 46 und 47) und Symphylen. Nur bei diesen Gruppen kommt es auch zu einer vergleichbar starken Sekretproduktion, die zu einer völligen Umhüllung — sei es in Form einer geschlossenen Schicht (Pentastomiden) oder einzelner Fäden (Symphylen, Collembolen) des Keimes führt (Abb. 46a). Mit der sich nach den oben genannten Schwierigkeiten empfehlenden Vorsicht kann man daher gewisse phylogenetische Beziehungen zwischen den Pentastomiden, Myriapoden und Entognathen vermuten, ein Schluß der durch weiteres Material noch zu belegen sein wird.

5. Die Blastodermcuticula

Die starke innere Hülle, die den Pentastomidenkeim unmittelbar umgibt und ihm auch nach der Geburt Schutz gewährt, ist eine Blastodermcuticula (s. o.). Die frühe Ausbildung einer schützenden Cuticula durch das embryonale Blastoderm ist bei den Arthropoden weit verbreitet, fehlt jedoch in dieser Form den Anneliden.

Da häufig ein Zusammenhang zwischen der Ausbildung eines primären Dorsalorgans und der Bildung einer Blastodermcuticula besteht (s. o.), ist die Mehrzahl der Arthropodengruppen, bei denen eine wohlentwickelte Blastodermcuticula vorkommt, im vorhergehenden Abschnitt schon genannt worden. Es handelt sich dabei um zahlreiche Crustaceen, Myriapoden und Entognathen. Ergänzend seien genannt die Onychophoren, von denen PFLUGFELDER (1948) die Ausbildung einer entsprechenden Cuticula z. B. von *Paraperipatus amboinensis* beschreibt, ferner unter den Cheliceraten *Limulus* (IWANOFF) und vor allem die Acari (Hydrachnelliden, Sarcoptiformes, Ixodiden), bei denen häufig eine Blastodermcuticula zu beobachten ist.

Die Ausbildung einer Blastodermcuticula steht wiederum mit einer Eigentümlichkeit in der Entwicklung mancher Arthropoden in Zusammenhang, nämlich mit der frühzeitigen Sprengung der Eischale.

6. Die frühzeitige Ruptur des Chorions

Eine solche ist für die Entwicklung der Pentastomiden typisch und war bislang nur nicht erkannt worden. Es ist verständlich, daß dem sich weiter entwickelnden Keim nach der Absprennung der Eischale eine neue Schutzhülle geboten werden muß, und diese wird von der Blastodermcuticula und der vom Dorsalorgan produzierten Schleimhülle gestellt. Bei den ebenso wie die Pentastomiden viviparen Onychophoren hat PFLUGFELDER (1948) für *Paraperipatus* eine frühzeitige Ruptur des Chorions nachgewiesen.

Unter den Cheliceraten ist ein entsprechendes Verhalten z. B. für *Limulus* (IWANOFF 1932) und Pseudoscorpione (WEYGOLDT 1962) bekannt und bei den Acari nicht selten, wo man von dem „Schadonophan-Stadium“ oder der „Prälarve“ spricht, wenn der Embryo nach der Ruptur des Chorions seine Entwicklung in der Blastodermcuticula vollendet (HUGHES 1959). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei manchen Diplopoden und Pauropoden die ebenfalls in einem sog. „Pupoid-Stadium“ im Schutze der Blastodermcuticula und nach Sprengung der Eischale ihre Embryonalentwicklung abschließen.

Bei den Collembolen kommt es in der Regel zu einer frühzeitigen Ruptur des Chorions in zwei Teile, die dem von der Blastodermcuticula umgebenden Keim kappenartig aufsitzen (UZEL 1898 und alle späteren Autoren). Die Blastodermcuticula kann hier bei manchen Arten eine Skulptur in Form dornenartiger Fortsätze aufweisen, was übrigens auch bei manchen Pentastomiden (z. B. *Sambonia*, *Waddycephalus*, vgl. HEYMONS 1935) vorkommt. Typisch für die Entwicklung vieler Collembolen ist weiter, daß die Keime nach der Sprengung der Eischale deutlich an Größe zunehmen (PACLT, SEDLAG), wie wir es auch bei *Reighardia* in starkem Maße feststellen konnten (s. o.).

7. Die Anlage der Extremitäten

Die Extremitäten sind beim Pentastomidenkeim als hohle, latero-ventrale Ausstülpungen angelegt, auf dem uns vorliegenden Stadium deutlich in Coxopodit und Telopodit gegliedert und bei der fertig ausgebildeten Primärlarve mit je zwei Krallen versehen. Alle diese Eigenschaften und vor allem die Gliederung sprechen für die Arthropoden-zugehörigkeit der Pentastomiden und finden sich in dieser Form nicht bei Anneliden. Deren Parapodien werden im Gegensatz zu den Extremitäten der Arthropoden stets lateral angelegt, ein Unterschied, den vor allem SNODGRASS (1938 und 1958) besonders betont, sind in einen dorsalen und ventralen Abschnitt geteilt, jedoch nie gegliedert und tragen „versenkte Borsten“, jedoch nie typische Krallen. Bei der Anlage dieser Parapodien werden zuerst die Borsten ausgebildet, ehe der Lappen auswächst, während bei den Arthropoden — und auch den Pentastomiden die Krallen erst viel später angelegt werden (SNODGRASS 1938, MARCUS 1958).

Daß gerade Parasiten, wie die Pentastomiden, noch dazu kurzfristig während der Embryonalentwicklung eine Gliederung der Extremitätenanlagen als „Autapomorphie“ (spezielle Bildung) erworben haben sollten, ist denkbar unwahrscheinlich. Es darf daher hierin eine echte „Rekapitulation“ gesehen werden, um so mehr als gerade die Gliederung der Extremitätenanlagen in der Embryogenese der Arthropoden ent-

sprechende Stadien durchläuft, die SNODGRASS (1958, p. 44) für phylogenetische „Wiederholungen“ hält.

WEBER (1949) hat in der phylogenetischen Entwicklung des Arthropoden-Beines drei Stufen unterschieden, das „Lobopodium“ der lobopoden Anneliden als einfachen, lappenförmigen Anhang ohne Gliederung und Krallen, das „Oncopodium“, das bereits mit Krallen versehen ist, aber eine Gliederung vermissen läßt (bei Tardigraden und Onychophoren) und schließlich das „Arthropodium“ als gegliederte und mit Krallen versehene Extremität. WEBER selbst hat die Pentastomiden-Extremität als Oncopodium aufgefaßt und folglich die Zungenwürmer mit den Tardigraden und Onychophoren als „Oncopoda“ vereinigt. Der Nachweis einer deutlichen Gliederung der Extremitätenanlage der Pentastomiden zwingt uns jedoch diese Bildung als „Arthropodium“ zu werten.

8. Die Anlage des Nervensystems

Während an den postoralen Ganglienanlagen des untersuchten Pentastomiden-Keimes keine hier interessierenden Einzelheiten zu erkennen waren, entwickelt sich das Antennenganglion offensichtlich über ein Ventralorgan (s. o.).

Als erster beschrieb KENNEL (1886) bei *Peripatus* taschenförmige Einstülpungen des ventralen Ektoderms, aus denen sich später die Ganglien entwickeln, unter der Bezeichnung „Ventralorgan“, die, wenn gleich nicht zutreffend (es handelt sich ja noch nicht um Organe), beibehalten wurde. Auch anderen Onychophoren kommen entsprechende Bildungen zu, wie PFLUGFELDER (1948) nachweisen konnte. In dieser typischen Form treten sie bei keiner Arthropodengruppe auf, geben sich jedoch bei manchen noch durch schwache, grubenförmige Einsenkungen des Ektoderms oder Verlagerung der Kerne als „Einwanderungszonen“ der Ektodermzellen zu erkennen. Derartig gebaute Ventralorgane hat TIEGS für Pauropoden und Symphylen nachweisen können und SELFERT (1960) auch bei dem Diplopoden *Polyxenus* gefunden. Während TIEGS feststellt, daß Ventralorgane nur bei Onychophoren und Myriapoden vorkommen und daraus auf die nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen schließt, erwähnt BEKLEMISCHEW (1958) Ventralorgane auch für die Pantopoda und sieht in ihnen ein „Primitivmerkmal“. Darin folgt ihm SLEWING (1960), der diesen Bildungen demzufolge auch keine systematische Bedeutung zuerkennt.

Abschließend bleibt jedoch festzustellen, daß Ventralorgane wiederum nur bei Protarthropoden (Onychophoren) und Arthropoden vorkommen, den Anneliden dagegen offensichtlich fehlen.

Auffallend bei der Entwicklung des Nervensystems der Pentastomiden ist weiter, daß keine Anlage für ein Protocerebrum zur Ausbildung kommt, eine Tatsache, die uns später noch beschäftigen soll.

Daß das Prämandibularganglion postoral angelegt wird, entspricht durchaus den Verhältnissen bei allen übrigen Arthropoden. Seine Verlagerung in die präorale Region erfolgt erst später, wie es ebenfalls bei vielen Arthropoden beobachtet wurde (s. o., vgl. TIEGS 1947). BUTT (1960) ist sogar der allerdings umstrittenen Ansicht, daß das Prämandibularsegment bei manchen Arthropoden am Aufbau der Oberlippe (Labrum) beteiligt ist.

9. Die Anlage des Coeloms

Der untersuchte Pentastomiden-Keim zeigt in allen Segmenten (mit Ausnahme des letzten) ein wohlausgebildetes, in deutliche paarige Coelomsäckchen gegliedertes Mesoderm. Das Coelom ist dreiteilig, aus einem dorsolateralen, lateralen und ventralen Abschnitt zusammengesetzt. Die Coelomhöhlen sind vor allem im dorsolateralen Abschnitt gut entwickelt und beherbergen z. T. die Urgeschlechtszellen. Aus solchen paarigen Anlagen dürfte die beim adulten Tier meist unpaare, dorsal gelegene Gonade hervorgehen. Im Verlauf der Postembryonalentwicklung wird das Coelom aufgelöst, wodurch ein Mixocoel entsteht.

Ein ähnlich segmental angeordnetes Coelom findet sich als Anlage bei vielen Articulaten; bei den Anneliden bleibt es meist zeitlebens erhalten. Bei den Tardigraden werden fünf Coelomsackpaare angelegt, die jedoch bis auf das letzte (= Gonadenanlage) später aufgelöst werden. Unter den Arthropoden zerfällt bei den Embryonen der Crustaceen der Mesodermstreif meist frühzeitig, so daß weder eine deutliche Segmentierung desselben zu beobachten ist, noch Coelomhöhlen gebildet werden.

Bei einigen Krebsen jedoch, so bei *Cyclops*, *Lernaea*, *Artemia* u. a. entsteht noch ein richtiges metameres Coelom (vgl. BEKLEMISCHEW 1960). Bei den Acari (Milben) unterbleibt die Bildung von Coelomhöhlen in den Mesodermanlagen. Bei den Onychophoren, Symphylen (TIEGS 1941) und Chilopoden (HEYMONS 1901) wird ein wohlentwickeltes Coelom angelegt, das eine entsprechende Gliederung in dorsale, laterale und ventrale Abschnitte aufweist, wobei die dorsalen zur Gonadenhöhle werden. Die Coelomhöhlen sind bei den Onychophoren, Myriapoden (mit Ausnahme der Pauropoden, TIEGS) und Entognathen stets relativ groß (vgl. TIEGS 1947). Bei den genannten Gruppen kommt es meist auch in den Kopfsegmenten (und nur solche liegen beim Pentastomiden-Keim vor, s. o.) zur Entwicklung deutlicher Coelome. So gibt es ein gut ausgebildetes Prämandibularcoelom (im Segment der zweiten Antenne) bei den Symphylen und Pauropoden, wo es im Verlauf der weiteren Entwicklung zu einer Drüse wird (TIEGS 1941 und 1947), ferner bei Scolopendra (HEYMONS 1901) und den Collembolen (HOFFMANN 1911, TIEGS). Bei den höheren Insekten wird es stets aufgelöst.

Ein Mandibularcoelom ist bei allen Myriapoden nachgewiesen (TIEGS 1947), und auch ein Maxillarcoelom kommt allen Myriapoda und Entognatha zu.

Im Hinblick auf die Coelomanlagen lassen sich die Pentastomiden demnach mühelos den Arthropoden eingliedern, wobei eine Zugehörigkeit zu den Crustacea wegen der dort herrschenden, abweichenden Verhältnisse (s. o.) weitgehend ausscheidet.

10. Die Larvalsegmente

Bei den Articulaten lassen sich in der ontogenetischen Entwicklung larvale und postlarvale Segmente (IWANOFF) unterscheiden. Die Larvalsegmente oder Deutometameren (REMANE 1949) entstehen in beschränkter Zahl durch gleichzeitige Aufgliederung eines einheitlichen Mesodermstreifens. Ihnen werden im weiteren Verlauf der Ontogenie sog. Tritometameren (REMANE, = postlarvale Segmente) angefügt, die ihren Ursprung einer präanalen Sprossungszone verdanken. Die Anzahl der Deutometameren ist bei den einzelnen Arthropodengruppen z. T. verschieden und wurde vielfach für phylogenetische Erörterungen herangezogen, so vor allem von IWANOFF, dessen Arbeiten von BEKLEMISCHEW (1958, p. 203) ausführlich diskutiert werden. Beim Vergleich der von verschiedenen Autoren angegebenen Zahlenwerte ist unbedingt zu berücksichtigen, welche Teile des Larvenkörpers jeweils als echte Segmente anerkannt werden. So wertet BEKLEMISCHEW die erste Antenne nicht als Segment und zählt daher erst ab der zweiten Antenne, während WEBER (1952) das Antennensegment und sogar ein Präantennalsegment mitzählt und somit stets zwei Segmente mehr angibt als BEKLEMISCHEW. Bei der zur Zeit noch herrschenden Unsicherheit in der Deutung präoraler Segmente (s. o.) erscheint es mir am zweckmäßigsten bei der Zählung mit der 1. Antenne (inklusive) zu beginnen, die fraglichen präantennalen Segmente also nicht zu berücksichtigen, zumal sich so auch am leichtesten Vergleiche mit dem Pentastomiden-Keim anstellen lassen.

Da die frühe Embryonalentwicklung der Pentastomiden nicht bekannt ist, läßt sich die Entscheidung, inwieweit beim Keim Deutometameren vorliegen, nur indirekt treffen. Da es just nur Kopfsegmente sind, die bei den Arthropoden als Larvalsegmente angelegt werden, und auch bei den Antennata nach WEBER (1952) die Tritometameren mit dem ersten Rumpfsegment beginnen, ist es wahrscheinlich, daß alle oben für den *Reighardia*-Keim beschriebenen Segmente, die, wie wir sahen, in den Kopf einbezogen werden, larvale Segmente oder Deutometameren darstellen, die ersten Tritometameren demnach erst durch Sprossung im Verlauf der Postembryonalentwicklung entstehen. Wenn dem so ist, liegen bei den Pentastomiden fünf Larvalsegmente vor (Abb. 12a und 13),

eine Zahl, wie sie sowohl für Chelicerata als auch für Antennata angegeben wird und auch schon den Onychophoren und Tardigraden (letztere entwickeln auch postembryonal keine weiteren Segmente) zukommt (s. BEKLEMISCHEW 1958, dort stets vier Segmente, da Antenne nicht mitgezählt). Es besteht jedoch ein deutlicher Unterschied zu den Crustaceen, bei denen stets nur drei larvale Segmente (erste Antenne,

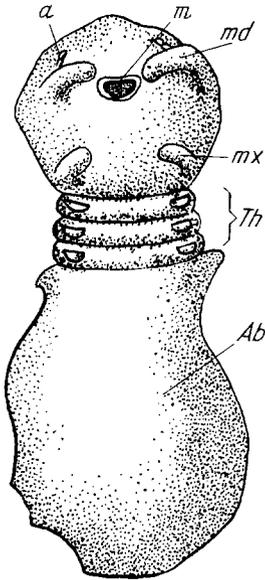


Abb. 48. *Platygaster herrickii* (Hymenoptera), Larve nach KULAGIN aus IMMS (1957). *a* Antenne, *Ab* Abdomen, *m* Mund, *md* Mandibel, *mx* Maxille, *Th* Thorax mit Beinanlagen

zweite Antenne und Mandibel des Nauplius) auftreten (BEKLEMISCHEW 1958). Auf diese Weise ließen sich die Crustaceen als „Ahnen“ der Pentastomiden ausschließen, wofür auch schon die Befunde an den Coelomanlagen sprachen (s. o.).

Während BEKLEMISCHEW die Anzahl der Deutometameren als wesentliches Merkmal anerkennt, melden andere Autoren gewisse Bedenken an. So rät VANDEL (1949) wegen der bestehenden Unsicherheiten ab, die Anzahl der Larvalsegmente für phylogenetische Überlegungen zu benutzen, worin sich ihm SIEWING (1960) anschließt. Letztgenannter Autor betont mit Recht, daß Diskrepanzen, die sich bei gewissen Arthropodengruppen ergeben (z. B. bei den Insekten, bei denen nach MANTON 1948 gar keine Larvalsegmente auftreten sollen, worin ihr BEKLEMISCHEW widerspricht), darin ihren Grund haben könnten, daß bei diesen keine wenigsegmentigen (oligmeren) Larven mehr auftreten, die dem Nauplius oder der Protaspis-Larve der Trilobiten vergleichbar wären.

„Die Zahl der aus dem Larvalmesoderm hervorgehenden Somite muß im Zusammenhang mit dem Bau der Larven und den veränderten Abläufen der Ontogenese gedeutet werden“ (SIEWING 1960). In diesem Sinne erscheinen unsere Befunde am Keim der Pentastomiden in einem günstigeren Licht, da deren Primärlarve in der Tat eine solche segmentarme Larvenform darstellt, dem Nauplius und der Protaspis in dieser Beziehung vergleichbar. Diese Segmentarmut könnte bei den Pentastomiden zwar ein „Primitivmerkmal“ sein, treten doch selbst noch bei ursprünglichen Insekten sog. „Kurzkeime“ auf, an denen der Hinterkörper nur wenig Anteil hat, steht jedoch wahrscheinlich in Beziehung zum Parasitismus und der dadurch bedingten Viviparie (s. o.). Es sei hier nur daran erinnert, daß auch bei manchen parasitischen Hymeno-

pteren (z.B. Platygasterinen, Proctotrupiden) die „protopode Phase“ der Embryonalentwicklung bis in die Postembryonalzeit erhalten bleibt. Solche „protopoden Larvenformen“, vielfach als „Cyclopidlarven“ bezeichnet, stellen quasi „Kopfkeime“ dar, bei denen nur Mundgliedmaßen und allenfalls rudimentäre Thorakalbeine ausgebildet sind, während das kurze Abdomen völlig ungegliedert bleibt (Abb. 48). Auch die Extremitäten des Kopfes sind weitgehend rudimentär, vielfach ist nur die Mandibel hakenförmig entwickelt (WEBER 1933). Bei diesen parasitischen Hymenopteren tritt demnach eine Larvenform auf, die eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit den Primärlarven der Pentastomiden aufweist, worin selbstverständlich höchstens eine Konvergenz infolge parasitischer Lebensweise zu sehen ist.

11. Die Viviparie

Die Pentastomiden sind vivipar, da die vom Weibchen abgesetzten „Eier“ schon eine fertig ausgebildete und schlüpfreife Primärlarve enthalten, die das Chorion bereits abgestreift hat (Abb. 4 und 10). Besondere Einrichtungen zur Ernährung des Keimes im Uterus fehlen jedoch. Erstaunlich ist, daß es zur Ausbildung eines chitinen Chorions kommt, das bereits intrauterin abgesprengt werden muß, was nur als Reminiszenz an ein früheres, ovipares Ahnenstadium zu verstehen ist.

Die Viviparie der Pentastomiden darf als Anpassung an den Parasitismus gedeutet werden. Auch bei anderen parasitischen Arthropoden kommt sie dem entsprechend vor, so z. B. bei den entoparasitischen Acari (vgl. HUGHES 1959).

12. Die Anamorphose

Die Postembryonalentwicklung der Pentastomiden ist nach unseren bisherigen Kenntnissen eine Anamorphose und führt durch „Sprossung“ über zahlreiche Häutungen zu einer größeren Anzahl von Tritometameren (s. o.), die den Rumpf aufbauen (Abb. 42). Entwicklung durch Anamorphose ist bei den Articulaten weit verbreitet und stellt bei den Arthropoden ein „Primitivmerkmal“ dar. Unter den Mandibulaten kommt eine solche Entwicklung bei den Crustaceen und den Myriapoden, mit Ausnahme eines Teiles der Chilopoda (den Epimorpha), vor und hat sich selbst innerhalb der Entognatha bei den Proturen noch erhalten.

Nach Besprechung der während der Entwicklung und am Keim der Pentastomiden auftretenden Charakteristika, wollen wir uns nun dem Bau der adulten Tiere zuwenden, um auch hier Vergleiche anzustellen.

II. Imaginalcharaktere

1. Tagmosis

Der Körper der Pentastomiden ist in zwei Tagmata geteilt, die als Kopf (Caput) und Rumpf (Abdomen) zu bezeichnen sind.

Da die Zahl der in den Kopf aufgenommenen Segmente der der Mandibulaten entspricht, kommen für einen diesbezüglichen Vergleich nur diese in Frage (s. u.). Innerhalb der Mandibulaten kommt eine entsprechende Tagmosis nur bei den „Myriapoden“ vor, deren Körper, wie der der Pentastomiden, in einen Kopf und einen an Segmenten relativ reichen Rumpf gegliedert ist.

2. Der Kopf

enthält bei den Pentastomiden nachweislich zwei Antennensegmente (mit reduzierten Sinnesorganen), denen sich ein Gnathocephalon anschließt. Dieses besteht aus drei bereits beim Embryo angelegten Gnathalsegmenten, die wir als Mandibel-, Maxillen- und Postmaxillarsegment zu bezeichnen haben. Insoweit herrscht Übereinstimmung mit den Mandibulaten. Das Postmaxillarsegment verdient insofern besondere Beachtung, als es sowohl beim Keim, als auch bei den adulten Pentastomiden keine Anhänge trägt und vielfach (immer) nicht, oder nur unvollkommen in den Kopf einbezogen wird. Meist stellt es bereits das 1. Rumpfsegment dar (s. o.). In dieser Beziehung ergibt sich somit eine auffallende Übereinstimmung mit den Diplopoda () und Pauropoda, denen nach TIEGS (1947) ebenfalls die zweite Maxille fehlt und die dieser Autor daher als „Dignatha“ den übrigen Myriapoden und den Insekten gegenüberstellt. Diesen kommt eine zweite Maxille zu und sie sind daher als „Trignatha“ zu bezeichnen (TIEGS 1947). Nach den Untersuchungen von TIEGS, vor allem an *Pauropus*, trägt demnach das Segment der zweiten Maxille bei den Dignathen keine Anhänge — auch embryonal werden sie nicht angelegt — und wird auch nicht in den Kopf einbezogen. Es stellt vielmehr als beinloses „Collum“ das erste Rumpfsegment der Dignathen dar. Hier muß jedoch betont werden, daß die Frage, ob das Gnathochilarium der Diplopoden nicht doch auch Elemente der zweiten Maxille enthält, wie PFLUGFELDER (1932) glaubt, noch nicht restlos entschieden ist (vgl. SIEWING 1960 und die ausführliche Diskussion dieser Frage bei SEIFERT 1960). Wie dem auch sei, die „Labilität“ des zweiten Maxillensegments im Hinblick auf den Einbau in die Kopfregion und die Reduktion seiner Anhänge bleibt eine bemerkenswerte Übereinstimmung der Pentastomiden mit den Pauropoden und Diplopoden ().

Die Umwandlung der Mandibeln und ersten Maxillen in Klammerhaken und deren wechselnde Stellung am Kopf stellen Anpassungen der Pentastomiden an den Parasitismus dar. Als solche überraschen sie nicht weiter, sind doch auch bei den schon erwähnten Cyclopoïdarven parasitischer Hymenopteren z. B. die Mandibeln hakenartig entwickelt.

Ob das chitinöse „Buccalgerüst“, das den Mund der Pentastomiden umgibt und sich ein Stück in den muskulösen Pharynx erstreckt (Abb. 34), eventuell als Hypopharynx aufzufassen ist oder eine Bildung *sui generis* darstellt, soll hier nicht entschieden werden.

Die bei den Pentastomiden auftretenden Frontal- und Haken-drüsen, die an den „Frontalpapillen“ (= Antennen) und den beiden Hakenpaaren (= Mandibeln und erste Maxillen) münden und vor allem bei den hochevolvierten Porocephalida teilweise extrem entwickelt sind und weit in den Rumpf reichen, sind noch zu wenig untersucht (Genese und Funktion weitgehend unbekannt), um einen detaillierten Vergleich möglich zu machen. Es erscheint mir jedoch wahrscheinlich, daß sie den Kopfdrüsen anderer Arthropoden und Protarthropoden entsprechen. Als solche kennen wir bei den Onychophoren die ebenfalls mächtigen „Schleimdrüsen“ der Oralpapillen, welche letztere in der Deutung BUTTS (1959, 1960, im Anschluß an PLATE 1922) den Mandibeln, nach PFLUGFELDER (1948) den Maxillen der Arthropoden entsprechen. Schon HEYMONS (1935) hielt Beziehungen zwischen diesen Drüsen der Oralpapillen und denen der Pentastomiden für möglich. Da wir die Frontalpapillen und Hakenpaare der Pentastomiden mit den Antennen und Gnathalanhängen der Mandibulaten homologisieren können, interessiert, inwieweit diesen Kopfdrüsen in entsprechender Lagebeziehung zukommen. An den ersten Antennen kennt man Drüsen bei einigen Insekten, so bei *Myrmica* und *Periplaneta*; nach SNODGRASS (1935) sind solche vielleicht bei Insekten auch noch weiter verbreitet. Der zweiten Antenne zuzurechnen sind die aus dem Prämandibularsomit sich entwickelnden, persistierenden Drüsen der Pauropoden und entsprechende Bildungen des Symphylen-Keimes, die nach dem Schlüpfen der Tiere degenerieren (TIEGS). Mandibulardrüsen kennt man bei vielen Insekten (Hymenopteren, Neuropteren und auch Collembolen). Dem Segment der ersten Maxille zuzuordnen sind Drüsen, die bei Diplopoden und Pauropoden (bei letzteren reichen sie nach TIEGS 1947 bis ins Abdomen!), bei Symphylen, Collembolen und Proturen auftreten und selbst manchen Pterygoten (z. B. Neuropteren-Larven) zukommen. An der zweiten Maxille, die den Pentastomiden fehlt, schließlich treten bei den Mandibulaten verbreitet Drüsen (Labialdrüsen) auf.

Diese Zusammenstellung zeigt, daß die Potenz Drüsen in den Anhängen tragenden Segmenten des Kopfes auszubilden bei vielen Arthropoden (vor allem Mandibulaten) weit verbreitet ist und somit auch bei den Pentastomiden nicht zu überraschen braucht.

3. Der Rumpf

Die entscheidende Frage, die manche Autoren bis heute für noch nicht völlig geklärt halten (KAESTNER 1954), ist, ob die sehr zahlreichen

Glieder des Abdomens der Zungenwürmer wahre Segmente darstellen, bei den Pentastomiden also eine echte Metamerie vorliegt. Meiner Meinung nach kann dies jetzt unbedingt bejaht werden, nachdem für die Kopfgregion auf Grund der vorgelegten embryologischen Befunde (s. o.) ein Aufbau aus echten Segmenten (mit Coelom, Ganglien und Extremitäten) erwiesen ist. HEYMONS und v. HAFFNER (1926) haben sich stets für die Segmentnatur der abdominalen Glieder ausgesprochen und als Beweis dafür vor allem die Zerteilung der Längsmuskulatur in Einzelabschnitte (s. u.) und die Anordnung der Transversalmuskulatur (Dorsoventralmuskulatur) in je zwei Paaren pro Abschnitt des Abdomens angeführt. Darüber hinaus konnte v. HAFFNER (1926) noch segmental angeordnete Nerven und Hautsinnesorgane (= laterale Sinnespapillen) nachweisen (vgl. oben) und somit zusammenfassend feststellen: „Der äußeren Gliederung der Linguatuliden entspricht also eine Metamerie der Muskulatur, des Nervensystems und der Sinnesorgane.“

Ob Anlagen von Extremitäten oder deren Rudimente an den Abdominalsegmenten vorkommen, ist noch nicht sicher. Bei den meisten Pentastomiden lassen sich entsprechende Bildungen nicht nachweisen. Bei der primitiven *Raillietiella geckonis* konnte HEYMONS (1939) jedoch an den Rumpfsegmenten rechts und links „Kriechhöcker“ feststellen, die, vor allem im vorderen Rumpfabschnitt gut entwickelt, dieselbe Stellung einnehmen, „. . . wie die als Extremitätenrudimente zu deutenden Hakenpaare am Kopf.“ „Ob diese Kriechhöcker lediglich durch Muskelkontraktion verursacht werden oder letzte Andeutungen einer ehemaligen Polypodie sind, läßt sich vorläufig nicht entscheiden“ (HEYMONS 1939).

Die Anzahl der Rumpfsegmente schwankt bei den Pentastomiden zwischen 16 und über 100. Eine sehr hohe Anzahl (z. B. über 30) stellt sicher auch innerhalb der Zungenwürmer einen abgeleiteten Zustand dar, der mit der parasitischen Lebensweise insofern in Beziehung stehen dürfte, als für die mächtig anwachsenden Geschlechtsorgane Platz geschaffen werden mußte. Innerhalb einer Art ist die Anzahl der Segmente relativ konstant. Die stets kleineren Männchen haben oft weniger Abdominalsegmente als die Weibchen derselben Art.

v. HAFFNER hat schon 1926 betont, daß auf Grund der hohen Segmentzahl als Ahnen der Linguatuliden nur Anneliden, Onychophoren oder Myriapoden in Frage kämen. Da unseren Ergebnissen entsprechend die Anneliden und Onychophoren als Vorfahren ausscheiden (s. u.), die Pentastomiden vielmehr ohne jeden Zweifel Euarthropoden darstellen, verbleiben für einen Vergleich nur die Myriapoden, die auch eine entsprechende Tagmosis aufweisen (s. o.). Die Segmentierung des Pentastomiden-Rumpfes ist weitgehend homonom, was innerhalb der Arthropoden als Primitivmerkmal gewertet werden muß, wie es bei den

basalen Gruppen der großen Stämme, den Trilobiten, Phyllopoden und entsprechend auch bei den „Myriapoden“ auftritt (vgl. BEKLEMISCHEW 1958). Die Anzahl der Abdominalsegmente ist bei den Arthropoden in der Regel für die Art konstant, doch kommen individuelle Schwankungen außer bei Trilobiten und einigen Phyllopoden gerade bei den Diplopoden und einigen Geophilomorphen (Chilopoda) vor, also wieder bei Primitivgruppen (s. o.). Unterschiede in der Segmentzahl zwischen den Geschlechtern sind von Polydesmiden (Diplopoda) bekannt, bei denen die Männchen die Entwicklung früher als die Weibchen beenden und daher ein Rumpfsegment weniger als diese besitzen. Das Fehlen von Extremitäten an den Rumpfsegmenten der Pentastomiden kann als Anpassung an den Parasitismus und die damit verbundene Einschränkung der Agilität gewertet werden. Es wird um so leichter verständlich, als es auch bei vielen Mandibulaten (so vor allem bei den Insekten) zu einem weitgehenden Verlust abdominaler Extremitäten kam. Von den wenigen (oft sieben) Rumpfsegmenten der frisch geschlüpften Diplopoden tragen zunächst auch nur die ersten drei Extremitäten, während die der restlichen Segmente erst nach weiteren Häutungen erscheinen (ähnlich bei den Pauropoden). Durch eine Art „Fötalisationsprozeß“ könnte so die Ausbildung von Rumpfe Extremitäten bei den Pentastomiden unterdrückt worden sein.

4. Die Haut

der adulten Pentastomiden besteht aus einer einschichtigen Hypodermis und einer farblosen Cuticula, deren Aufbau aus Chitin (widersteht Kalilauge) schon LEUCKART erkannte und später mit exakteren Methoden auch von SCHULZE festgestellt wurde (vgl. HEYMONS 1935).

V. HAFFNER hat bei *Armillifer armillatus* eine Epi-, Exo- und Endocuticula unterscheiden können, während ich bei *Reighardia sternae* wohl ebenfalls eine deutlich abgesetzte und sich auch anders anfärbende Epi-cuticula beobachten, in der darunterliegenden Cuticula jedoch keine weitere Unterteilung (in Exo- und Endocuticula) mehr feststellen konnte (Abb. 52). Auf den mir vorliegenden Flächenschnitten zeigt sich, daß die Cuticula aus bienenwabenartig aneinanderstoßenden Sechsecken aufgebaut ist, deren jedes einzelne offensichtlich als „Abdruck“ der Bildungszelle aufzufassen ist; entsprechende Beobachtungen liegen auch für die Cuticula der Insekten vor.

Die Cuticula der Wanderlaven trägt bei den Pentastomiden in Ringen angeordnete Stacheln, die offensichtlich bei der Fortbewegung behilflich sind (Abb. 53). Während der Larvalentwicklung machen die Pentastomiden zahlreiche Häutungen (etwa 10 ?) durch; ob sich auch die adulten Tiere noch häuten ist ungewiß, jedoch wenig wahrscheinlich.

Sowohl in der chemischen Zusammensetzung als auch dem Feinbau nach entspricht die Cuticula der Pentastomiden demnach so vollkommen

der der Arthropoden, daß sie einen wichtigen Hinweis für die Zugehörigkeit der Zungenwürmer zu diesem Subphylum darstellt. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß gelegentlich in den Borsten von Polychaeten Chitin nachgewiesen wurde. Auch bei den Arthropoden unterscheidet sich die Epicuticula chemisch und daher auch in ihrem färbischen Verhalten von den darunterliegenden Schichten, auch bei ihnen ist Exo- und Endocuticula vielfach nicht zu trennen (WEBER 1952). Weiterhin stellen die regelmäßigen Häutungen der Pentastomiden ein Arthropodenmerkmal dar. Daß die Zungenwürmer keine Sklerite ausgebildet haben, steht sicherlich mit der parasitischen Lebensweise und den damit verbundenen Reduktionsvorgängen im Zusammenhang, treten Sklerite doch selbst bei Insekten zugunsten der membranösen Bezirke zurück, wenn Flügel oder Beine fehlen, wie z. B. bei den apoden Maden vieler Holometabolen.

5. Die Muskulatur

der Pentastomiden ist in ihrer Gesamtheit quergestreift, auch die der inneren Organe (z. B. Darm), was bereits DUJARDIN feststellte und alle späteren Untersucher (vor allem v. HAFNER 1924), auch ich, bestätigen konnten. Nach KULAGIN und v. HAFNER setzen sich die einzelnen Bündel der somatischen Muskulatur bis in die Hypodermis fort und inserieren mittels epithelialer Fibrillen (Tonofibrillen) direkt an der Cuticula. Es läßt sich eine unmittelbar unter der Haut verlaufende dünne (!) Ringmuskelschicht von einer segmental gegliederten, in je zwei Bändern dorsal und ventral verlaufenden Längsmuskelschicht unterscheiden. In jedem Rumpsegment treten zwei Paar Dorsoventralmuskeln auf. Sowohl die charakteristische Querstreifung als auch die segmentale Gliederung der Längsmuskulatur und die Insertion der somatischen Muskeln vermittelt Tonofibrillen an der Cuticula stellen typische Arthropodencharaktere dar. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß bei einigen Anneliden bestimmte Muskelzüge ebenfalls eine Querstreifung aufweisen können, ja daß in seltenen Fällen, so bei *Magelona*, sogar alle Muskeln quergestreift sein können (vgl. MARCUS 1958). Gerade von einem lokomotorisch so wenig beanspruchten Organismus, wie dem eines Parasiten, wäre der unabhängige Erwerb einer quergestreiften und gegliederten Muskulatur schwer zu verstehen, um so mehr, als selbst die mit ihren Extremitäten „laufenden“ Onychophoren als „Protarthropoden“ eine glatte und ungliederte Muskulatur beibehalten haben; auch die der Tardigraden besteht aus glatten Muskelfasern, die jedoch eine metamere Anordnung erkennen lassen.

Daß eine, wenn auch schwach entwickelte Ringmuskelschicht bei den Pentastomiden ausgebildet ist, könnte im Zusammenhang mit der Weichheit der Haut und dem Fehlen eines Herzens stehen, da dadurch

der gesamte Körper peristaltische Bewegungen zur Förderung der Zirkulation der Körperflüssigkeit durchführen kann. Im übrigen hat sich als „Primitivmerkmal“ selbst bei den epimorphen Chilopoden in der Pleuralgegend eine fast vollständige Ringmuskelschicht erhalten und ist nur unter den Tergiten und Sterniten (die den Pentastomiden ja fehlen!) reduziert (vgl. BEKLEMISCHEW 1960).

6. Das Nervensystem

der Pentastomiden haben wir im Zusammenhang mit der Embryonalentwicklung (S. 529) bereits dargestellt, so daß wir uns hier kurz fassen können.



Abb. 49. *Paraperipatoides novaezelandiae* (Onychophora), Querschnitt durch die Mundregion. Ventrale Mundöffnung mit „feeding claws“, dorsal das mächtig entwickelte Deutocerebrum

Das Gehirn ist ein „sekundäres Syncerebrum“ (WEBER 1952), da dem Deutocerebrum bereits ein Tritocerebrum angefügt ist. Der Aufbau eines „Komplexgehirnes“ ist ein Merkmal das bereits an der Basis des Arthropodenstammes auftritt und daher schon den Protarthropoden zukommt (REMANE). Ein Protocerebrum fehlt den Pentastomiden, was wohl mit dem Fehlen der Augen im Zusammenhang stehen dürfte. Der Abbau entsprechender Gehirnteile nach dem Verlust der von diesen innervierten Sinnesorgane kommt bei Arthropoden häufig vor. So fehlt den Cheliceraten nicht nur die erste Antenne, sondern auch das diese innervierende Deutocerebrum. Die Ausbildung eines Deutocerebrums bei den Pentastomiden spricht daher entschieden gegen ihre vielfach angenommene Zugehörigkeit zu den Chelicerata (vor allem Acari).

Wenngleich vorhanden, ist das Deutocerebrum der Pentastomida verglichen mit dem anderer Arthropoden, doch äußerst schwach entwickelt, was wohl mit der weitgehenden Reduktion der ersten Antenne

zusammenhängt. Die Ausbildung des Deutocerebrums von *Paraperipatoides novaezealandiae* (Onychophora), die ich vergleichsweise untersuchte, mag zeigen, wie mächtig entfaltet es selbst bei einem Protarthropoden sein kann (Abb. 49 im Vergleich zu Abb. 37), wenn die Antennen das dominierende Sinnesorgan darstellen (vgl. BUTT 1960).

Bei Verlust der Augen kann es bei Arthropoden zu einer starken Reduktion des Protocerebrums kommen, wie sie bei den Scolopendromorpha und Geophilomorpha unter den Chilopoden gut zu verfolgen ist. Bei *Scolioptanes hirtipes* (Chilopoda) fehlt schließlich das Protocerebrum völlig, wodurch ein nur aus Deuto- und Tritocerebrum bestehendes Gehirn entstanden ist, das dem der Pentastomiden sehr ähnelt (vgl. bezüglich des Chilopoden Abb. 50 C in BEKLEMISCHEW 1960).

Das Unterschlundganglion, bei den Mandibulaten meist aus drei Ganglienpaaren bestehend, wird bei den Cephalobaenida, also den „primitiven“ Pentastomiden, nur vom Mandibularganglion repräsentiert, welches das vordere Hakenpaar innerviert. Das Ganglion der ersten Maxille (= hinteres Hakenpaar) imponiert bereits als erstes freies Ganglion des „Bauchmerks“, liegt jedoch im Kopf (Abb. 34). Für diese (als Primitivmerkmal zu wertende?) Abweichung findet sich eine gewisse Parallele bei den anamorphen Chilopoden, wo z. B. bei den *Scutigermorpha* die Ganglien der zweiten (!) Maxille frei und nicht in das Unterschlundganglion einbezogen sind.

Bei den höher evoluierten Pentastomiden (Porocephalida) verschmelzen bekanntlich sämtliche Ganglien zu einer einheitlichen subösophagealen „Gehirnmasse“ (s. o.), ein Bauchmark mit freien Ganglien gibt es bei ihnen nicht mehr.

Da die Konnektive zwischen Tritocerebrum und Mandibularganglion bei den Pentastomiden allgemein stark verkürzt sind, entsteht eine geschlossene, nur vom Ösophagus durchbohrte „Nervenmasse“, wie sie z. B. bei Insekten (Hymenopteren, Hemipteren u. a.) als „Schlundring“ bekannt ist.

7. Die Leibeshöhle

weist bei den Pentastomiden keine eigenen Wände und folglich auch keine Dissepimente auf. Da beim Embryo ein gegliedertes Coelom wenigstens angelegt (im Kopfbereich, denn allein dieser entsteht aus den Larvalsegmenten), später aber aufgelöst wird, ist dergleichen zumindest ursprünglich auch für den Rumpf zu vermuten. Demnach dürfte die Leibeshöhle ein Mixocoel darstellen, wie es für alle Arthropoden, von den Protarthropoden an, charakteristisch ist. Hier sei noch angefügt, daß den Pentastomiden jegliche Bewimperung fehlt; auch im Genitaltrakt ist keine vorhanden, was wiederum ein typisches Arthropodenmerkmal darstellt.

8. Die Gonaden

Die Pentastomiden sind ausnahmslos getrenntgeschlechtlich. Ihre Gonaden sind dorsal gelegene, meist unpaare Bildungen und nehmen als lange, ungegliederte Schläuche große Teile des Rumpfes ein. Hinsichtlich der Lage der Geschlechtsöffnung bestehen interessante Unterschiede. Bei den Vertretern der primitiven Ordnung Cephalobaenida liegt diese bei Männchen und Weibchen übereinstimmend unmittelbar hinter dem Kopf, im zweiten bis dritten Rumpfsegment (v. HAFFNER 1924, HEYMONS 1935, vgl. Abb. 41 und 50). Diese Lage behält sie auch bei den Männchen sämtlicher Pentastomida (beider Ordnungen) bei. Bei den Weibchen der Porocephalida dagegen kommt es zu einer Verlagerung der Geschlechtsöffnung an das Hinterende. Man kennt aus dieser Ordnung „opisthogyne“ Formen, mit terminal bzw. knapp vor dem After gelegener Geschlechtsöffnung und „heterogyne“, wie die Samboninae, deren Geschlechtsöffnung stets mehrere Segmente (5—18) vor dem After liegt, ja sogar während der Entwicklung eine Verlagerung erfährt. Auf frühen Larvenstadien (Wanderlarve) scheint die Geschlechtsöffnung generell vorne am Rumpf angelegt zu werden (HEYMONS 1935).

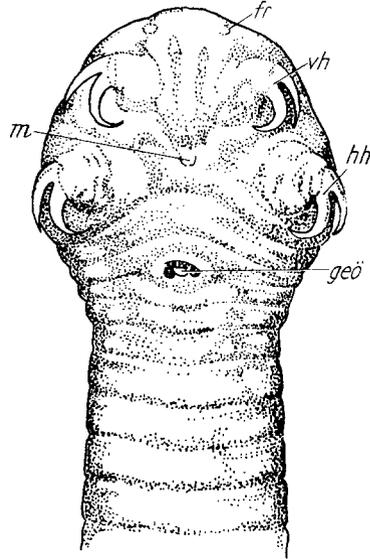


Abb. 50. *Leiperia gracilis* (Pentastomida), Vorderende nach HEYMONS (1935). *fr* Frontalpapillen, *geö* Geschlechtsöffnung, *m* Mund, *vh* vordere, *hh* hintere Haken

Die stets unpaaren Ovarien haben ein langgestrecktes, wandständiges, bei jungen Weibchen dorsal gelegenes Germarium. Die produzierten Eier stülpen die Ovarwand sackartig vor, wodurch „äußere Eifollikel“ entstehen (Abb. 1 und 51). Die Oviducte sind meist noch paarig, bei *Raillietiella* jedoch unpaar. Ein langer „Uterusblindsack“ ist wohl im Zusammenhang mit dem Eireichtum und der Viviparie entwickelt.

Die Hoden sind bei manchen Formen noch paarig (so bei *Linguatula*), bei anderen unpaar, jedoch sind stets zwei „Penes“ vorhanden. Die Spermien werden in frei im Hodeninnern liegenden „Spermiocysten“ entwickelt (v. HAFFNER).

Die Ausbildung der Gonaden läßt vermuten, daß sie wohl ursprünglich paarig waren (wie heute noch die Hoden mancher Arten) und in

beiden Geschlechtern (wie heute noch bei den Cephalobaenida) am Vorderende des Rumpfes mündeten. Die oben geschilderte Embryonalentwicklung zeigt, daß die Urgeschlechtszellen beim Keim stets dorso-lateral zu beiden Seiten des Darmes liegen (Abb. 19, 20, 21 und 25a) und in die dorsalen Abschnitte des Coeloms eingeschlossen sind. Die Gonaden dürften demnach peristierende Teile des Coeloms darstellen. Bemerkenswert ist, daß diese Lagebeziehung bereits beim Embryo hergestellt wird, dessen Segmente ja ausschließlich den Kopf aufbauen (s. o.), während beim adulten Tier die Gonaden auf den Rumpf beschränkt bleiben. Die Besamung der Eier erfolgt in den weiblichen Gonaden, wobei mehrere Spermien in ein Ei eindringen (Polyspermie, HAFNER).

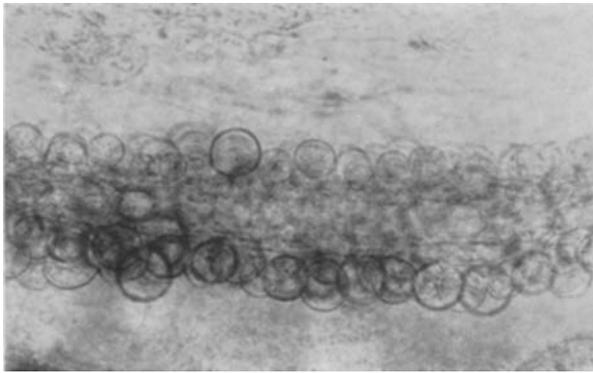


Abb. 51. *Reighardia sternae*, Ovar mit äußeren Eifollikeln

All diese Eigenschaften gestatten einen Vergleich mit den Arthropoden. Allein schon durch die Ausbildung langgestreckter, typischer Gonaden unterscheiden sich die Pentastomiden von den Anneliden, bei denen sie nie in dieser Form entwickelt sind, was z. B. VANDEL (1949) direkt als trennendes Merkmal herausstellt. Auch die generelle Getrenntgeschlechtlichkeit der Pentastomiden spricht mehr für Arthropoden als für Anneliden, zumal Hermaphroditismus für einen Parasiten vorteilhaft wäre. Persistierende Coelomabschnitte finden sich als Genitalhöhlen u. a. bei den Onychophoren, Tardigraden und Myriapoden.

Die Lage der Geschlechtsöffnung ursprünglich im zweiten oder dritten Rumpfsegment (der Unterschied ergibt sich daraus, daß das Postmaxillarsegment in seiner Lage an der Kopf-Rumpfgrenze schwanken kann, s. o.) bei den Pentastomiden (Abb. 50) hat schon v. HAFNER (1924) mit der der „progoneaten Myriapoden“ verglichen. In der Tat münden die Gonaden bei den Pauropoden und Diplopoden sogar im selben Segment (wobei zu bedenken ist, daß auch hier das Postmaxillar-

segment als erstes Rumpfmeter oder „Collum“ auftritt), bei den Symphylen allerdings im vierten. Die verschiedene Lage der Geschlechtsöffnung bei Myriapoda (progoneat) und Insecta (opisthogoneat) hat bei der immer wieder versuchten Ableitung der Insekten von den Myriapoden, vor allem Symphylen, vielfach Kopfzerbrechen bereitet, stellt nach neueren Erkenntnissen (TIEGS 1941) jedoch keinen unüberwindlichen Gegensatz mehr dar (VANDEL 1949, EVANS 1959). TILLYARD (1935) hat versucht diesen „Lagewechsel“ aus bestimmten Gesetzmäßigkeiten bei der Anamorphose abzuleiten. Die Tatsache, daß bei den Pentastomiden progoneate (alle Cephalobaenida) und opisthogoneate (die Weibchen der Porocephalida) Formen nebeneinander vorkommen steht in auffallender Parallele zu den „Myriapoda“, bei denen es ebenfalls progoneate und opisthogoneate (Chilopoda) Gruppen gibt, jedoch stellen die Pentastomida einen weit geschlosseneren Verwandtschaftskreis dar. Daß bei den Porocephalida dieser Lageunterschied gar als Sexualdimorphismus auftritt und bei manchen Formen die Verlagerung während der Larvalentwicklung verfolgbar ist, zeigt die in dieser Beziehung herrschende Labilität. Da die Pentastomiden unserer Auffassung nach den „Myriapoda“ nahestehen (s. u.), erleichtern die bei ihnen herrschenden Verhältnisse auch das Verständnis der unterschiedlichen Lage der Geschlechtsöffnung bei den progoneaten Myriapoden und opisthogoneaten Chilopoden und Insekten. Die dorsal gelegenen Gonaden der Onychophoren münden zwischen dem letzten oder vorletzten Beinpaar aus (also „opisthogoneat“).

Eine Verschmelzung ursprünglich paarig angelegter Gonaden findet sich außer bei Pentastomiden auch bei den Tardigraden und einer Reihe von Arthropoden, so bei den Acari und Opilioniden, bei vielen Copepoden und vor allem wieder bei den Myriapoden, nämlich bei den meisten Diplopoden, den Chilopoden und den Weibchen (!) der Pauropoden. Paarige Penes bzw. Geschlechtsöffnungen besitzen die meisten Crustaceen, unter den Insekten kommen solche bei den Ephemeren und andeutungsweise bei den Lepismatiden vor. Unter den Myriapoden weisen die Diplopoda paarige Geschlechtsöffnungen auf.

Ein parietales (laterales) Germarium besitzt das Ovar bei vielen Myriapoden (Pauropoden, Symphylen) und bei den Collembolen, während die Proturen, Thysanuren und Pterygoten eine apicale Lage des Germariums aufweisen. Äußere Eifollikel finden sich bei den Chelicerata (was vielfach als Stütze für die lange vermutete Zugehörigkeit der Pentastomida zu den Arachnida angeführt wurde, vgl. HEYMONS 1935), aber auch bei den Onychophoren und Myriapoden. Die Bildung der Spermien in Spermocysten und Polyspermie kommt bei zahlreichen Arthropoden vor (vgl. HEYMONS 1935).

9. Der Darmtrakt

der Pentastomiden stellt ein geradegestrecktes Rohr dar und ist in einen ektodermalen, muskulösen Pharynx, in Ösophagus, Mitteldarm und ektodermalen Enddarm gegliedert. Der Ösophagus ragt mit seinem Hinterende trichterartig in das Lumen des Mitteldarmes vor, so eine Art Valvula cardiaca bildend. Der Mitteldarm besitzt keinerlei Aussackungen oder Anhangsdrüsen und wird nur von einer Sorte von Zellen aufgebaut, an deren Basis Regenerationszellen eingeschaltet sein können. All diese von HEYMONS (1935) angegebenen Eigenschaften konnte ich auch bei *Reighardia* feststellen.

Das völlige Fehlen von Mitteldarmdrüsen haben die Pentastomiden mit den Antennaten gemeinsam, während den Cheliceraten und Crustaceen meist umfangreiche Mitteldarmdrüsen zukommen, was wiederum gegen eine Verwandtschaft der Zungenwürmer mit den Arachniden spricht, worauf schon KAESTNER (1954) hinweist. Die Ausbildung einer Valvula cardiaca stellt ebenfalls ein typisches Antennatenmerkmal dar (REMANE 1957), doch ragt auch bei einigen Krebsen (Phyllopoden, Branchiuren) der Ösophagus trichterartig in den Mitteldarm vor. Der einfache, gerade Darmtrakt entspricht der simplen Ausbildung bei den Myriapoden und Collembolen. Letztere besitzen ebenfalls ein Mitteldarmepithel, das nur aus einer Art von sezernierenden Zellen aufgebaut ist (BOELITZ 1933).

10. Rudimentäre Organe

Abschließend seien nun noch einige Organe besprochen, die bei den Pentastomiden stark reduziert sind oder gar völlig fehlen.

Sinnesorgane. Abgesehen von zahlreichen Hautsinnespapillen (vgl. v. HÄFFNER 1926 und oben) sind bei den Pentastomiden, wie für Entoparasiten nicht anders zu erwarten, die Sinnesorgane sehr reduziert. *Augen* fehlen völlig; die beim Embryo deutlich angelegten *Antennen* imponieren bestfalls noch als kleine Zapfen (s. o.), sind bei den höher evolierten Formen jedoch oft nur noch als winzige Papillen nachweisbar. Es liegt nahe diesen Abbau der Sinnesorgane mit der entoparasitischen Lebensweise in Verbindung zu bringen, jedoch ist es meiner Meinung nach nicht ausgeschlossen, daß ein Teil dieser, auch noch für andere Organe zu schildernden Reduktionserscheinungen (s. u.) schon den freilebenden Vorfahren der Pentastomiden zukamen. Als solche vermute ich relativ kleine, photophobe und hygrophile „Urmyriapoden“, die terrestrisch lebten (s. u.). Gerade bei ähnlich lebenden Formen ist z. B. eine totale Reduktion der Augen nicht selten, fehlen solche doch den Symphylen und Pauropoden ebenso wie vielen Collembolen, Dipluren und Proturen, letztere besitzen auch keine Antennen.

Das Fehlen eines Blutgefäßsystems bei den Pentastomiden überrascht, könnte jedoch mit der parasitischen Lebensweise in Zusammenhang stehen. Eine totale Reduktion des Herzens kennt man bei Arthropoden ansonsten nur bei sehr kleinen Formen, so bei den Copepoden, Ostracoden, Acari und Palpigradi, unter den Myriapoda nur bei den Pauropoden. Da die Pentastomiden wahrscheinlich von kleinwüchsigen Formen abstammen (s. u.), könnte auch die Reduktion des Herzens schon bei ihren freilebenden Ahnen erfolgt sein.

Auch Tracheen oder andere spezielle Atmungsorgane fehlen den Pentastomiden völlig, was wiederum auf die parasitische Lebensweise zurückzuführen sein könnte, wenngleich wenigstens die adulten Zungenwürmer, die stets in den Atmungsorganen (und deren Anhängen) ihrer Wirte leben, durchaus mit atmosphärischen Sauerstoff in Berührung kommen. Ansonsten kennt man einen häufig totalen Abbau des Tracheensystems vor allem wieder bei Kleinformen, so bei den Pauropoden, Proturen und Collembolen (nur *Actaletes* und die Symphypleona besitzen noch ein Tracheenpaar). Vielleicht haben jedoch die Vorfahren der Pentastomiden auch noch keine Tracheen besessen (s. u. bei „Proto-myrapoda“).

11. Die Exkretion

Eigene Exkretionsorgane sind für die Pentastomiden nie mit Sicherheit nachgewiesen worden, weder Nephridien noch Malpighische Gefäße, so daß die Frage, auf welche Weise sie anfallende Exkrete beseitigen, bis heute ungeklärt ist. v. HAFFNER (1924) hat die Vermutung geäußert, daß die sog. „Stigmendrüsen“ der Haut (Abb. 2, *st*) als Exkretionsorgane fungieren könnten. Er fand nämlich in den Lückenräumen des angrenzenden Bindegewebes eine Substanz, die sich ebenso anfärbt, wie die in den Stigmendrüsen sich ansammelnde. Meine Schnitte durch das alte *Reighardia*-Weibchen ermöglichten mir auch einige Beobachtungen, die für eine Exkretion durch die Haut sprechen. Ich stieß nämlich bei dieser Art zwischen Epicuticula und Cuticula auf eigenartig geformte, wie Fremdkörper wirkende, „stempelförmige Gebilde“ (23 μ hoch und 18 μ breit), die sich mit Eisenhämatoxylin schwarzblau angefärbt hatten (Abb. 2, 20 und 52a). Sie entstehen offensichtlich sukzessive, da sie vielfach erst als kleine, linsenförmige Gebilde unter der Epicuticula erscheinen und anscheinend langsam zu den typischen „Stempeln“ heranwachsen. Hin und wieder sind zwei bis drei dieser Gebilde zu einem irregulär gebauten Zapfen verschmolzen (Abb. 52b). Auch ich fand, ebenso wie v. HAFFNER (s. o.), in einem unmittelbar unter der wohlentwickelten Hypodermis gelegenen „Bindegewebe“ netzartig angeordneter Zellen rußig trübe Einschlüsse (nach Färbung mit Eisenhämatoxylin), die vor allem den linsenförmigen „Vorläufern“ der genannten „Stempel“ glichen (Abb. 52b). Es ist daher zu vermuten, daß

die im subhypodermalen Bindegewebe gesammelten Exkrete durch die, feine Kanäle aufweisende, Cuticula unter die Epicuticula geschafft und dort als stempelförmige Konkreme abgelagert werden. Diese dürften identisch sein mit den von HEYMONS u. VITZTHUM (1936) für die Haut von *Reighardia* beschriebenen „ . . . sehr kleinen, dornartigen kutikularen Erhebungen“ und werden für dieselbe Art in ihrer charakteristischen

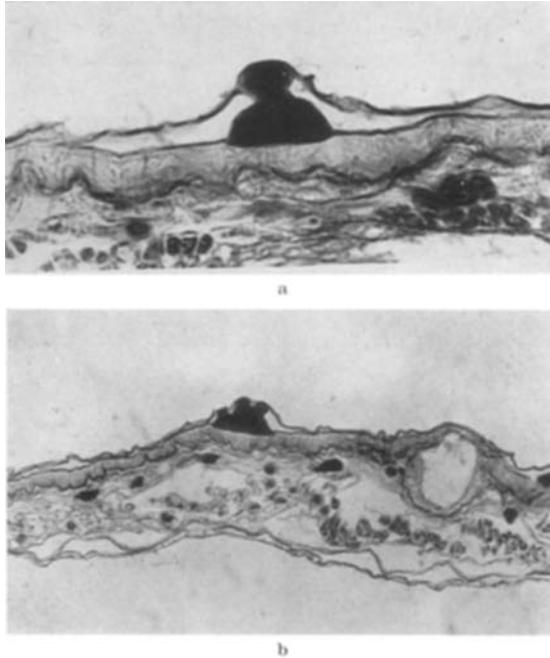


Abb. 52 a u. b. *Reighardia sternae*, altes Weibchen, Schnitt durch die Haut. a Exkretkonkrement in Stempelform mit abgehobener Epicuticula, darunter geschichtete Cuticula. b Exkretkonkremente zu einem irregulären Gebilde verschmolzen, dunkle Exkrettropfen im Bindegewebe unter der Haut. b 100fach vergrößert

Form auch von DUBININA u. SMOGORZHEVSKAYA (1956) abgebildet (Zeichnung der intakten Haut).

In meiner Vermutung, daß es sich hier um Exkretkonkremente handelt, werde ich noch dadurch bestärkt, daß ich diese Bildungen nur bei dem mir vorliegenden alten Weibchen (mit Embryonen im Uterus) in großer Zahl fand (Abb. 2, *Ex*), auf den zahlreichen Schnitten durch die jüngeren Weibchen (mit reifen Eiern) jedoch vergeblich nach ihnen suchte (Abb. 1). Anscheinend sammeln sich die Exkrete erst im Laufe längerer Zeit an. Die Tatsache, daß auch bei adulten Pentastomiden, die sich, soweit wir wissen, nicht mehr häuten, die Hypodermis noch gut erhalten ist, könnte mit dieser Exkretionsweise über die Haut im Zusammenhang stehen.

Bei Arthropoden fehlen die Malpighischen Gefäße vor allem wieder den Kleinformen, so den Pseudoskorpionen, Palpigraden und manchen Milben. Eine Exkretion über die Haut findet sich nach FEUSTEL (1958) auch bei den Collembolen, denen Malpighische Gefäße ebenfalls völlig abgehen. Sie sind auch bei den Pauropoden stark reduziert oder funktionsuntüchtig (TREGS 1947).

E. Die Stellung der Pentastomida im System

Nachdem im vorhergehenden Kapitel die Organisation der Pentastomida unter Berücksichtigung möglichst vieler „Merkmale“ betrachtet und mit den Verhältnissen bei anderen Articulaten verglichen wurde, soll nun die Konsequenz gezogen und versucht werden die gewonnenen Ergebnisse systematisch auszuwerten. Wir wollen mit den Articulaten beginnend von Gruppe zu Gruppe fortschreiten und dabei jeweils die Zuordnung zu der einen und den Ausschluß der anderen begründen. Dabei ist zu bedenken, daß die schon von CUVIER (1817) als Articulata zusammengefaßten Klassen eine Fülle gemeinsamer Züge in ihrer Grundorganisation aufweisen, die als Symplesiomorphien im Sinne HENNIGS (1950 und 1955) für die Beurteilung der systematischen Beziehungen der einzelnen Articulatengruppen zueinander natürlich nicht herangezogen werden können. Schließlich darf nicht vergessen werden, daß es sich bei den Pentastomiden um hochgradig abgeleitete Parasiten handelt, die eine Fülle von Spezialcharakteren (Autapomorphien nach HENNIG) erworben haben, für die im Verwandtschaftskreis natürlich keine Parallelen zu finden sind. Unter diesen Autapomorphien finden sich wie bei einem Parasiten nicht anders zu erwarten, auch Reduktionserscheinungen, die „primitive Züge“ vortäuschen können, obgleich es sich um abgeleitete Verhältnisse handelt. Das haben schon KORSCHOLT u. HEIDER (1936) betont, indem sie schrieben: „Umbildungen und Rückbildungen dürften überhaupt bei den an die parasitische Lebensweise stark angepaßten Pentastomen eine wichtige Rolle gespielt haben und die Beurteilung ihrer Organisation erschweren. Insofern ist gegen die Annahme ihres Herabsinkens von der höheren Organisationsstufe der Gliedertiere, seien es nun Arachnoidea oder andere Arthropoden, kaum etwas einzuwenden.“

In manchen Fällen fehlen den Zungenwürmern gerade einige für die systematische Zuordnung zu einer bestimmten Gruppe wichtige Merkmale, oder diese weisen starke Reduktionen auf, die ihre Beurteilung erschweren. Die Zuordnung zu einer solchen Gruppe wird dann wesentlich durch den Ausschluß der jeweiligen „Schwestergruppe“ mitbegründet.

Daß die Pentastomiden zu den Articulaten zu rechnen sind, ist seit der Entdeckung der Primärlarven durch VAN BENEDEN vor über

100 Jahren niemals mehr ernsthaft angezweifelt worden und bedarf nach dem oben Ausgeführten wohl keiner weiteren Begründung (vgl. auch KAESTNER 1954 und oben S. 489 „historischer Überblick“).

1. Die Pentastomiden sind Arthropoden und keine Anneliden

Diese im Gegensatz zu der heute vielfach vertretenen Auffassung (s. o.) stehende Behauptung ist nach Kenntnis der inneren Organisation der Primärlarve und der daraus sich ergebenden Schlüsse im Hinblick auf Kopfbau und Gehirnentwicklung leicht zu beweisen. Auch die übrige Organisation weist eine solche Fülle typischer Arthropodencharaktere auf, daß an einer Zuordnung zu diesem Subphylum kein Zweifel mehr möglich ist. Die Pentastomiden stehen trotz vieler durch den Parasitismus bedingter Reduktionen auf einer deutlich höheren Organisationsstufe als die Anneliden. An typischen Arthropodencharakteren (Synapomorphien) der Pentastomiden, die den Anneliden völlig oder doch weitestgehend fehlen, seien genannt (Einzelheiten s. o.):

Während der Entwicklung bildet sich ein ventraler Keimstreifen. Eine Blastodermcuticula und ein typisches primäres Dorsalorgan werden ausgebildet.

Die Extremitäten werden als ventrolaterale Bildungen angelegt und sind typische, wenn auch einfache, in Coxopodit (Basipodit) und Telopodit gegliederte und mit Krallen versehene „Arthropodien“. Sie unterscheiden sich wesentlich von den Parapodien der Anneliden.

Die häutungsfähige Cuticula besteht aus Chitin und weist denselben Schichtbau wie bei den Arthropoden auf.

Die gesamte Muskulatur ist typisch quergestreift, die somatischen Bündel inserieren über Tonofibrillen an der Cuticula. Die Längsmuskeln lassen eine segmentale Gliederung erkennen, ebenso die Anordnung der Dorsoventralmuskulatur.

Die Leibeshöhle ist ein Mixocoel.

Eine Bewimperung fehlt generell (während die Onychophoren noch Flimmerepithel besitzen).

Der Körper ist in zwei Tagmata gegliedert.

Es liegt ein „sekundäres Syncerebrum“ vor; zwei bis drei „Rumpfsegmente“ sind als „Gnathocephalon“ in den Kopf einbezogen.

Es werden typische voluminöse Gonaden entwickelt. Die Spermien bilden sich in Spermicysten.

Nephridien, allerdings auch Malpighische Gefäße, fehlen.

Typische Annelidencharaktere, die nicht allgemeine Primitivmerkmale der Articulaten (Symplesiomorphien) darstellen, fehlen den Pentastomiden.

Schließlich sind die ursprünglichen Anneliden — und nur solche kämen als Ahnenformen überhaupt in Frage — rein aquatil (marin)

lebende Tiere, während wir für die Pentastomiden aus verschiedenen Gründen (s. u.) terrestrische Vorfahren fordern müssen.

2. Die Pentastomiden sind Euarthropoda und keine Protarthropoda

Verschiedentlich sind die *Pentastomiden* zusammen mit den *Onychophoren* und *Tardigraden* als Pararthropodes, Malacopodes oder Oncopoda zusammengefaßt worden, jedoch hat schon REMANE (1959) an der näheren Verwandtschaft dieser Gruppen gezweifelt. Sicherlich haben die Onychophoren und Pentastomiden eine Reihe von Gemeinsamkeiten aufzuweisen, die jedoch als Symplesiomorphien nur basale Charaktere betreffen und daher für eine engere Beziehung wenig besagen. Ohne jeden Zweifel stehen die Pentastomiden bereits auf einer höheren Stufe der „Arthropodisation“ als die *Onychophoren*. Letztere besitzen z. B. noch keine gegliederten Extremitäten sondern Oncopodien (s. o.), die Bewimperung ist im Genital- und Exkretionstrakt noch erhalten und die stets glatte Muskulatur ist nicht segmental gegliedert. Auch fehlt den Onychophoren noch ein typisches Gnathocephalon. Lediglich ein Extremitätenpaar ist als „Kiefer“ oder „feeding claws“ (BUTT) dem Kopf angeschlossen (Abb. 49), eine Bildung die vielfach als Mandibel angesehen wurde (PFLUGFELDER, WEBER, REMANE, SIEWING), neuerdings (BUTT 1959 und 1960) jedoch, weil vom Tritocerebrum innerviert, dem Prämandibular segment (= „zweite Antenne“) zugeschrieben wird. Weitere Extremitäten sind nicht zu „Mundwerkzeugen“ entwickelt worden, weshalb man die Onychophoren neuerdings auch als „Monognatha“ bezeichnet (MANTON 1960). Die Pentastomiden dagegen haben bereits zwei Extremitätenpaare als Haken in den Kopf einbezogen und sind daher zu den „Dignatha“ zu rechnen. REMANE, der drei Etappen der Arthropodisation unterscheidet, nennt die Gliederung der Extremitäten und den Abbau der Nephridien u. a. als typisch für die zweite Etappe (oberhalb der Protarthropoden) und die Ausbildung eines Gnathocephalons gar erst unter den Kennzeichen der dritten Arthropodisationsphase (nach Aufspaltung der Euarthropoda).

Wir müssen demnach die Pentastomiden den Euarthropoden zu rechnen.

Die systematische Stellung der *Tardigrada* ist noch recht unsicher, jedoch werden sie vielfach in die Nähe der Pentastomiden gestellt. In der Tat gleichen die *Tardigraden* vor allem auf gewissen Embryonalstadien sehr den hier beschriebenen Embryonen der Pentastomiden. So bilden die *Tardigraden* zunächst fünf Coelomsackpaare aus, welchen fünf postorale Deutometamere entsprechen (KAESTNER 1954), die allerdings zeitlebens nicht durch Tritometamere ergänzt werden. Das Coelom entsteht jedoch durch Abfaltung vom Urdarm als Enterocoel (MARCUS 1929), eine Bildungsweise, die unter den Protostomiern

einmalig ist. Das Nervensystem weist im Hinblick auf die Anzahl der Ganglien und deren Anordnung ebenfalls einige Ähnlichkeiten mit dem der Pentastomiden auf. Nicht zu übersehen sind jedoch die beachtlichen Unterschiede. So besteht die Cuticula der Tardigraden nicht aus Chitin, sondern aus Albuminoiden; die Muskulatur ist zwar metamer gegliedert, aber im Gegensatz zu der der Pentastomiden durchweg glatt. Die vier Beinpaare tragen zwar ähnlich gestaltete Krallen, sind jedoch stets ungegliedert (auch embryonal). Daß die Gonaden präanal münden, hat im Hinblick auf den oligomeren Charakter der Tardigraden nicht viel zu bedeuten. Vor allem fehlen den Tardigraden jedoch der abgesetzte Kopf und die Antennen. All die zuletzt genannten Charaktere zeigen, daß die Bärtierchen „noch“ nicht die Organisationsstufe der Arthropoden erreicht haben (KAESTNER), während sich just für diese Organe bei den Pentastomiden bereits eindeutige Arthropodencharaktere nachweisen lassen.

3. Die Pentastomiden sind Mandibulata und keine Chelicerata

Da die Pentastomiden von den meisten Autoren, soweit sie diese als Arthropoden betrachteten, den Chelicerata (meist Arachnoidea und weiter Acarina) zugeordnet wurden und auch heute vielfach noch dort geführt werden (z. B. BOETTGER 1952, PIEKARSKI u. v. a.), gilt es den Ausschluß der Chelicerata besonders zu begründen.

Nachdem sich KÜCHENMEISTER schon 1850 für die Zugehörigkeit der Pentastomiden zu den Arachnoidea ausgesprochen hatte, waren es vor allem LEUCKART (1860) und SAMBON (1922), die sie zu den Acarina stellen wollten. Welche Gründe führten zu diesem Schluß?

LEUCKART glaubte zunächst vor allem, den „Bohrapparat“ der Primärlarve (Abb. 3) mit den Milben-„Mundwerkzeugen“ homologisieren zu können, und hat weiter die Extremitäten dieser Larvenform mit den zwei Beinpaaren der Gallmilben (Phytoptiden oder Eriophyiden) verglichen. Letztere sollten darüber hinaus, wie auch die Haarbalgmilbe (*Demodex*), mit ihrem geringelten, langgestreckten Hinterleibe eine gewisse Ähnlichkeit mit den adulten Pentastomiden aufweisen. Was zunächst den aus einem medianen Hauptstachel und lateralen Nebentacheln bestehenden Bohrapparat anbelangt, konnte schon STILES (1891), ein Schüler LEUCKARTS, zeigen, daß er nicht unterhalb, sondern vor der Mundöffnung liegt, und kommt daher zu dem Ergebnis: „Ich betrachte deshalb diesen Apparat nicht als ein Rudiment von Mundteilen, sondern als eine embryonale Bildung *sui generis*.“ Da, wie oben ausgeführt, die den „Mundwerkzeugen“ entsprechenden Extremitätenanlagen des Pentastomidenkeimes sich zu den Antennen und Haken entwickeln und folglich nicht am Aufbau des Bohrstachels beteiligt sein können, müssen wir der Schlußfolgerung von STILES voll zustimmen.

Ein Vergleich der zwei Extremitätenpaare des Pentastomidenembryos mit den zwei Extremitäten der Phytoptiden ist ebenfalls nicht möglich, da es sich nicht um homologe Extremitäten handelt, die der Pentastomiden vielmehr alle dem „Gnathocephalon“ (sie sind den Mandibeln und ersten Maxillen homolog) angehören. Dieser Einwand gilt auch gegenüber der Ansicht von SAMBON (1922), der nach der Entdeckung von Primärlarven mit drei Extremitätenpaaren, diese Larven mit den zunächst auch nur dreibeinigen Milbenerstlarven verglich. Schließlich stellt die „Gliederung“ des Hinterleibs der genannten Milben keine Segmentierung (wie bei den Pentastomiden) sondern nur eine sekundäre Ringelung dar. Damit haben sich die wesentlichsten, für die Verwandtschaft der Pentastomiden zu den Acari geltend gemachten Übereinstimmungen als Fehldeutungen erwiesen. Später wurde noch angeführt, daß die Zungenwürmer ebenso wie viele Arachnida ein „traubiges Ovar“ (äußere Follikelbildung) besitzen, ein Merkmal, das aber auch anderen Arthropodengruppen zukommt (s. o.).

Gegen die Zugehörigkeit zu den Chelicerata und besonders Arachnida spricht jedoch vor allem, daß diesen stets die erste Antenne und das dazugehörige Deutocerebrum fehlt (letzteres auch den Embryonen!), während der Pentastomidenkeim eine deutliche Antennenanlage zeigt und über ein Deutocerebralganglion verfügt. Weiterhin fehlen den Linguatuliden die für Arachniden typischen Darmdivertikel, worauf schon KAESTNER (1954) hinweist, und auch die Tagmosis ist eine andere. Schließlich schlüpfen die Chelicerata fast stets mit voller Segmentzahl, Anamorphose kommt also nicht vor; höchstens Extremitäten werden noch postembryonal gebildet, so bei *Limulus* und den Milben.

Als *Mandibulata* vereinigen wir mit SNODGRASS die Crustacea und Antennata. Typisch ist für sie der Besitz von mindest zwei Gnathalsegmenten und die Ausbildung einer Mandibel. Da bei den Pentastomiden die „Mundwerkzeuge“ in Anpassung an den Parasitismus zu typischen Haft- und Klammerorganen (Haken) geworden sind, läßt sich natürlich eine Mandibelbildung nicht nachweisen. Das gilt auch für die nachfolgende erste Maxille. Hier darf jedoch erwähnt werden, daß außer der Embryonalentwicklung auch die Mündung von Drüsen an den Haken (s. o.) dafür spricht, daß diese metamorphisierte „Mandibulaten-Mundwerkzeuge“ darstellen. Eine Umwandlung der Mundwerkzeuge in, übrigens recht ähnlich angeordnete, Haken findet sich in konvergenter Weise auch bei den schon mehrfach erwähnten „Cyclopidlarven“ parasitischer Hymenopteren (s. o. und Abb. 48). Die Gliederung des Kopfes der Pentastomiden entspricht hinsichtlich der Anzahl und Art der Segmente ganz der der Mandibulaten und macht es neben anderem erforderlich die Zungenwürmer hier einzuordnen.

4. Die *Pentastomida* sind *Antennata* und keine *Crustacea*

Eine Zugehörigkeit der Pentastomiden zu den *Crustaceen* ist an Hand der Organisation ihrer Primärlarven vor allem von VAN BENEDEN (1848) und SCHUBÄRT (1853) vermutet worden, welche sie den Lernaeiden anschließen wollten. VAN BENEDEN hat die Primärlarve direkt mit einem Nauplius verglichen. In der Tat stellt, wie sich zeigen ließ, auch die Primärlarve der Pentastomiden eine oligomere Larvenform dar, und die Anlage einer zweiten Antenne könnte ebenfalls als Crustaceen-Merkmal gewertet werden. Schließlich ließe sich in diesem Zusammenhang auch das bei Pentastomiden und Crustaceen oft verblüffend ähnlich gebaute primäre Dorsalorgan erwähnen. All diese Übereinstimmungen beziehen sich jedoch entweder auf basale, allgemeine Charaktere und sind demnach Symplesiomorphien, oder sie verlieren bei näherer Betrachtung an Wert, zumal ihnen gewichtige Unterschiede gegenüberstehen.

Die Segmentarmut des Pentastomidenkeimes ist wahrscheinlich als Anpassung an den Parasitismus zu werten (s. o.). Des weiteren liegen hier fünf larvale Segmente (Deutometameren) vor, während den Crustaceen nur drei zukommen (s. o.). Ferner fehlen den Pentastomiden, wie den Antennaten, Mitteldarmdrüsen völlig, während sie bei den Crustaceen stets gut entwickelt sind. Schließlich tritt in der Larvalentwicklung der Crustaceen äußerst selten eine segmentierte Coelomanlage mit Coelomhöhlen auf, dagegen werden entsprechende Bildungen bei den Antennaten (wie bei den Pentastomiden) nahezu stets angelegt. Auch die Ausbildung eines dem Kopf der Antennaten (und Pentastomiden) entsprechenden Tagma ist bei Krebsen selten, da diesem meist weitere Segmente angeschlossen werden. Schließlich spricht noch ein wichtiger „ökologischer Grund“ dagegen, die Krebse als Ahnenformen der Pentastomiden zu betrachten. Letztere parasitieren nämlich ausschließlich Amnioten als Hauptwirte, also primäre Landtiere und befallen dort ausschließlich Luftatmungsorgane (Lunge, Luftsäcke und dergleichen), die bei den Fischen gar nicht existieren. Wir haben daher allen Grund als Ahnenform einen terrestrischen Arthropoden zu fordern (s. u.). Da die Crustaceen im Gegensatz zu den Antennaten jedoch primär kiemenatmende Wassertiere sind und nur mit einigen spezialisierten Vertretern (z. B. Isopoda) sekundär das Land erobert haben, scheiden sie als freilebende Vorfahren auch wegen dieser ihrer Lebensweise aus.

Bei den *Antennata* (= *Atelocerata* = *Tracheata*) fügen sich die Pentastomiden dagegen relativ gut ein. Zum Verlust der zweiten Antenne, eine für die Antennaten charakteristische Eigenschaft, scheint es erst bei deren Basalgruppen durch zunehmende Reduktion gekommen zu sein. Rudimente einer zweiten Antenne finden sich jedenfalls als transitorische „Anhänge“ am Intercalarsegment (= Prämandibularsegment) während der Embryonalentwicklung gerade bei niederen Antennaten, so

bei den Symphylen, manchen Chilopoden und vielen Entognathen (Collembolen, Campodea; vgl. DENIS 1928, HIRSCHLER 1928 und VANDEL 1949). Das Auftreten einer Anlage für die zweite Antenne beim Embryo der Pentastomiden überrascht daher nicht und darf als Primitivmerkmal gewertet werden.

Nach REMANE (1959) haben sich die Antennaten bereits im Silur, spätestens jedoch im Unterdevon in drei Äste gespalten, die Chilopoden und Progoneaten (= „Myriapoden“) und die Insekten.

5. Die Pentastomida sind „Myriapoda“ und keine Insecta

Eigentlich hätte ich schreiben müssen, sie sind keine „höheren“ Insekten, da die Grenze zwischen Myriapoden und den Entognathen als „Urinsekten“ heute nicht mehr so scharf gezogen wird. So werden letztere von einigen Autoren nicht mehr bei den Insekten geführt (z. B. TIEGS 1949, HANDSCHIN 1952 und 1956) oder gar mit den Myriapoden zusammen als Myocerata den Insekten (Amyocerata) gegenübergestellt (REMINGTON 1954). TUXEN (1960), der diese Überlegungen zusammenfassend diskutiert, stellt die Entognathen jedoch weiterhin, wohl mit Recht, zu den Insekten, da sie dieselbe Tagmosis (Kopf-Thorax-Abdomen) wie diese aufweisen, betont jedoch auch die nahen Beziehungen vor allem der Collembolen zu den Myriapoden (s. u.). Daß die Insekten, mit Ausnahme mancher Entognathen, eine deutlich andere Organisationsstufe als die Pentastomiden darstellen, ist offensichtlich. Sie besitzen eine superficielle Furchung, bilden Keimhüllen aus, haben die zweite Maxille zum Labium entwickelt (Trignatha), weisen stets eine Gliederung in drei Tagmata auf, sind opisthogeneat und zeigen höchstens noch Rudimente eines primären Dorsalorgans. Als Vorfahren der Pentastomida scheiden die höheren Insekten aus diesen und anderen Gründen daher aus. Es verbleiben somit nur die „Myriapoda“, eine ziemlich heterogene Gruppe, deren einzelne Vertreter z. T. beachtliche Organisationsunterschiede aufweisen, die es aber dennoch verdient, gewissermaßen als „Basalgruppe“ im Sinne REMANES (1961) erhalten zu bleiben. Allgemein sind solche „Basalgruppen“ (auch „Stadiengruppen“) „... eine Zusammenfassung divergierender Stammeslinien, die in ihrer Organisation primitiv sind. Sie haben eine Fülle gemeinsamer Merkmale (die primitiven Charaktere), diese Ähnlichkeiten sind auch homolog und auf einen gemeinsamen Ahnen zurückzuführen. Sie sind daher eine natürliche Gruppe (Taxon), aber keine einheitliche Stammeslinie (Phylon)“ (REMANE 1961, p. 5). Es sind also Symplesiomorphien (im Sinne HENNIGS), die eine solche „Basalgruppe“ (HENNIG 1962 nennt solche Gruppen „paraphyletisch“) verbinden und wenigstens auf einen gemeinsamen Ahnen hindeuten.

Innerhalb der „Myriapoda“ vollziehen sich entsprechend auch wesentliche Wandlungen der Organisation. Sie umfassen dignathe Formen, denen die zweite Maxille noch fehlt (Pauropoda und vielleicht Diplopoda) und trigonathe denen sie zukommt (Symphylen, Chilopoden), progoneate Gruppen (Symphylen, Pauropoden, Diplopoden) und opisthgoneate (Chilopoden), solche mit Anamorphose (Symphylen, Pauropoden, Diplopoden und Chilopoda Anamorpha) und andere, die mit voller Segmentzahl schlüpfen (Chilopoda Epimorpha). Dennoch herrscht weitgehend Einigkeit darüber, daß sie wohl alle auf „Protomyriapoden“ zurückgehen (IMMS 1936 und 1957, SNODGRASS 1938, EVANS 1959, MANTON 1961), von denen aus auch die Insekten ihren Ursprung genommen haben dürften („Symphylen-Theorie“, vgl. auch CHEN 1955).

Als erhaltengebliebene „Restgruppe“ dieser primitiven Antennaten dürfen die *Symphylen* angesehen werden, die Merkmale der übrigen Tracheaten in ihrer Organisation vereinigen. Nachdem bereits MENGE (1851) die phylogenetische Bedeutung der Symphylen erkannt hatte, brachte RYDER (1880) diese auch in der Namengebung zum Ausdruck, wobei er betonte: „I name the new group Symphyla, in reference to the singular combination of myriapodous, insectean and thysanurous characters which it presents“ (nach EWING 1942). Unter den Entognathen sind es vor allem die Collembolen, die mit vielen Primitivmerkmalen an die Symphylen und Diplopoden erinnern (vgl. BEKLEMISCHEW 1958) und daher von manchen Autoren als Seitenzweig eines frühen „Symphylenstammes“ betrachtet werden (TIEGS 1941, HANDSCHIN 1952, IMMS 1957). Da die Collembolen mit den Proturen und Dipluren im Hinblick auf die Lage der Mundwerkzeuge synapomorph sind (TUXEN), werden sie mit diesen als Entognatha vereinigt (HENNIG 1955). SHAROV (1957) betont wiederum die Beziehungen der Entognathen mit den Pauropoden und Chilopoden. Es scheinen demnach die Linien der progoneaten Myriapoden, der Chilopoden und Insekten alle bei den „Protomyriapoden“ zu konvergieren, die IMMS (1936), dem sich SNODGRASS (1938) weitgehend anschließt, folgendermaßen charakterisiert:

Die Protomyriapoden lebten terrestrisch und hatten noch kein voll entwickeltes Tracheensystem. Am Kopf fanden sich ein Paar Antennen (ich würde hinzufügen — und wohl noch Reste eines zweiten Antennenpaares) und zwei Paar Mundwerkzeuge in Form von Mandibeln und Maxillen. Die zweite Maxille ist wohl erst später erworben worden. Der Rumpf bestand aus einer variablen, nicht definierten Anzahl von Segmenten, von denen jedes ein Beinpaar trug. Die Entwicklung vollzog sich als Anamorphose, die vielleicht sehr lange andauerte. Die Gonadenöffnungen waren paarig, ihre Lage wechselte bei den einzelnen Vertretern. Der Darmtrakt stellte einen einfachen gestreckten Schlauch dar, die Exkretionsorgane waren wenig mehr als kleine Auswüchse des Procto-

daeums, zusätzlich diente der Fettkörper der Exkretion. Die Atmung erfolgte bei vielen noch durch die Haut, bei anderen schon durch Tracheen.

Soweit die Charakteristik der hypothetischen „Protomyriapoden“ nach IMMS (zitiert nach SNO DRASS 1938, p. 141).

Es ist geradezu erstaunlich wieviele Züge des Protomyriapoden sich in der Organisation der Pentastomiden wiederfinden, nämlich nahezu alle!

Stellen wir allgemein diejenigen Eigenschaften (primitive und abgeleitete) der Pentastomiden zusammen, die sie mit den rezenten „Myriapoden“ gemeinsam haben, so entsteht eine lange Liste. Die Pentastomiden haben, wie die meisten „Myriapoden“: totale Furchung (wenigstens anfänglich, vor allem Symphylen, Pauropoden), keine Keimhüllen, ein primäres Dorsalorgan vom „Symphylen-Typ“ (= „TEGS-Organ“), sie bilden eine Blastodermcuticula aus, und das Chorion erfährt eine frühzeitige Ruptur („Pupoidstadium“ der Diplopoda), das Nervensystem entsteht über Ventralorgane, das Coelom ist dreiteilig, ein deutliches Prämandibularcoelom wird gebildet, die Larvalentwicklung vollzieht sich als Anamorphose über zahlreiche Häutungen, zwei Tagmata (Kopf und Rumpf) sind ausgebildet, sie sind dignath (Pauropoda und Diplopoda?) und weisen zahlreiche Rumpsegmente auf, die Gliederung ist weitgehend homonom (Homomerie), die Zahl der Rumpsegmente schwankt, es gibt pro- und opisthogoneate Formen, bei den progoneaten liegt die Mündung der Geschlechtsorgane im zweiten bis dritten Rumpsegment (Diplopoda, Pauropoda), die ursprünglich paarige Anlage verschmilzt zu einer unpaaren, schlauchförmigen Gonade, die Geschlechtsöffnung der Männchen ist paarig (Penes), das Ovar hat ein parietales Germarium, äußere Eifollikel entstehen, der Darmtrakt ist simpel und ohne Anhänge. Schließlich besteht auch habituell eine nicht zu übersehende Ähnlichkeit zwischen Pentastomiden und Myriapoden (Abb. 53), die allein freilich nichts besagen würde.

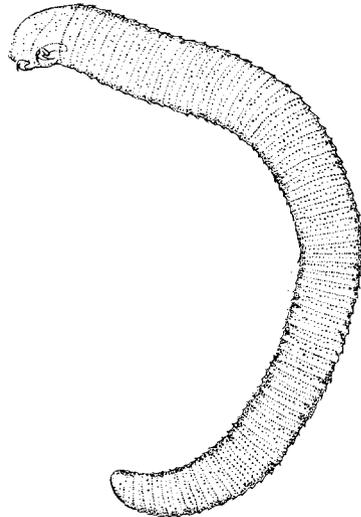


Abb. 53. *Sebektia oxycephala* (Pentastomida), Terminallarve nach HEYMONS (1935)

Einen Teil der oben genannten Eigenschaften haben die Pentastomiden auch mit den Entognathen, vor allem Collembolen gemeinsam, die

ja ebenfalls auf „Protomyriapoda“ zurückzuführen sind. Als solche Charaktere sind zu nennen:

Totale Furchung (bei Entognathen z. T. in superfizielle übergehend), Fehlen von Keimhüllen, primäres Dorsalorgan vom „Symphylientyp“, Blastodermeutricula, frühzeitige Ruptur des Chorions, embryonales Prämandibularcoelom, Anamorphose (Protura), schlauchförmige Gonaden mit parietalem Germarium, Rudimente der zweiten Antenne (bei *Anurida* und *Tomocerus*, vgl. HOFFMANN 1911 und DENIS 1928), einfacher Darmtrakt, zahlreiche Häutungen u. a.

Die überwiegende Mehrzahl der als Gemeinsamkeiten mit den Myriapoda und Entognatha angeführten Charaktere der Pentastomiden stellen *Primitivmerkmale* dar. Es liegen demnach *Symplesiomorphien* vor, die zwar auf einen gemeinsamen „Basal-Stock“ (REMANE 1961, s. o.) hinweisen, für die Annäherung der Pentastomiden an eine der Antennaten-Klassen dagegen keine Handhabe liefern.

Was diese Symplesiomorphien jedoch zeigen, ist, daß die Pentastomiden dem Ursprung der Antennaten noch außerordentlich nahe stehen und eine Fülle von Primitivmerkmalen dieser Gruppe, trotz aller Sonderbildungen (Autapomorphien), die bei einem hochspezialisierten Parasiten nicht überraschen, beibehalten haben. Damit ist zunächst das „Niveau“ gekennzeichnet, in das sich die Pentastomiden im Hinblick auf ihre Organisation einfügen — sie sind ursprüngliche und weitgehend primitiv gebliebene Antennaten. Weitaus schwieriger wird die Situation, wenn es gilt die näheren verwandtschaftlichen Beziehungen der Pentastomiden innerhalb der Antennaten und die Schwestergruppenverhältnisse (im Sinne HENNIGS) anzugeben. Hier lassen sich beim derzeitigen Stand unserer Kenntnisse (nicht nur bei den Pentastomiden, sondern auch bei den „Myriapoden“, denke an die fragliche Dignathie der Diplopoden) nur mit größter Vorsicht Aussagen machen. So ist es schwierig, Antennaten zu finden, die mit den Pentastomiden eindeutige *Synapomorphien* aufzuweisen haben. Von der Dignathie (zweite Maxille fehlt) der Pauropoden und (unsicher) Diplopoden wissen wir noch zu wenig, ob es sich um ein apomorphes Merkmal („Verlust“ der zweiten Maxille) oder um ein plesiomorphes (entsprechend der Reihe monognath — dignath — trigynath, s. o.) handelt, um die Dignathie der Pentastomida in diesem Sinne systematisch auswerten zu können. Ähnlich liegen die Dinge bei der Wertung der Lage der Geschlechtsöffnung als systematisches Merkmal, da hier mit Konvergenzen gerechnet werden muß. Sicherlich hat die Progoneatie innerhalb der Antennata als apomorphes Merkmal zu gelten. Da bei den Pauropoden Diplopoden und Pentastomiden (wenigstens bei den primitiven Cephalobaenida, s. o.) die Geschlechtsöffnung übereinstimmend im zweiten bzw. dritten Rumpsegment liegt (s. o.), könnte man darin eine Synapomorphie sehen, die zusammen mit den

verschmolzenen unpaaren Gonaden (ebenfalls bei Diplopoden, Pauropoden und Pentastomiden) und der oben diskutierten Dignathie für eine phylogenetische Verwandtschaft der Pauropoden, Diplopoden und Pentastomiden spricht. Sie könnten zusammen als „Dignatha“ die Schwestergruppe der restlichen Antennaten (einschließlich Symphylen) darstellen, welche letztere die Trignathen (erste und zweite Maxille vorhanden) repräsentieren.

SNODGRASS (1938) läßt in einer Darstellung des Arthropodenstammbaumes, den unser Abb. 54 im Ausschnitt zeigt, von den „Protomyriapoda“ zunächst zwei Äste abgehen, einen der zu den Chilopoden führt, und einen zweiten der von den „Protosymphylen“ repräsentiert wird. Letzterer gabelt sich dann abermals in zwei Äste, die zu den Diplopoden-Pauropoden auf der einen und zu den übrigen Antennaten auf der anderen Seite führen. Die von SNODGRASS benutzte Bezeichnung „Labiaten“ für beide (Abb. 54) ist heute nicht mehr passend. In diesen

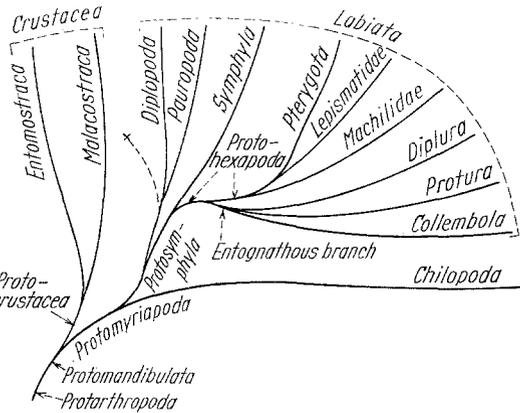


Abb. 54. Ausschnitt aus einem „Stammbaum“ der Arthropoda nach SNODGRASS (1938, p. 148). Mit × und gestrichelter Linie habe ich die Stellung der Pentastomida eingefügt

„Stammbaum“ habe ich entsprechend den obigen Ausführungen die Pentastomiden als Schwestergruppe (mit zahlreichen Autapomorphien) der Pauropoda-Diplopoda durch eine gestrichelte Linie mit Kreuz eingefügt (Abb. 54). Eine der Snodgrasseschen sehr ähnliche Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der Antennaten (selbstverständlich ebenfalls ohne Berücksichtigung der Pentastomiden) hat IMMS bereits 1936 gegeben und nur geringfügig verändert auch in sein Lehrbuch (1957) übernommen.

Bleibt diese engere Zuordnung der Pentastomiden wegen mancher bestehenden Unsicherheit auch noch fraglich, so darf man dagegen, glaube ich, die hier vorgetragene Ableitung der Pentastomiden von „Protomyriapoden“ als gut begründet erachten.

Da wir Diplopoden (*Archidesmus*) bereits aus dem oberen Silur, Collembolen (*Rhyniella praecursor*) aus dem mittleren Devon kennen, sind die basalen „Protomyriapoda“ sicher auch erdgeschichtlich alt genug, um als Vorfahren der sich wohl mit dem Aufblühen ihrer Haupt-

wirte, der Reptilien (ab Karbon, Blüte im Mesozoikum) entwickelnden Pentastomiden gelten zu können. Da die „Protomyriapoda“ derartig vielgestaltigen Ästen der Antennaten, wie den „Myriapoden“ und Insekten letztlich den Ursprung gegeben haben, ist ihnen auch zuzutrauen, daß sie eine durch Parasitismus so hochgradig abgewandelte Gruppe wie die Pentastomiden hervorbringen konnten. Daß der Übergang eines freilebenden, terrestrischen „Protomyriapoden“ zu einem Entoparasiten auf der Basis bestimmter „Präadaptationen“ auch ökologisch vorstellbar ist, soll das letzte Kapitel noch aufzeigen.

Auf Grund der in dieser Arbeit dargestellten Ergebnisse schlage ich vor, die Pentastomida als eigene Classis der Superclassis Antennata (Atelocerata) einzugliedern und sie dort neben die Pauropoden, Diplopoden und eventuell Symphylen (entfernter von den Chilopoden) zu stellen.

Abschließend bleibt uns mit Bewunderung festzustellen, daß ein Mann, der sich selbst nie eingehender mit Pentastomiden beschäftigte, zu einer Zeit, da über deren Organisation noch relativ wenig und über ihre Entwicklung nahezu nichts bekannt war, mit einem geradezu erstaunlichen „systematischen Gefühl“, wenn auch ohne weitere Begründung, bereits für eine ähnliche Gruppierung eintrat. Es war IHLE, der schon 1899 schrieb: „Die Pentastomen müssen als eine besondere Klasse der Tracheaten betrachtet werden. Schließlich haben die Pentastomen sich gleich wie die anderen Tracheaten-Klassen selbständig von ihren gemeinsamen Vorfahren den Prochilopoden abgetrennt.“

F. Der Weg zum Parasitismus

Die Pentastomiden benutzen als *Endwirte* heute ausschließlich Amnioten, wo sie in allen drei Klassen, bei Vertretern der Reptilien, Aves und Mammalia parasitieren. Als *Zwischenwirte* — und nur als solche — sind außerdem Fische und Amphibien bekannt, die sicher sekundär in den Entwicklungsgang einbezogen wurden. Von den insgesamt rund 60 Pentastomiden-Arten kommen nach der Zusammenstellung von BAER (1952) 90% in Reptilien vor. Nur vier nahe verwandte Arten leben in den Nasengängen von Säugetieren (Carnivoren) und eine Art (die hier behandelte *Reighardia sterna*) besiedelt die Luftsäcke von Vögeln (Lari). Demnach dürfen die Reptilien als die hauptsächlichsten und wohl auch ursprünglichen Wirte betrachtet werden, zumal die Arten der primitiveren Ordnung Cephalobaenida (mit einer Ausnahme, eben *Reighardia*) ganz auf diese Wirbeltierklasse beschränkt sind. Aus dieser Tatsache und der weiten geographischen Verbreitung vieler Gattungen darf geschlossen werden, daß der Parasitismus der Pentastomiden phylogenetisch sehr alt ist und wahrscheinlich mit dem Aufblühen der Reptilien im Mesozoikum seinen Anfang nahm, ein Schluß den auch HEYMONS (1935), CUENOT (1949) und BAER (1952) gezogen haben. Da die Reptilien typische Landtiere sind und nur wenige Gruppen, wie etwa die Crocody-

lia, sekundär zum Wasserleben übergangen, dürfen wir mit hoher Wahrscheinlichkeit annehmen, daß auch die Ahnenformen der Pentastomiden terrestrisch lebten. Dafür spricht auch, daß alle Zungenwürmer ausschließlich die Luftatmungsorgane und deren „Anhänge“ (Lunge, Luftsäcke, Nasengang) befallen, Organe also, die bei den reinen Wasserbewohnern (Fischen) noch gar nicht existieren.

Gerade die Lunge und ihre Anhangsorgane setzen einer Parasitierung durch einen Arthropoden auch den geringsten Widerstand entgegen, steht dort (im Gegensatz etwa zum Darm) doch Sauerstoff für die Atmung zur Verfügung, und fehlen Fermente, denen ein noch nicht adaptierter „Parasit“ erliegen könnte. Da die Reptilien poikilotherme Tiere sind, entstehen auch hinsichtlich der Temperatur keine Schwierigkeiten. Weiterhin stehen die Atmungsorgane stets in offener Verbindung mit der Umwelt und sind so primär relativ leicht zugänglich. Es ist kein Zufall, daß die einzigen terrestrischen Arthropoden, die zu ständigen Entoparasiten von Wirbeltieren wurden, die Milben, just ebenfalls die Atmungsorgane befallen, wo sie sich in den Nasenhöhlen (z. B. *Rhinonyssus*), den Luftsäcken der Vögel (*Cytodites*) oder in der Lunge (*Pneumonyssus*) finden.

Suchen wir nach noch freilebenden „Modellen“ für die Ahnenformen der Pentastomiden unter den terrestrischen Arthropoden, für die eine zunächst „zufällige“ Besiedlung der Atmungsorgane von Reptilien und somit der Start zu einer parasitischen Lebensweise denkbar wäre, so müssen wir bei diesen einige Eigenschaften voraussetzen, die als „Präadaptationen“ einen solchen einschneidenden Milieuwechsel ermöglichten (vgl. OSCHÉ 1962).

Als solche wären zu erwarten: 1. Eine relativ geringe Körpergröße, die ein für den prospektiven Wirt weitgehend unbemerktes Eindringen in dessen Atmungsorgane erlaubt. 2. Negative Phototaxis oder aber Photophobie, die die Tiere veranlaßt in dunkle Spalten oder Löcher zu kriechen, als welche auch die Atemöffnungen der Reptilien in Frage kamen. 3. Hohes Feuchtigkeitsbedürfnis oder zumindest eine entsprechende Toleranz, welch ersteres ebenfalls ein Einkriechen in die Nasenlöcher mitveranlaßt haben könnte und welch letztere einen Aufenthalt in der feuchtigkeitsgesättigten Luft der Atmungsorgane ermöglichte. 4. Die Fähigkeit sich von breiigen bis flüssigen Substanzen, womöglich saugend zu ernähren, da als Nahrung zunächst wohl nur Exsudate oder anzustechende Gewebe zur Verfügung standen.

Diese Voraussetzungen sind z. B. bei vielen Acari erfüllt und haben sicher wesentlich dazu beigetragen, ihnen den Weg zum Entoparasitismus zu ebnen. Aus den oben ausführlich erörterten Gründen kommen Acari, entgegen einer alten, auch heute noch verbreiteten Ansicht, als Vorfahren der Pentastomiden jedoch nicht in Frage. Aber auch unter den von uns als Ahnenformen postulierten ursprünglichen „Protomyriapoden“ dürften Vertreter gewesen sein, die entsprechende Präadapta-

tionen besaßen. So lebten nach GHILAROV (1956—1958, zitiert nach GÜNTHER 1962, p. 385) gerade die Ahnen der Antennaten in „hypogäischen Biotopen“, die entsprechende Lebensbedingungen bieten. Von den rezenten Gruppen stehen nach allgemeiner Ansicht vor allem die Symphylen, aber auch die in vielem freilich extrem abgewandelten Collembolen den „Protomyriapoden“ noch relativ nahe (s. o.). Wenden wir uns deren Ökologie zu, so zeigt sich, daß sowohl die Symphylen als auch die Collembolen ausschließlich sehr kleine Formen (meist um 4—5 mm Länge) stellen, die als Bewohner des Erdbodens hohe Luftfeuchtigkeit benötigen und Licht meiden. Letzteres kommt am deutlichsten darin zum Ausdruck, daß ihnen vielfach die Augen fehlen. Als Nahrung dient den meisten (Collembolen, Pauropoden, Symphylen) vermoderndes und halbflüssiges Material, das leckend oder saugend aufgenommen wird (TIEGS 1947). Biologisch-ökologisch sind demnach zweifellos auch für diese Gruppen die zu erwartenden Präadaptationen gegeben.

Die Tatsache, daß manche Pentastomiden im Vergleich zu den geforderten Ahnen relativ großwüchsig sind (die größten unter ihnen, so *Linguatula serrata* und *Armillifer armillatus* werden im weiblichen Geschlecht 10—14 cm lang), darf als Folge des Parasitismus angesehen werden. Bezeichnenderweise sind die ursprünglichen Vertreter aus der Ordnung Cephalobaenida stets erheblich kleiner (1—3 cm).

Ein solches Anwachsen der Körpergröße ist als Folge des Parasitismus z. B. auch bei den Nematoden festzustellen, deren freilebende Arten höchstens 2—3 mm lang werden, während unter den Parasiten solche mit 30—40 cm Körperlänge nicht selten sind, ja meterlange Tiere vorkommen.

Zusammenfassung

Die Pentastomiden (Linguatuliden) stellen als hochspezialisierte Parasiten der Amnioten den Systematiker vor schwierige Aufgaben, da wesentliche Züge ihrer Grundorganisation teils durch Reduktion, teils durch Adaptation derart stark abgewandelt sind, daß Verwandtschaftsbeziehungen sich nur schwer erkennen lassen. Ihre Stellung im System ist daher bis heute recht unstritten. Meist werden sie zusammen mit den Tardigraden und Onychophoren als Pararthropoda geführt, von den Anneliden abgeleitet und vor die Arthropoden gestellt. Auch die alte Anschauung, in ihnen abgeleitete Acarina (also Cheliceraten) zu sehen, wird noch vielfach vertreten.

Vorliegende Arbeit versucht durch das Studium eines die „Körpergrundgestalt“ repräsentierenden Embryonalstadiums von *Reighardia sternae* neue Ansatzpunkte für eine Diskussion der phylogenetischen Ableitung der Pentastomiden zu gewinnen. Da auch die innere Organisation der Keime erstmals dargestellt werden konnte, gelang es unter anderem vor allem in der Entwicklung der Extremitäten, des Coeloms, der Ganglien sowie im Bau des primären Dorsalorgans Eigenschaften zu

ermitteln, die z. T. erst eine Interpretation mancher Züge der adulten Tiere erlauben und sich systematisch auswerten lassen, da ursprüngliche Zustände „rekapituliert“ werden.

Folgende Ergebnisse werden ausführlich dargestellt und diskutiert:

Die vom Ovar zu ihrer weiteren Entwicklung in den Uterusblindsack abgegebenen, zahlreichen Eier scheinen sich synchron zu entwickeln und erfahren dabei eine starke Größenzunahme. Diese führt zu einer frühzeitigen *Ruptur des Chorions*, das abgestreift wird und zwischen den Eiern im Uterusblindsack liegen bleibt. Die Keime sind nun von einer starken Blastodermcuticula umgeben, die auf der Dorsalseite einen Porus als Mündung des *primären Dorsalorgans* aufweist. Dieses sich früh bildende Organ stellt eine in der Rückenregion des Embryos gelegene umfangreiche Drüse dar. Sie produziert ein schleimiges Sekret, das eine weitere, geschlossene „Schleimhülle“ um die Blastodermcuticula aufbaut. Von diesen beiden, fälschlich als „Eischalen“ bezeichneten Hüllen umgeben wird die Primärlarve vom Muttertier abgelegt. Eine Ernährung der Embryonen im Uterus findet nicht statt.

Der Embryo trägt vier Paar *Anhänge*. Davon steht das erste Paar dorsolateral in Höhe der Stomodaeumöffnung und ist als erste Antenne anzusprechen. Postoral finden sich ventrolateral angeordnet drei Paar Anhänge, die als zweite Antenne, Mandibeln und erste Maxillen zu betrachten sind. Jedem dieser Anhänge entspricht im Inneren ein Paar Ganglien und ein Paar Coelomanlagen. Hinter dem letzten Extremitätenpaar ist noch eine wenig entwickelte Mesodermanlage zu erkennen, die ein letztes Segment repräsentiert (Postmaxillarsegment = 2. Maxille), das jedoch keine Anhänge trägt. Alle postoralen Anhänge sind in einen Coxopodit und einen Telopodit gegliedert, stellen also „Arthropodien“ dar.

Insgesamt besteht der Embryo aus einem *Acron und fünf Segmenten* (einschließlich erster Antenne), denen sich eine „Caudalpapille“ anschließt. Da sämtliche fünf Segmente der Primärlarve im Verlauf der weiteren Entwicklung in den Kopf der adulten Tiere einbezogen werden, müssen wir die erste Larve der Pentastomiden als „oligomeren Kopfkeim“ betrachten, vergleichbar etwa den Nauplien der Crustaceen oder der Protaspis der Trilobiten.

Die *Coelomanlagen* zeigen eine Gliederung in je einen ventralen, ventrolateralen und dorsolateralen Abschnitt. In letzterem sind die Urgeschlechtszellen untergebracht. Die Coelomanlagen sind mit einer deutlichen Höhle versehen und segmental gegliedert. Auch die erst wenig entwickelten *Ganglienanlagen* weisen eine solche Gliederung auf. Das Ganglion der ersten Antenne (Deutocerebralganglion) entwickelt sich über ein „Ventralorgan“. Anlagen eines Protocerebrums scheinen zu fehlen.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung (die nicht direkt verfolgt werden konnte) werden die Segmente des Larvenkörpers, die als *Deutometameren* zu betrachten sind, zur Kopfregion des adulten Tieres, wobei

sich die zweite Antenne präoralwärts verlagert und zu einem rudimentären Sinnesorgan („Frontalorgan“) wird. Auch die Anlage der ersten Antenne ergibt ein wenig entwickeltes Sinnesorgan. Von den vier beim Embryo angelegten Ganglienpaaren werden drei in das „Gehirn“ einbezogen, das als „sekundäres Syncerebrum“ zu werten ist. Dieses besteht bei *Reighardia* (und den übrigen ursprünglichen Pentastomiden) demnach 1. aus den Ganglien des 1. Antennensegments, die zum Deutocerebrum werden, welches größtenteils lateral vom Ösophagus liegt, jedoch noch eine ganglienhaltige, supraösophageale Kommissur aufweist, 2. aus den Ganglien des zweiten Antennensegments (= Prämandibularsegment), die das Tritocerebrum aufbauen, sehr weit nach vorne rücken und eine subösophageale Kommissur ausbilden und 3. aus den Ganglien des Mandibularsegmentes, die sich eng an das Tritocerebrum anschließen und allein das „Subösophagealganglion“ repräsentieren. Dieses innerviert das vordere Hakenpaar. Ein Protocerebrum ist nicht entwickelt, was wohl mit dem Fehlen der Augen im Zusammenhang steht. Die Ganglien des ersten Maxillarsegmentes imponieren bereits als erstes freies Ganglienpaar des Bauchmarks, liegen jedoch noch im Kopf und innervieren das hintere Hakenpaar. Ihnen folgen noch zwei weitere freie Ganglienpaare, von denen das vordere an der Kopf-Rumpf-Grenze liegt.

Der *Kopf* der Pentastomiden wird demnach von einem Acron und vier Segmenten aufgebaut, denen sich ein fünftes mehr oder weniger eng anschließt. Von den Coleomanlagen der Larve bleiben beim adulten Tier nur Reste erhalten, die Leibeshöhle stellt demnach ein Mixocoel dar.

Der gesamte *Rumpf* wird erst während der Postembryonalentwicklung offensichtlich von einer hinteren Sprossungszone aus angelegt (Anamorphose) und wird von einer größeren Anzahl echter Segmente (Tritometameren) aufgebaut.

Unter der Epicuticula der alten geschlechtsreifen Tiere finden sich stempelförmige Konkremente, welche abgelagerte *Eakrete* darstellen dürften, die somit über die Haut ausgeschieden werden.

Ein *Vergleich* der bei den Pentastomiden aufgefundenen Charaktere mit denen anderer Articulaten ergibt zunächst, daß diese Parasiten ohne jeden Zweifel *echte Arthropoden* darstellen und in ihrer Organisation trotz mancher Reduktionserscheinungen deutlich über der der Anneliden, Onychophoren und Tardigraden stehen. Von den vielen typischen Arthropodencharakteren wird besonders das primäre Dorsalorgan ausführlich diskutiert und mit entsprechenden Bildungen vor allem der Crustaceen, Symphylen, Pauropoden und Collembolen verglichen. Die *primären Dorsalorgane* verschiedener Arthropoden sind wenigstens zum Teil als homologe Bildungen zu betrachten. Sie scheinen ein altes Arthropodenerbe darzustellen. Ihre Funktion bestand ursprünglich wohl darin, bei der Sprengung der Eischale oder der Blastodermtcuticula mitzuwirken. Bei den Pentastomiden bleibt die Sekretion des Dorsal-

organs über lange Zeit der Embryonalentwicklung erhalten und führt zum Aufbau einer geschlossenen äußeren Schleimhülle.

Von den Euarthropoden weitergehend wird versucht die Pentastomiden immer engeren systematischen Kategorien zuzuordnen und die entsprechenden „Schwestergruppen“ jeweils auszuschließen. Dies führt zunächst zum Ausschluß der Chelicerata, da den Pentastomiden u. a. Mitteldarmdrüsen fehlen, ihnen jedoch ein Deutocerebrum zukommt. Auf Grund des Kopfbaues und anderer Charaktere lassen sich die Zungenwürmer als Mandibulaten kennzeichnen. Eine Zuordnung zu den Crustacea scheidet an der Anzahl der Deutometameren (bei Pentastomida 5, bei Crustacea 3), dem Bau der Mesodermanlagen, der Tagmosis und an ökologischen Gründen (Pentastomida sind primär Landtiere, Crustacea primär Wassertiere). Dagegen lassen sich die Zungenwürmer gut bei den Antennata einfügen. Unter diesen kommen als Ahnenformen nur die „Myriapoda“ in Frage, mit deren „Primitivgruppen“ (vor allem Diplopoden, Pauropoden und Symphylen) die Pentastomiden eine solche Fülle basaler Charaktere gemeinsam haben, daß es unmöglich ist, sie an dieser Stelle alle zu nennen. Betont sei hier nur, daß auch bei den Pentastomiden die Geschlechtsöffnung vorne am Rumpf liegt (zweites bis drittes Rumpfsegment), das Gnathocephalon nur aus zwei Segmenten besteht, sie also ebenso wie die Pauropoden und vielleicht auch die Diplopoden „Dignatha“ sind und auch habituell einige Übereinstimmungen bestehen. Da die Collembolen und andere Entognatha ebenfalls auf primitive Myriapoden („Protomyriapoda“) zurückgehen, bestehen auch zu ersteren gewisse Beziehungen. Nach Wertung aller Organisationszüge der Pentastomida ergibt sich, daß als Ahnenformen nur Protomyriapoden in Frage kommen, wie sie auch von vielen mit Fragen der Phylogenie der übrigen Antennaten befaßten Forschern als Basisgruppe gefordert werden. Als nächste rezente Verwandte der Zungenwürmer haben vor allem die Pauropoden und Diplopoden zu gelten, die ebenfalls auf „Protomyriapoda“ zurückgehen.

Ökologische und morphologische Fakten sprechen dafür, daß die freilebenden Ahnenformen der Pentastomiden relativ kleinwüchsige, feuchtigkeitsliebende und lichtscheue Bodenbewohner („hypogäischer Biotop“) waren, wie solche sich heute noch unter den Symphylen und Pauropoden finden. Von den „Präadaptationen“ derartiger Gruppen ausgehend, konnte der Schritt zum Parasitismus getan werden, wobei als ursprüngliche Wirte die Reptilien zu gelten haben, in denen es wohl im Laufe des Mesozoikums zur Entfaltung der Pentastomiden kam.

Anhang

Während der Drucklegung dieser Arbeit hat ESSLINGER (1962b) über die Morphologie der Eier und der Primärlarve des Schlangparasiten *Porocephalus crotali* (Porocephalida) berichtet. Auch er spricht

von zwei Eischalen (shell membranes), einer äußeren flexiblen (die wohl der „Schleimhülle“ von *Reighardia sterna* entsprechen dürfte) und einer 3—4 μ dicken inneren (die ich als Blastodermcuticula bezeichne). Letztere besteht nach ESSLINGER aus drei Schichten, weshalb dieser Autor vom „inner shell complex“ spricht. Demnach läßt sich bei *P. crotali* offensichtlich eine Schichtung der Blastodermcuticula nachweisen, die sich bei *Reighardia* nur im Bereich des Porus erkennen läßt, wo die anders strukturierte Manschette gewissermaßen einer „Mittelschicht“ der Blastodermcuticula entsprechen könnte (s. oben S. 518 und Abb. 22a u. 23). Über den Feinbau des Dorsalorgans macht auch ESSLINGER keine weiteren Angaben, glaubt jedoch an dessen Drüsenfunktion und hält für möglich, daß „... the material producing the gelatinous coat of the egg could have been elaborated by or into the dorsal organ in earlier development...“. Da ESSLINGER die bereits geschlüpfte Primärlarve untersuchte und keine Schnitte anfertigte, konnte er nur zu dem Schluß kommen, daß „... it seems unlikely that a secretory function is still retained by the dorsal organ in the fully developed larva (p. 461)“. Von der inneren Organisation der Primärlarve beschreibt ESSLINGER ein großes, in der Mitte verschmolzenes und ungegliedertes „circumoesophageales Ganglion“, das vom vorderen bis zum hinteren Beinpaar reicht. Dies scheint darauf hinzudeuten, daß die starke Konzentration der Ganglien bei den Porocephalida (s. S. 530), bereits bei der vollentwickelten Primärlarve angebahnt wird. Ferner zeigt *Porocephalus crotali* vier Paar „irregular giant cells“, die meiner Meinung nach Urgeschlechtszellen sein könnten. ESSLINGER hat nur zwei Paar unsegmentierte Extremitäten festgestellt, was für Porocephalida die Regel zu sein scheint. Diese Extremitäten sind hohl und stehen mit den Körperhöhlen in Flüssigkeitsaustausch. Die Klauen können durch Muskeln eingezogen und durch Flüssigkeitsdruck wieder ausgestreckt werden. Dies würde an die Verhältnisse bei den Arthrotardigrada (Tardigraden) erinnern, bei denen ebenfalls der distale Beinabschnitt in den proximalen eingezogen werden kann (vgl. KAESTNER 1954/59).

Literatur

Das Verzeichnis ist in zwei Abschnitte gegliedert: *a* bringt die speziell sich auf Pentastomida beziehende Literatur, *b* bringt auf Articulata allgemein oder auf morphologisch-phylogenetische Probleme sich beziehende Literatur.

a

- BAER, J. G.: Ecology of animal parasites. Urbana: Illinois press 1952. 224 pp.
 BENEDEN, P. G. VAN: Recherches sur l'organisation et le développement des Linguatules (Pentastoma), suivies de la description d'une espèce nouvelle provenant d'un Mandrill. Mem. Acad. Bruxelles, Ser. III, Zool. 23, 1—38 (1849).
 BRUMPT, E.: Précise de Parasitologie. Paris: Masson & Cie. 1949.

- CUENOT, L.: Les Pentastomes. In GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, Tome IV, p. 61—75. Paris: Masson & Cie. 1949.
- Phylogénèse de règne animal. In GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, Tome I, p. 1—33. Paris: Masson & Cie. 1952.
- DUBININ, W. B.: Subtype chelicerophora W. DUBINEN nom. nov. and its position in the system. *Zool. Zh.* **38**, 1163—1188 (1959).
- DUBININA, M. N., and L. A. SMOGORZHEVSKAYA: On *Reighardia sterna* described as *Squamofilaria macrovata*. *Mag. Parasit. Leningad* **16**, 213—216 (1956).
- ESSLINGER, J. H.: The development of *Porocephalus crotali* in experimental intermediate host. *J. Parasit.* **48**, 452—456 (1962a)
- Morphology of the egg and larva of *Porocephalus crotali*. *J. Parasit.* **48**, 457—462 (1962b).
- FAUST, E. C.: Linguatulids from man and other hosts in China. *Amer. J. trop. Med.* **7**, 311—322 (1927).
- FILIPPI, F. DE: Nuova *Linguatula* con embrioni di particolare forma. *Arch. Zool. Anat. Fisiol.* **1**, 62—68 (1861).
- FÜLLEBORN, F.: Entwicklung von *Porocephalus* und dessen pathologische Bedeutung. Beiheft 1 zum Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. **23** (1919).
- GIGLIOLI, G. S.: Observations sur la morphologie de l'oeuf et de l'embryon chez *Porocephalus clavatus*. *Bull. Soc. Path. exot.* **20**, 260—270 (1927).
- GRETILATT, S., et E. BRYGOO: *Raillietiella chamaeleonis* n. sp. premier espèce de Cephalobaenida signalée à Madagascar. *Ann. Parasit. hum. comp.* **34**, 112—120 (1959).
- HAECKEL, E.: Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere. Berlin: 1896.
- HAFFNER, K. v.: Die Körpermuskulatur von *Porocephalus armillatus*. *Zool. Anz.* **59**, 270—276 (1924).
- Die Drüsen von *Porocephalus armillatus*. *Zool. Anz.* **60**, 126—136 (1924).
- Die systematische Stellung der Linguatuliden. *Zool. Anz.* **61**, 209—218 (1924).
- Über das Nervensystem von *Porocephalus armillatus*. *Zool. Anz.* **61**, 183—186 (1924).
- Die Linguatuliden-Zungenwürmer. In: SCHULZE, *Biologie der Tiere Deutschlands*, Teil 13, S. 1—8. Berlin: Gebr. Borntraeger 1925.
- Sinnesorgane und Metamerie der Linguatuliden. *Verh. dtsch. zool. Ges.* **31**, 136—141. Leipzig 1926.
- Die Sinnesorgane der Linguatuliden, nebst einer Besprechung über die systematische Stellung dieser Tiergruppe. *Z. wiss. Zool.* **128**, 201—252 (1926).
- HETT, M. L.: On the family Linguatulidae. *Proc. zool. Soc. Lond.* **1924**, 107—159
- HEYMONS, R.: 2. Beitrag zur Systematik und Morphologie der Zungenwürmer. *Zool. Anz.* **55**, 154—167 (1923).
- Pentastomida. In KÜKENTHAL, *Handbuch der Zoologie*, Bd. 3, S. 79—131. Berlin: Walter de Gruyter & Co. (1926a).
- Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Raillietiella*. *Zool. Anz.* **67**, 45—56 (1926b).
- Pentastomida. In BRONNS *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, Bd. 5, 4. Abt., I. Buch, S. 1—268. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft 1935.
- Einige bemerkenswerte Pentastomiden aus Larcertliern. *Z. Parasitenk.* **10**, 675—690 (1939).
- , u. H. VITZTHUM: Beiträge zur Systematik der Pentastomiden. *Z. Parasitenk.* **8**, 1—103 (1936).
- IHLE, I. E. W.: Systematische Stellung der Pentastomen. *Biol. Zbl.* **19**, 608—614 (1899).
- KAESTNER, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Teil I, Wirbellose. Jena: Gustav Fischer 1954—1959.

- KEEGAN, H. L.: Observation on the Pentastomid *Kiricephalus coarctatus*. Trans. Amer. micr. Soc. **62**, 194—199 (1943).
- KULAGIN, N.: Zur Naturgeschichte des *Pentastomum denticulatum*. Zbl. Bakt. **24** (1898).
- LEUCKART, R.: Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg: Wintersche Verlagshdlg. 1860.
- MAHON, J.: A new species of *Raillettiella*, a pentastomid from the bearded lizard, *Amphibolurus barbatus*. Proc. zool. Soc. Lond. **124**, 509—516 (1954).
- MARCUS, E.: On the evolution of the animal phyla. Quart. Rev. Biol. **33**, 24—58 (1958).
- NOC, F.: Sur l'embryon acariforme et les stades larvaires des Linguatulides. Bull. Soc. Path. exot. **16**, 340—346 (1923).
- OSCHÉ, G.: „Arthropodencharaktere“ bei einem Pentastomiden-Embryo (*Reighardia sternaee*). Zool. Anz. **163**, 169—178 (1959).
- PIEKARSKI, G.: Lehrbuch der Parasitologie. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1954.
- RAUTHER, M.: Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden und einiger ihnen nahestehender Vermalier. Erg. u. Fortschr. Zool. **1**, 491—596 (1909).
- REMANE, A.: Vermes. In BERTALANFFY, Handbuch der Biologie, Bd. 6, S. 150. Konstanz: Akademischer Verlag Athenaion 1958.
- SAMBON, L. W.: A synopsis of the family Linguatulidae. J. trop. Med. Hyg. **25**, 188—208, 391—428 (1922).
- SCHUBÄRT, T. D.: Über die Entwicklung des *Pentastomum taenioides*. Z. wiss. Zool. **4**, 117—118 (1853).
- SHIPLEY, A. E.: An attempt to revise the family Linguatulidae. Arch. de Parasitol. **1**, 52—80 (1898).
- STILES, W.: Bau und Entwicklungsgeschichte von *Pentastomum proboscideum* und *P. subcylindricum*. Z. wiss. Zool. **52**, 85—155 (1891).
- ULRICH, W.: Vorschläge zu einer Revision der Großeinteilung des Tierreichs. Zool. Anz., Suppl. **15**, 244—271 (1951).
- WARD, H. B.: On *Reighardia*, a new genus of Linguatulidae. Proc. Amer. Ass. adv. Sci. **48**, 254 (1899).

b

- AUBERT, I.: L'origin et l'évolution des Insectes. Bull. Soc. vaud. Sci. Nat. **64**, 461—477 (1950).
- AX, P.: Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich. Neue Brehmbücherei, Bd. 258 Wittenberg: Ziemsen Verlag (1960).
- BALFOUR, F. M.: The anatomy and development of *Peripatus capensis*. Quart. J. micr. Sci. **23**, 213—259 (1883).
- BEER, G. R. DE: Embryology and evolution. Oxford 1930.
— Embryos and ancestors, 3. Aufl. Oxford: University Press 1958.
- BERLEMISCHEW, W. N.: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen, Bd. 1 u. 2. Berlin: Dtsch. Verlag d. Wiss. 1958 u. 1960.
- BESSELS, E.: Einige Worte über die Entwicklungsgeschichte und den morphologischen Wert des kugelförmigen Organes von Amphipoden. Jena. Z. Med. Naturw. **5**, 91—101 (1869).
- BOELITZ, E.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Collembolen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **57**, 375—432 (1933).
- BOETTGER, C. R.: Die Stämme des Tierreichs in ihrer systematischen Gliederung. Abh. braunschweig. Wiss. Ges. **4**, 238—300 (1952).
- Die systematische Stellung der Apterygota. Proc. 10. Int. Congr. Entomology **1**, 509—516 (1958).

- BULLAR, I. F.: On the development of the parasitic Isopoda. Phil. Trans. B. **169**, 507—509 (1878).
- BUTT, F. H.: The role of premandibular or intercalary segment in head segmentation of insects and other arthropods. Trans. Amer. entomol. Soc. **83**, 1—30 (1957).
- The structure and some aspects of development of the onychophoran head. Smiths. Miscell. Coll. **137**, 43—60 (1959).
- Head development in the arthropods. Biol. Rev. **35**, 43—91 (1960).
- CHEN, H. S.: The origin and evolution of the class Insecta. Acta entomol. Sinica **5**, 1—43 (1955).
- CLAYPOLE, A. M.: The embryology of the apterygota. Zool. Bull. **2**, 69—76 (1898).
- CUENOT, L.: Les Onychophores. In GRASSÉ, Traité de Zoologie, Tome 6, p. 3—37. Paris: Masson & Cie. 1949.
- DAHL, E.: On the differentiation of the topography of the Crustacean head. Acta zool. **37** (1956).
- DAWYDOFF, C.: Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Paris: 1928.
- DENIS, J. R.: Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles, suivies de considération sur la morphologie de la tête des insectes. Arch. Zool. exp. gén. **68**, 1—291 (1928).
- Sous-classe des Aptérygotes. In GRASSÉ, Traité de Zoologie, Tome 9, p. 111—275. Paris: Masson & Cie. 1949.
- DOHRN, A.: Die Überreste des Zoea-Stadiums in der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Crustaceen-Familien. Jena. Z. Med. Naturw. **5**, 471—491 (1870).
- Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. Jena. Z. Med. Naturw. **5**, 471—491 (1870).
- EVANS, H. E.: Some comments on the evolution of the Arthropoda. Evolution **13**, 147—149 (1959).
- EWING, H. E.: The origin and classification of the Apterygota. Proc. entomol. Soc. Washington **44**, 75—98 (1942).
- FEUSTEL, H.: Untersuchungen über die Exkretion bei Collembolen. Z. wiss. Zool. **161**, 209—237 (1958).
- GROBEN, C.: Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arb. zool. Inst. Wien **2**, 1—66 (1879).
- GÜNTHER, K.: Systematik und Stammesgeschichte der Tiere. Fortschr. Zool. **14**, 268—547 (1962).
- HAGAN, H. R.: Embryology of the viviparous insects. New York 1959.
- HANDSCHIN, E.: Die Bedeutung der Postembryonalentwicklung für die Protozoophora (Collembola). Congr. internat. Entomol. **9** (Amsterdam) Trans. **1**, 235—240 (1952).
- Die systematische Stellung der Collembolen. Proc. 10. Internat. Congr. Entomology Montreal 1956, 499—508 (1956).
- HANSTRÖM, B.: Die Beziehungen zwischen dem Gehirn der Polychaeten und dem der Arthropoden. Z. Morph. Ökol. Tiere **11**, 152—160 (1928).
- Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin 1928.
- Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. Svensk. Vet. Ac. Handl., Ser. III, **18**, 266 pp. (1940).
- HEEGARD, D.: Remarks on the phylogeny of the arthropods. Ark. Zool. (Stockh.) A **37**, 1—15 (1945).
- HENNIG, W.: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Dtsch. Zentralverlag 1950.

- HENNIG, W.: Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entomol. 3 (Sonderheft), 1—63 (1953).
- Meinungsverschiedenheiten über das System der niederen Insekten. Zool. Anz. 155, 21—30 (1955).
- Veränderungen am phylogenetischen System der Insekten seit 1953. Ber. 9. Wanderverslg Dtsch. Entomol. 1962, p. 29—42.
- HEYMONS, R.: Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica 13 (1901).
- Die Entwicklungsgeschichte von *Machilis*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1905, 123—135 (1905).
- HIRSCHLER, J.: Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes*. Z. wiss. Zool. 92, 626—744 (1909).
- Embryogenese der Insekten. In SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie, Bd. 1, S. 570—874. Jena: Gustav Fischer 1928.
- HOFFMANN, R. W.: Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. Zool. Anz. 37, 353—377.
- HOLMGREN, N.: Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriopoden und Insekten. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 56, 1—303 (1916).
- HUGHES, T. E.: Mites or the Acari. London: Atholone Press 1959.
- IMMS, A. D.: The ancestry of insects. Trans. Soc. Brit. Ent. 3, 1—32 (1936).
- The phylogenie of insects. T. Entomol. 88, 63—66 (1945).
- A general textbook of Entomology. London: Methuen & Co. 1957.
- IWANOFF, P. P.: Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Z. Morph. Ökol. Tiere 10, 62—161 (1928).
- Die embryonale Entwicklung von *Limulus moluccanus*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 56, 163—348 (1932).
- JOHANNSEN, O. A., and F. H. BUTT: Embryology of insects and myriapods. New York and London 1941.
- KÄLLEN, B.: Embryological aspects of the concept of homology. Ark. Zool., Ser. II, 12, 137—142 (1959).
- KORSCHOLT, E., u. K. HEIDER: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena: Gustav Fischer 1936.
- LANG, J.: On the pseudoparasitisme of Diplopoda. Vest. Cesk. Spol. Zool. 22, 104—110 (1958).
- LEGENDER, R.: Contribution à l'étude du développement embryonnaire des araignées. Bull. Soc. zool. France 83, 60—75 (1958).
- MANTON, S. M.: Studies on the Onychophora. VII. The early embryonic stages of *Peripatopsis* and some general considerations concerning the morphology of Arthropoda. Phil. Trans. B 233, 483—580 (1948).
- Habits of life and evolution of body design in Arthropods. J. Linn. Soc. Zool. 44, 58—72 (1958).
- Concerning head development in the arthropods. Biol. Rev. 35, 265—282 (1960).
- Experimental Zoology and problems of Arthropod evolution. In RAMSAY and WIGGLESWORTH, The cell and the organisme, p. 234—255. Cambridge: University Press 1961.
- MARCUS, E.: Embryologie der Tardigraden. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 50, 333—384 (1929).
- NUSSBAUM, J., u. W. SCHREIBER: Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Rückenorgane der Crustaceenembryonen. Biol. Zbl. 18, 736—746 (1898).
- OSCHKE, G.: Das Praeadaptationsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. Zool. Anz., 169, 14—49 (1962).
- PAULT, J.: Biologie der primär flügellosen Insekten. Jena: Gustav Fischer 1956.

- PFLUGFELDER, O.: Über den Mechanismus der Segmentbildung bei der Embryonalentwicklung und Anamorphose von *Platyrrhacus amauros*. Z. wiss. Zool. **140**, 650—723 (1932).
- Entwicklung von *Paraperipatus amboinensis* n. sp. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **69**, 443—492 (1948).
- Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Jena: Gustav Fischer 1962.
- PHILIPTSCHENKO, J.: Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. III. Die Embryonalentwicklung von *Isotoma cinerea*. Z. wiss. Zool. **103**, 519—660 (1912).
- PYATAKOV, M. L.: Dorsalorgans of *Argulus* and their relation to the hatching. Quart. J. micr. Sci. **70**, 159—171 (1926).
- RAPPAPORT, R.: The origin and formation of blastoderm cells of gammarid crustacea. J. exp. Zool. **144**, 43—59 (1960).
- REMANE, A.: Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Zool. Anz., Suppl. **14**, 16—23 (1949).
- Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest & Portig 1952.
- Arthropoda. In BERTALANFFY, Handbuch der Biologie, Bd. 6, S. 209—210. Konstanz: Akademischer Verlag Athenaiion 1957.
- Die Geschichte der Tiere. In HEBERER, Evolution der Organismen, p. 340—422. Stuttgart: Gustav Fischer 1959.
- Die Beziehungen zwischen Phylogenie und Ontogenie. Zool. Anz. **164**, 306—337 (1960).
- Probleme der Systematik der Primaten. Z. wiss. Zool. **165**, 1—34 (1961).
- REMINGTON, C. L.: The Apterygota. In: A Century of Progress in the Natural Sciences 1853—1953, 495—505 (1954).
- NEMPEL, J. G.: The embryology of the black widow spider *Latrodectus mactans*. Canad. J. Zool. **35**, 35—74 (1957).
- REUTER, E. R.: Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Acta Soc. Sci. fenn. **36** (1909).
- SCHAROV, A. G.: Comparative ontogenetic method and its application in systematics and phylogenic on the example of the insects. Zool. Zh. **36**, 64—84 (1957).
- Types of insect metamorphosis and their relationship. Rev. Entomol. Russe **36**, 369—376 (1957).
- SCHULZE, P.: Trilobita, Xiphosura, Acarina. Z. Morph. Ökol. Tiere **32**, 181—226 (1937).
- SEDLAG, U.: Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen. Wiss. Z. M.-Luther-Univ. Halle, math.-nat. Reihe **1**, 93—127 (1952).
- Urinsekten. Neue Brehmbücherei, H. 17. Leipzig: Geest & Portig 1953.
- SEIDEL, FR.: Körpergrundgestalt und Keimstruktur. Eine Erörterung über die Grundlagen der vergleichenden und experimentellen Embryologie und deren Gültigkeit bei phylogenetischen Überlegungen. Zool. Anz. **164**, 245—305 (1960).
- SEIFERT, G.: Die Entwicklung von *Polyxenus lagurus*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **78**, 257—312 (1960).
- Die Tausendfüßler. Neue Brehmbücherei, Bd. 273. Wittenberg: Ziemsen 1961.
- SHINO, S. M.: Studies on the embryonic development of *Panulirus japonicus*. J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie Otanimachi **1**, 1—168 (1950).
- SLEWING, R.: Zum Problem der Polyphylie der Arthropodea. Z. wiss. Zool. **164**, 238—270 (1960).
- SNODGRASS, R. E.: Principles of Insect Morphology. New York and London: McGraw-Hill Book Comp. 1935.
- Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. Smiths. Misc. Coll. **97**, 1—159 (No. 6) (1938).
- Z. Morph. Ökol. Tiere, Bd. 52

- SNODGRASS, R. E.: Evolution of the Arthropod Mechanisms. Smiths. Misc. Coll. **138** (No. 2), 1—77 (1958).
- SPETT, G. I.: On the relation between the ontogeny and phylogeny in the Arthropods. Zool. Zh. **36**, 85—99 (1957).
- STARK, D.: Embryologie. Stuttgart: Georg Thieme 1955.
- TERAO, A.: Embryonic development of *Panulirus japonicus*. Jap. J. Zool. **2**, 387—449 (1929).
- TIEGS, O. W.: Embryology of the Symphyla. Nature (Lond.) **143**, 334—343 (1939).
- The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. J. micr. Sci. **82**, 1—225 (1940/41).
- The „dorsal-organ“ of collembolan embryos. Quart. J. micr. Sci. **83**, 153—169 (1942).
- The „dorsal organ“ of the embryo of Campodea. Quart. J. micr. Sci. **84**, 35—47 (1942).
- The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart. J. micr. Sci. **88**, 165—336 (1947).
- The problem of the origin of Insects. Aust. N.Z. Ass. Adv. Sci., Sect. Zool. D, 47—56 (1949).
- , and S. M. MANTON: The evolution of the arthropoda. Biol. Rev. **33**, 255—337 (1958).
- TILLYARD, R. I.: Evolution of the progoneate and opisthgoneate types in the Myriapod-Hexapod-group of terrestrial arthropoda. Amer. J. Sci. **30**, 438—449.
- TUXEN, S. L.: Relationships of Protura. Proc. 10. Internat. Congr. Entomology Montreal 1956, 493—497 (1956).
- The phylogenetic significance of entognathy in entognathous apterygotes. Smith. Misc. Coll. **137**, 379—416 (1959).
- Ontogenie und Phylogenie bezogen auf die apterygoten Insekten. Zool. Anz. **164**, 359—363 (1960).
- ULJANIN, W.: Zur Entwicklungsgeschichte der Amphipoden. Z. wiss. Zool. **35**, 440—460 (1881).
- UZEL, H.: Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Berlin: Friedländer & Sohn 1898.
- VANDEL, A.: Arthropodes. Généralités composition de l'embranchement. In GRASSÉ, Traité de Zoologie, Tome **6**, p. 79—158. Paris: Masson & Cie. 1949.
- WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena: Gustav Fischer 1933.
- Grundriß der Insektenkunde. Jena: Gustav Fischer 1949 u. 1954.
- Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. **9**, 18—231 (1952).
- WEYGOLDT, P.: Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **77**, 51—110 (1958).
- Embryologische Untersuchungen an Ostrakoden: Die Entwicklung von *Cyprideis littoralis*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **78**, 369—426 (1960).
- Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Dekapoden: Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **79**, 223—270 (1961).
- Beobachtungen am Pumporgan der Embryonen der Pseudoscorpione. Zool. Beitr., N.F. **7**, 293—309 (1962).
- WOODLAND, J. T.: A contribution to our knowledge of lepismatid development. J. Morph. **101**, 523—563 (1957).