

Zur Naturgeschichte der *Phronima sedentaria* Forsk.

Von

Prof. Dr. C. Claus in Göttingen.

Mit Tafel XXVI. XXVII.

Fortgesetzte Untersuchungen über den Bau und die Organisation der Hyperiden haben meine Aufmerksamkeit wieder auf den interessanten Bewohner des glashellen Gallert-Tönnchens zurückgelenkt, der wie Diogenes im Fass, Hab und Gut, freilich zugleich auch seine ganze reich gesegnete Nachkommenschaft in den vier Wänden seines Hauses um sich vereinigt mit umherführt. Ueber die Herkunft dieses Tönnchens sind die Acten noch immer nicht geschlossen, obwohl sich schon so zahlreiche Beobachter mit dieser Frage beschäftigt haben. Die einen liessen das Tönnchen nach dem Vorgange LATREILLE's die Leiche einer Beroë, andere den Rest einer ausgefressenen Meduse sein, wieder andere, wie O. W. OTTO, glaubten gar selbstständige Bewegungen des Tönnchens wahrgenommen zu haben und beschrieben dasselbe als ein salpenartiges Thier unter dem Namen *Doliolum*. Auch dachten Manche an Salpen oder verwandte Tunicaten, und selbst der steife Gallertkörper der Heteropoden blieb nicht unerwähnt. In SPENCE BATE's Katalog der Amphipoden aus der Sammlung des Brit. Museums finde ich die Angabe, dass DESMAREST unsere *Phronima* in der Leibeshöhle von Beroë und *Pyrosoma* aufgefunden zu haben behauptete. Eine frühere¹⁾ Mittheilung von mir über die Beobachtung eines *Phronima*-hauses, dessen gefelderte von scharfkantigen Pentagonen begrenzte Oberfläche auf die Abstammung von *Pyrosoma* hinwies, hatte im Zusammenhang mit weiteren aus der Structur des Tönnchengewebes abgeleiteten Schlüssen die Frage bis zu einem bestimmten Grade von Sicherheit entschieden, jedoch vermuthlich weil sie vereinzelt geblieben war, keine weitere Beachtung gefunden. Auch hatte ich mich selbst

1) C. CLAUS, Bemerkungen über *Phronima sedentaria* Forsk und *elongata* n. sp. Diese Zeitschr. Bd. XII, 1863.

vielleicht allzu vorsichtig ausgesprochen in den Worten: »Ebenso sucht sich wahrscheinlich die junge Phronima, wenn sie das Brutlager verlassen hat, eine junge Pyrosoma auf und findet in ihr das Material zur Ernährung und einen Wohnort, den sie selbstständig durch die Schwimmfüsse des Abdomens gleich einem Nachen fortbewegt. Bietet das Tönnchen dem heranwachsenden Thiere keinen Nahrungsstoff mehr, so wird ein grösseres gewählt und zuletzt das Brutgeschäft begonnen. Was man zunächst meiner gewiss nicht ganz unbegründeten Zurückführung entgegen halten wird, ist die Frage, wesshalb sich niemals Ueberreste der Einzelthiere, sondern nur die Reste des gemeinsamen Mantels an den Tönnchen finden? Ich gebe gern zu, dass der Nachweis der Einzelthiere zu einem endgültigen Beweise nothwendig ist.«

Diesen Nachweis bin ich gegenwärtig zu geben im Stande. Unter einer grossen Zahl von Phronimagehäusen (aus dem Mittelmeer, dem atlantischen Ocean und von der Westküste Südamerikas), die ich seither näher anzusehen Gelegenheit hatte, liessen zwei¹⁾ Exemplare zum Beweise nichts zu wünschen übrig, da in ihnen der Pyrosomarauber gewissermaassen auf der That ertappt war.

Beides sind verhältnissmässig kleine Pyrosomen, deren Wandung noch zum Theil in unversehrtem Zustande sich befindet, während der enge Hohlraum vom Kopf und Leib der Hyperide angefüllt ist. Einzelne Individuen der Tunicatencolonie sind schon zerstört, andere dagegen, besonders am geschlossenen Ende noch vollkommen intact. Hier erscheint die Mantelsubstanz dicker und fester, an den angefressenen Stellen dünner und leichter dehnbar. Kein Zweifel, dass mit dem Ausfressen des Inhalts die Ausweitung und Ausspannung der gemeinsamen Mantelsubstanz zu dem tonnenförmigen Gallertgehäuse vollendet wird und schliesslich nur noch die warzigen und zipfeligen Erhebungen der Oberfläche (*Doliolum papillosum*, *sulcatum DELLE CHIAJE*) auf den Ursprung hinweisen. Aber auch diese Anhängen später verloren und es kommt hier und da sogar zum Durchbruch der ausgefressenen, auch äusserlich völlig glatten Wandung. Wenn nun auch gegen die Gültigkeit des gegebenen Nachweises kein Widerspruch möglich ist, so könnte man immerhin noch der Ansicht sein dass einzelne Tönnchen zwar von *Pyrosoma* abstammten, der grössere Theil aber von verschiedenen anderen Thiergattungen entlehnt würde mit ähnlicher Freiheit »wie die Schneckenschalen von *Pagurus*«. De mit Bezugnahme auf diesen Einwurf angestellte Vergleich aller mir zu Gebote stehenden Tönnchen hat mich jedoch bei der grossen Ueberein-

1) Ich habe seitdem noch ein drittes viel grösseres Exemplar von *Pyrosoma* mit *Phronima* aufgefunden.

stimmung derselben in Structur und Habitus zu der Ueberzeugung geführt, dass sie sammt und sonders denselben Ursprung haben und ausschliesslich von kleineren und grösseren ausgefressenen Pyrosomen abzuleiten sind.

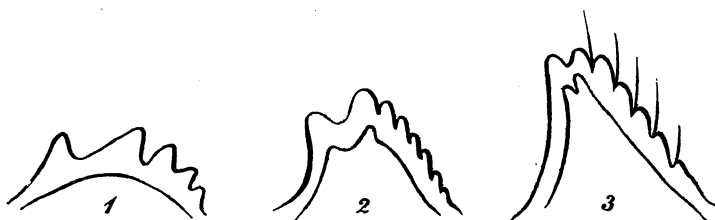
»Wie kommt es aber, dass man niemals Männchen in den Tönnchen beobachtet«. Der Beantwortung dieser schon früher von mir aufgeworfenen Frage bin ich nunmehr durch die Entdeckung der bisher nicht bekannten Männchen von *Phronima sedentaria* näher getreten. Ebenso wenig als PAGENSTECHER, KEFERSTEIN und EHLERS u. A. war es mir weder in Nizza noch Messina geglückt, den Männchen auf die Spur zu kommen. Auch fand ich die in den verschiedenen Museen aufgestellten Exemplare, woher sie auch stammen mochten, stets weiblichen Geschlechts. Nachdem ich mit der männlichen Form von *Phronimella* ¹⁾ *elongata* bekannt geworden war, die ich anfangs unrichtigerweise mit der Gattung *Phronima* vereinigt hatte, schien mir das Männchen von *Phronima sedentaria* im Wesentlichen seinen sexuellen Eigenthümlichkeiten nach ableitbar. Aber erst kürzlich entdeckte ich dasselbe unter den reichen Schätzen von Hyperiden, die mir Herr Dr. BOLAU vom naturhistorischen Museum in Hamburg mit so grosser Liberalität zur Bearbeitung anvertraut hatte, und zwar gleich in zahlreichen Exemplaren von zwei verschiedenen Fundorten, aus dem Atlantischen Ocean und von der Küste Chilis. Zudem erwies sich das Material aus der letztern Quelle so reich und ausgiebig, dass ich mit Hülfe desselben zugleich die Entwicklungsweise der männlichen Sexualeigenthümlichkeiten feststellen konnte. Ausser einer sehr grossen *Phronima*-Mutter von circa 35 Mm. Länge und ihrem geräumigen, stark ausgefressenen und ausgedehnten Tönnchen fanden sich als Inhalt ein und desselben Glases 20 verschieden grosse männliche und 12 weibliche Individuen, welche vermuthlich an gleichem Orte zusammen aufgefischt waren und wahrscheinlich sogar als Brut des grossen Mutterthieres dem Tönnchen zugehörten. Auffallend würde dann freilich nicht nur der so verschiedene Entwicklungsgrad an den Individuen gleicher Brut, sondern auch das lange Verweilen derselben im elterlichen Wohnhause erscheinen. Gewöhnlich trifft man allerdings als Inhalt des *Phronimatönnchens* eine viel zahlreichere, aber minder weit in der Entwicklung vorgeschrittene Nachkommenschaft an. Untersucht man dieselbe jedoch näher, so findet man auch kleinere und grössere Individuen, die einen zurückgeblieben, die andern merklich vorgeschritten, doch keineswegs mit solcher Differenz als im vorliegen-

1) Würzb. naturwissensch. Zeitschr. Tom. III, 1862.

den Falle. Wenn ferner auch in der Regel die Auswanderung der Brut frühzeitig erfolgen mag, so wird man von vornherein doch als wahrscheinlich zugestehn, dass der Zeitpunkt der Zerstreuung mit abhängig von dem frühern oder spätern Verbrauch der in der Wandung des Wohnhauses enthaltenen Nahrungsstoffe, dass demnach die Brut ausnahmsweise bis zum Eintritt der Geschlechtsreife — und diese erfolgt schon bei relativ geringer Grösse — in dem Tönnchen zurückgehalten werden kann.

Die Männchen stimmen in Bau und Gestalt des Körpers im Allgemeinen mit den Weibchen überein. Was sie aber auf den ersten Blick kenntlich macht, ist neben der beträchtlich geringern Körpergrösse die bedeutende Stärke des Hinterleibs und seiner Schwimmfüsse, die offenbar zu einer schnellern Locomotion befähigen (Fig. 3). Dazu kommt die buschige Behaarung der mächtig entwickelten Vorderfüher und der Besitz eines zweiten Antennenpaares, welches dem weiblichen Thier vollkommen fehlt. Das vordere Fühlerpaar, beim Weibchen schwächlich ziemlich cylindrisch und nur 2gliedrig, ist im männlichen Geschlecht wie bei allen Hyperidenmännchen als Sitz einer viel reichern, feineren Sinnesempfindung mit einer Unzahl feiner, langer Haare bedeckt (Fig. 7). Diese entspringen auf kleinen, dicht gruppirten Poren an der Oberfläche des keulenförmigen Schaftes, dessen Innenraum von einem grossen Ganglion erfüllt wird. Offenbar entspricht dieser Abschnitt der gesamten weiblichen Antenne, hat aber oberhalb des Basalgliedes noch zwei kurze Mittelglieder zur Sonderung gebracht, welche dort vermissen werden. Die Spitze desselben trägt noch eine dünne 5gliedrige Geissel. Weit länger und gestreckter erscheint die Geissel des zweiten Antennenpaares (Fig. 3 b). Dieselbe entspringt auf einem kurzen 3gliedrigen Stiel und besteht aus 12 bis 15 sehr langen und schmalen cylindrischen Gliedern. Die Mundwerkzeuge stimmen, wie eine Vergleichung der Abbildungen (Fig. 8) darthun mag, mit denen der weiblichen Phronima überein, ebenso auch die Beinpaare, letztere wenigstens bis auf den Mangel der zum Brutgeschäft bezüglichen Plattenanhänge. Nur an der Scheere des fünften Beinpaares tritt eine scheinbar bedeutungsvollere Differenz auf, die sich jedoch mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte als von untergeordnetem Werthe aufklärt. Im Gegensatz zu dem einfacheren Zahnfortsatz am Innenrande der weiblichen Greifhand, welcher von den Autoren für *Phr. sedentaria* als Artcharakter hervorgehoben wird, erheben sich hier vier bis fünf zahnartige Zinken (Fig. 11). Vergleicht man jedoch junge weibliche Individuen gleicher oder noch besser geringerer Grösse, so ergiebt sich genau derselbe Befund (vergleiche im Holzschnitt Fig. 4); bei grössern fortpflanzungsfähigen Weibchen treten

die zwei äussern Zähne stärker hervor, und die innern erscheinen als Nebenkerben am Innenrande des zweiten Zahnes (2). So charakterisirt sich rücksichtlich der Scheerenbezahnung die von GUÉRIN als *Phr. atlantica* beschriebene *Phronima*, die nichts als das noch jugendliche, kleine, aber doch schon fortpflanzungsfähige Weibchen der *Ph. sedentaria* Forsk. ist. Bei der grossen ältern Geschlechtsform endlich, der Forskalschen *Ph. sedentaria*, ist der Zahnfortsatz durch Verschmelzung beider Zähne einfach geworden, während die Zahnkerben seines Innenrandes in voller Zahl erhalten auf die ursprünglich gesonderten Zinken zurückweisen (3). Auf den Drüsenapparat der



Scheerenhand (Fig. 44 D) mag hier nur kurz verwiesen sein. Derselbe kommt in gleicher Weise auch beim Weibchen vor und ist eine in den Beinen der Hyperiden überhaupt sehr verbreitete Erscheinung.

Der männliche Geschlechtsapparat (Fig. 3 T und Fig. 4) erscheint durchaus symmetrisch gebaut und besteht jederseits aus einem langgestreckten Hodenschlauche, dessen blindes, etwas erweitertes Ende bis in die vordere Brustgegend reicht und die mit hellglänzenden Kernen versehenen Samenmutterzellen erzeugt. In seinem weitem Verlaufe bildet jeder Schlauch zwei mit Spermatozoen gefüllte Auftreibungen, von denen die obere (β) gleich auf den kurzen Blindschlauch der Samendrüse folgt, die untere viel grössere (γ) eine bereits fertige Spermatophore (*Sp*) einschliesst. Im Anfangstheil des siebenten Thoracalsegmentes biegen die contractilen Ductus ejaculatorii D. j. durch ein feines Muskelnetz ihrer Wandung ausgezeichnet, fast rechtwinklig nach innen um und begegnen sich in einer kurzen conischen Erhebung des Integuments, der Geschlechtspapille (Fig. 4 G. p.), an der sie eng zusammenliegend rechts und links nach aussen münden. Rüksichtlich des Verdauungscanals begnüge ich mich auf zwei Paare kurzer Leberblindsäcke hinzuweisen, die in beiden Geschlechtern am Anfang des weiten und kurzen sackförmigen Magendarmes aufsitzen (Fig. 5 du. d') und auffallender Weise allen bisherigen Beobachtern entgangen sind. Mehr nach der Rückenseite zugekehrt, mündet der Vormagen mit seinen

gezähnelten Kauleisten (x) ohne scharfe Abgrenzung ein, wie überhaupt die Wandung des gesammten Magenabschnittes durch ihre kräftige Ringmuskellage in der Umgebung der Drüsenzellschicht ausgezeichnet ist.

Von besonderm Interesse erscheint die Beantwortung der Frage nach der allmählichen Ausbildung der sexuellen Eigenthümlichkeiten im Laufe der jugendlichen Entwicklung. Mit Bezug auf diese Frage darf ich zunächst an meine frühere Beobachtung von Rudimenten eines zweiten Antennenpaares am Kopfe der jungen *Phronimella elongata*) erinnern. Damals schloss ich auf den spätern Ausfall des untern Paares im weiblichen Geschlecht und glaubte, dass die Phronimiden überhaupt wie die ächten Hyperiden ursprünglich die Anlagen zu beiden Antennenpaaren besitzen mochten, im weiblichen Geschlechte aber nur die vordern zur weitem Entwicklung brächten. Dieser Schluss war freilich, wie es sich jetzt herausstellt, kein richtiger. Bei *Phronima sedentaria* fehlt den kleinen, geschlechtlich noch indifferenten Jungen das hintere Antennenpaar auch der Anlage nach vollkommen. Aber schon an circa 4 Mm. grossen Individuen erkennt man bereits an dem Umfange der noch 2gliedrigen Anlage der Vorderantenne, ob sie männlich oder weiblich werden. Im erstern Fall nimmt das zweite Glied eine bauchig aufgetriebene Form an und erzeugt an der Spitze einen kleinen Fortsatz, an dessen Basis das kleine Büschel von blassen Cuticularfäden aufsitzt. An grössern Formen gewahrt man über und etwas vor dem Augenpaar der Schnauze eine Auftreibung der Kopfhaut, die sich mehr und mehr hornartig vorwölbt und die erste Anlage des zweiten Antennenpaares vorstellt (Fig. 6 b). Die vordere Antenne ist bedeutend vergrössert und enthält ein kleines Ganglion (g), welches den Büschel zarter Cuticularfäden (c) versorgt, zeigt aber bereits eine starke Verdickung des subcuticularen Gewebes, welche zu dem grossen Ganglion verwendet wird (Fig. 6 a).

Schon in diesem Alter bei einer Grösse von etwa 5—6 Mm. wird die Anlage der Samendrüse zu den Seiten des Magendarms bemerkbar, von der sich dann nach hinten ein dünner Faden als Anlage des Vas deferens bis zum Anfang des letzten Brustsegments verfolgen lässt. Der Umfang der Vorderantenne nimmt nun rasch weiter zu und es bildet sich an der Spitze des nunmehr durch Differenzirung eines Mittelgliedes 3gliedrig gewordenen Schaftes ein kurzer, hakenförmig gekrümmter Ausläufer, die Anlage der Geissel (Fig. 7 a, Fig. 2 a), an der drei Ringel bemerkbar werden. Ebenso gliedert sich die hintere

4) Diese Zeitschr. Bd. XII, p. 496, Taf. XIX, Fig. 7 b.

Antenne in einen 3gliedrigen kurzen Schaft und einen langen fadenförmigen Ausläufer, dessen Segmentirung von der Spitze an beginnt (Fig. 7 b). In solcher Gestalt treten uns die jungen Männchen vor der Geschlechtsreife, von etwa 7—9 Mm. Länge entgegen (Fig. 2). Erst im letzten Stadium — nach vorausgegangener Häutung — entfalten sich die vordern Fühlhörner mit ihrem ganzen Reichthum von feinen Haaren, zwischen denen jedoch das ursprüngliche Büschel kurzer, blasser Cuticularfäden mit seinem kleinen Ganglion (*g*) erkennbar bleibt. Auch die Geisseln beider Antennen gewinnen jetzt erst ihre volle Gliederung. Ganz analog verhält sich die Entwicklung der männlichen *Phronimella elongata*, deren Fühlhörner weit länger sind und demgemäss auch aus einer viel grössern Gliederzahl bestehen. Die von mir früher als Männchen abgebildete Form (Würzb. naturwiss. Zeitschr. Tom. III, Taf. VI, Fig. 11) ist das noch junge Männchen vor Eintritt der Geschlechtsreife und vor der Entfaltung sämtlicher Antennenglieder. An dem ausgebildeten Männchen dieser Gattung, welches ich nun auch aufgefunden habe, sind die Antennen viel länger und verhalten sich bezüglich der Ausstattung ähnlich wie die von *Phronima*. Die als noch indifferente Jugendstadien aufgefassten Formen aber beziehen sich auf ganz jugendliche Männchen.

Sämmtliche von mir verglichenen Exemplare von *Phronima* gehören zu ein und derselben Art und weichen nur nach Körpergrösse und Scheerenform des fünften Beinpaars in allen möglichen Uebergängen ab. Mit Rücksicht auf die letztere habe ich schon früher gezeigt, dass die Scheere der kleinen *atlantica* GUÉRIN'S durch Verschmelzung der beiden Zahnfortsätze am Innenrande der Scheerenhand in die Scheerenform der *sedentaria* übergeht, welche somit den vorgeschrittenen Alterszustand der ebenfalls schon geschlechtsreifen *atlantica* vorstellt. Man könnte somit, wenn diese Ausdrucksweise beliebt, innerhalb derselben Art von zwei weiblichen Geschlechtsformen reden, die sich aber doch nur als mit Abweichungen der Gestaltung des Greiforgans verbundene Grössen- und Alterszustände erweisen. In diesem Sinne und in keinem andern habe ich früher schon die von FR. MÜLLER hervorgehobenen Abweichungen in der Bildung der Scheerenhand von *Orchestia Darwinii* zu erklären versucht.

Auch RISSO'S *Phr. custos* fällt als eine durch etwas kräftigere Scheerenform ausgezeichnete Varietät mit *sedentaria* zusammen. Neuerdings hat SP. BATE die von WHITE als *Phr. atlantica* aufgeführte Varietät von Borneo als *Phr. borneensis* unterschieden, obwohl er nicht einmal ausreichende Unterschiede vom Werthe derer einer Varietät von *Ph. custos* und *sedentaria* auffinden konnte und deshalb auch

schliesslich die Ansicht ausspricht, alle drei Formen möchten doch nur Varietäten derselben Art sein. Dies ist denn nun auch ganz bestimmt der Fall, aber zu bedauern bleibt es, dass SPENCE BATE bei solcher Einsicht offenbar in Folge der Liebhaberei, neue Species zu bilden, nicht logisch und consequent verfährt und sich mit der Mühe der Beschreibung und die Wissenschaft mit dem Namen einer unhaltbaren Art belastet. Alle vier vermeintliche Arten fallen demnach zusammen und gehen in der *Phr. sedentaria* Forsk auf, einer Art, welche ohne beträchtlichere Variationen in den wärmern Meeren der östlichen und westlichen Halbkugel weit verbreitet ist.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI, XXVII.

- Fig. 1. Eine *Phronima*, welche sich in ein junges *Pyrosomastöckchen* eingehohrt und einen Theil der *Ascidien* bereits zerstört hat.
- Fig. 2. Junges Männchen von *Phr. sedentaria*. 10—12 Mm. lang.
- Fig. 3. Ausgebildetes, geschlechtsreifes Männchen derselben. *a* Vordere Antenne. *b* Antenne des zweiten Paares. *c* Herz. *T* Hoden. *N* Nervensystem. *M* Magen.
- Fig. 4. Hodenschlauch der einen Seite. *α* Samendrüse. *β* Oberer Samenbehälter. *γ* Spermatophorensack mit der fertigen Spermatophore Sp. D. ej. *Ductus ejaculatorius* rechtwinklig umbiegend, auf der Genitalpapille G. p. sich öffnend.
- Fig. 5. Schlund (*a*), Vormagen (*b*) mit den Zahnplatten *z*, und Magendarm (*c*) mit den Blindschläuchen *d* und Anfang des Dünndarms *e*. *α* Muskelschicht. *β* Drüsenschicht. *γ* Intima.
- Fig. 6. Die beiden Antennen eines jungen Männchens von circa 6 Mm Länge. *a* Obere Antenne. *g* Ganglion. *n* Nerv. *c* Gruppe blasser Faden. *b* Antenne des zweiten Paares. *R* Oberer Rand der von dem Kieferauge gebildeten Erhebung.
- Fig. 7'. Antenne des ersten (*a*) und zweiten Paares eines jungen vor der letzten Häutung stehenden Männchens von 9 Mm. Länge.
- Fig. 7. Vordere Antenne eines geschlechtsreifen Männchens.
- Fig. 8. Mundwerkzeuge. *a* Mandibel. *b* Maxille des ersten Paares. *c* Maxille des zweiten Paares. *d* Unterlippe.
- Fig. 9. Vorderes Bein }
 Fig. 10. Zweites Bein } der Brust.
- Fig. 11. Greifhand des fünften Beines mit der Drüsenzellengruppe *D*.
- Fig. 12. Die drei letzten Segmente des Abdomens mit ihren Gliedmaassen und der Afterklappe.

Fig. 2.

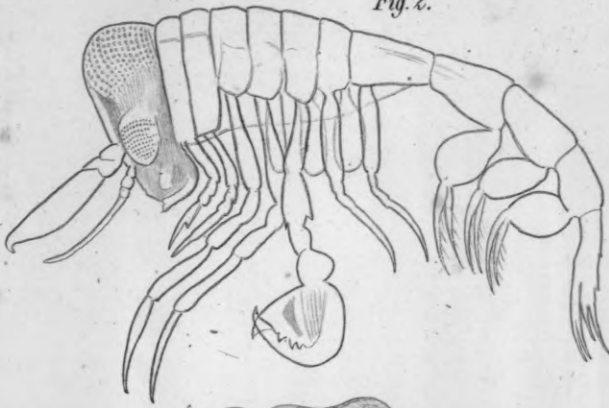


Fig. 1.

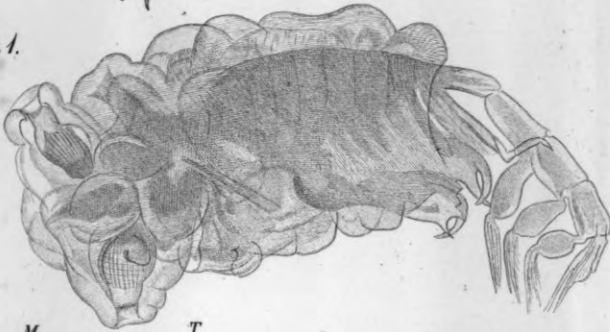


Fig. 3.

