

IX. c<sub>2</sub>**Scaphopoda**

von TERA VAN BENTHEM JUTTING, Amsterdam

Mit 12 Abbildungen

**Charakteristik**

Bilateral-symmetrische Mollusken mit einheitlich röhrenförmiger, leicht gebogener und meist zugespitzter Schale, vorn und hinten offen, einem Elefantenstoßzahn in miniature in der Form ähnlich. Die konvexe Seite ist die Bauchseite. Augen und Kiemen fehlen. Eine kurze Radula kommt vor. Alle *Scaphopoda* sind getrenntgeschlechtlich. Die Entwicklung ist indirekt und führt über ein Wimpereschopflarvenstadium. Sie sind ausschließlich marine Grundbewohner und leben zum größten Teil in erheblichen Tiefen.

Die Schalenform ist charakteristisch für diese Klasse und kommt sonst bei keinem Weichtier vor; wohl aber sind wiederholt Röhren verschiedener tubikoler Würmer fälschlich zu den Skaphopoden gestellt worden.

**Systematik**

Nach moderner systematischer Auffassung zerfällt die Klasse in zwei Familien; beide haben in unserem Gebiete Vertreter und sind durch folgende Merkmale zu unterscheiden:

## Bestimmungsschlüssel.

A. Medianer Radulazahn zweimal so breit wie hoch (Fig. 1); größter Durchmesser der durchweg skulpturierten Schale an der vorderen Öffnung (Fig. 3); Spitze der Schale kann abgeworfen und später wieder neu gebildet werden, so daß dann ein feiner, schlanker Kegel auf der Oberfläche des Stumpfes steht (Fig. 4); Fuß mit einer an der dorsalen Seite unterbrochenen epipodialen Scheide (Fig. 5). 1. Fam.: *Dentaliidae*.

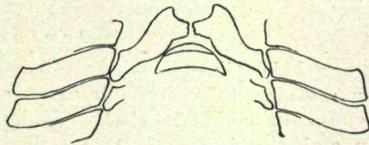


Fig. 1.  
Ausschnitt aus der Radula von *Dentalium entalis* L. — 30:1.

B. Medianer Radulazahn immer weniger als zweimal, oft sogar weniger als einmal so breit wie hoch (Fig. 2); größter Durchmesser der

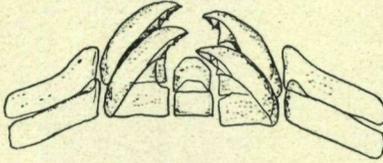


Fig. 2.

Zwei Zahnreihen aus der Radula von  
*Siphonodentalium lofotense* M. Sars.  
Nach SARS. — 50:1

meist glatten Schale in einigen Fällen (z. B. bei der Gattung *Cadulus*) vor der Oralöffnung, so daß die Schale leicht aufgeblasen erscheint (Fig. 8); Tier zur Regeneration der apikalen Schalen- spitze nicht fähig; Fuß ohne epipodale Umhüllung, entweder einfach fingerförmig oder in einer kleinen Scheibe endend (Fig. 7)

## 2. Fam.: *Siphonodentaliidae*.

Zu den *Dentaliidae* gehört nur das Genus *Dentalium*, das in eine Anzahl Subgenera zerfällt, deren Merkmale aber nicht immer zur Bestimmung ausreichen, und die nicht in allen Fällen den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechen.

Die Siphonodentaliiden umfassen die Gattungen *Entalina*, *Siphonodentalium* und *Cadulus*, die auf Grund der Schale in folgender Weise charakterisiert werden können:

- a) Größter Durchmesser an der Oralöffnung; Skulptur besteht aus Längsrippen . . . . . *Entalina* Monterosato.
- b) Größter Durchmesser an der Oralöffnung; keine Skulptur, aber glasartig polierte Oberfläche . . . *Siphonodentalium* M. Sars.
- c) Größter Durchmesser nicht an der Oralöffnung, sondern ungefähr in der Mitte; keine Skulptur, aber polierte Oberfläche

*Cadulus* Philippi.

Von den beiden Meeresbecken, die uns hier interessieren, wird die Ostsee nicht von Skaphopoden bewohnt. Die Spezies der Nordsee s. l. werden unten in Form einer Bestimmungstabelle charakterisiert. Die Unterscheidung der einzelnen Arten ist nicht leicht, weil die Merkmale der Schalen wenig auffallend sind, und man über die Weichteile bisher zu dürftig unterrichtet ist (von manchen sind sie sogar nicht einmal bekannt), als daß man darauf eine anatomisch-systematische Klassifikation gründen könnte.

### 1. *Dentalium* Linné.

Schale röhrenförmig, an beiden Seiten offen, sich vom apikalen zum oralen Pole hin allmählich erweiternd, gebogen (Elefantenzahntypus); Farbe kalkig weiß, porzellanweiß oder glasartig durchscheinend, in einigen Fällen grün, rosa oder lachsfarben; Oberflächenskulptur in allen Übergängen von starker Längsrippung bis zu völliger Glattheit; apikale Öffnung bisweilen wenig tief, V-förmig eingeschnitten, orale Öffnung glattrandig;

1. Schale mäßig gebogen, mit ungefähr 12 bis 16 deutlichen, wenig erhabenen Längsrippen, welche nach der Mundöffnung zu zahlreicher werden, schmutzig weiß, bisweilen matt elfenbeinfarbig,

oft korrodiert, so daß die Skulptur schwer zu erkennen ist; vordere Öffnung kreisrund; Höhe der Schale bis 3½ cm

*D. occidentale* Stimpson.

Nach PILSBRY & SHARP soll *D. abyssorum* Sars mit *D. occidentale* Stimpson identisch sein.

Verbreitung: Dröbak (Christianiafjord); Vadsö; Hardangerfjord; Shetland-Inseln.

Sonstige Horizontalverbreitung: Beide Küsten des N-Atlantik, Grönland, Spitzbergen, Island, Färöer, W-Küste Norwegens.

Vertikale Verbreitung: 100 bis 2000 m.

— Schale ohne deutliche gröbere Längsskulptur, nur mit einer feinen Streifung oder ohne eine solche . . . 2.

2. Schale mit feiner Streifung (Lupenvergrößerung!), die nur gegen den Apex hin etwas deutlicher und dort auch dem unbewaffneten Auge erkennbar wird, jedoch niemals den Charakter von Rippen annimmt; Schale ziemlich gebogen, milchweiß opak, ohne besonderen Glanz, am Gipfel oft gelblich oder fleischfarben; transversale Anwachsringe nicht immer deutlich sichtbar, daneben bisweilen auch unregelmäßige Reparationslinien; vordere Öffnung kreisrund, glattrandig; Schale bis 4½ cm hoch . . . *D. vulgare* Da Costa.  
Verbreitung: Küste von Belgien.

Sonst. Verbr.: Mittelmeer und atlantische Küsten W-Europas.  
Vert. Verbr.: 0 bis 1100 m.

— Keine longitudinale Streifung, nur kreisförmige Wachstumsringe . . . 3.

3. Schale solid, verhältnismäßig kurz und breit (Durchmesser : Länge = 1 : 10 oder 1 : 11); Wachstumsringe deutlich, oft wiederholt repariert, wodurch die Schale wie segmentiert oder geringelt erscheint; Oberfläche elfenbeinfarbig, gewöhnlich glänzend und poliert; am Apex oft schwach V-förmig eingeschnitten und bisweilen braungelb oder lachsfarben; vordere Öffnung manchmal infolge Abnutzung unregelmäßig gerändert; Schale bis 4 cm hoch . . . *D. entalis* Linné.  
Verbreitung: Doggerbank; Dröbak (Christianiafjord); W-Küste Norwegens (Oster-, Hardanger- und Bergensfjord, Bukken, Korsfjord).

Sonst. Verbr.: O- und W-Küste des N-Atlantik an der europäischen Seite von Spitzbergen und den Lofoten bis Spanien, auch im Mittelmeer. Die gemeinste Art unserer Breiten.

Vert. Verbr.: 6 bis 3200 m.

— Schale ziemlich dünn, in Vergleich mit der vorigen Art schlanker und schmaler (Durchmesser : Länge = 1 : 15), weiß, an der Oberfläche nicht glänzend; bis 5½ cm hoch . . . *D. agile* M. Sars.



Fig. 3.  
Schema eines  
*Dentalium*  
(*D. striolatum*  
Stimps.)  
Nach SARS.  
Nat. Gr.

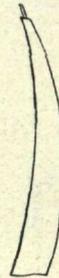


Fig. 4.  
Schale eines  
*Dentalium*  
mit abgebrochener  
und danach regenerierter  
Spitze.

Von verschiedenen Autoren wird *D. agile* nicht als selbständige Spezies anerkannt und nur als Tiefwasservarietät von *D. entalis*



Fig. 5.

Tier eines *Dentalium* von der Ventralseite. a „Pavillon“, b hintere Mantelwulst, c epipodiale Scheide des Fußes, d Mantelglandrüse, e krespiratorisch. Teil der Manteloberfläche, f Fußspitze, g Mantelwulst, h ventrales Gefäß des Mantels.

2: 1.

Nach LACAZE-DUTHIERS a. BRONN (SIMROTH).

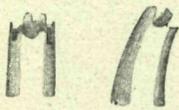


Fig. 6.

Apikale Öffnung von *Siphonodentalium lobatum* Sow. (= *vitreum* Sars non Gmel.),

links von oben, daneben von rechts.

5: 1.

Nach SARS aus BRONN.

Apikale Öffnung lappig eingeschnitten, mit 6 stumpfen Zähnen (Fig. 6); Schale bis 15 mm hoch, glasartig, durchsichtig, poliert, leicht gebogen; vordere Öffnung kreisrund *S. lobatum* (Sowerby).

aufgefaßt; die Art ist charakteristisch für größere Meerestiefen ohne Gezeiten und Strömungen, wo sie im feinen, weichen Schlamm vergraben lebt. Während die meisten Dentalien in Bezug auf die Biegung wenig variieren, kommen gerade bei dieser Art schwach und stark gebogene Individuen vor.

Verbreitung: SW- und W-Küste Norwegens (Hardanger- und Sognefjord, Hvingingö, Aalesund usw.).

Sonst. Verbr.: O- und W-Küste des N-Atlantik, nördlich bis zu den Lofoten, südlich bis zu den Azoren und Ascension; Mittelmeer.

Vert. Verbr.: 343 bis 1190 m.

## 2. *Entalina* Monterosato.

Schale gebogen, der von *Dentalium* sehr ähnlich; Farbe kalkweiß oder cremefarben, Oberflächenskulptur über die ganze Länge hinweg aus hervorstehenden Rippen bestehend; apikale Öffnung eng im Verhältnis zu der anderer *Siphonodentaliidae*.

Schale glanzlos, nach der Spitze zu stark gebogen und hier mit 5 ziemlich starken Leisten versehen, wodurch der Querschnitt nahezu regelmäßig fünfeckig ist; in den Tälern zwischen diesen größeren Rippen eine Anzahl schwächere; nach der Oralöffnung zu verschwindet die Skulptur der 5 primären Rippen allmählich, und es bleiben nur die sekundären, etwa 25 bis 30 an Zahl übrig; Schale nicht einmal 1½ cm hoch.

## *E. quinquangularis* (Forbes).

Verbreitung: Dröbak (Christianiafjord); Hasvig; Hardanger-, Bergens- und Osterfjord. Sonst. Verbr.: W-Küste Norwegens bis zu den Lofoten.

Vert. Verbr.: 10 bis 1300 m.

## 3. *Siphonodentalium* M. Sars.

Schale dünn, gebogen, sich nicht so rasch verjüngend, wie bei den Vertretern der vorigen Gattungen; Farbe undurchsichtig weiß oder glasartig durchscheinend; Oberfläche ohne Skulptur, meist poliert und glänzend; vordere Öffnung scharf, apikale verhältnismäßig weit, bei einigen Arten gezahnt.

Allgemein bekannt unter SARS' Namen *S. vitreum*, der jedoch schon von GMELIN für eine andere Art gebraucht worden war.

Verbreitung: 63° 6' N, 2° 46' O; 63° 55' N, 6° 24' W.

Sonst. Verbr.: O- und W-Küste des N-Atlantik, an der europäischen Seite von Spitzbergen, W-Norwegen (Varangerfjord, Tromsö, Öxfjord) und Novaja-Semlja bis Portugal.

Vert. Verbr.: 275 bis 2000 m.

- Apikalöffnung nicht eingeschnitten, einfach kreisrund; Schale höchstens 6 mm Höhe erreichend, weiß, undurchsichtig (Art leicht mit jungen *D. entalis* zu verwechseln) *S. lofotense* M. Sars. Verbreitung: Dröbak (Christianiafjord), Vadsö, Bergensfjord, SW- und W-Norwegen; Shetlands, Hebriden.

Sonst. Verbr.: Östlicher Atlantik, von den Lofoten bis Spanien; Mittelmeer.

Vert. Verbr.: 26 bis 2983 m.

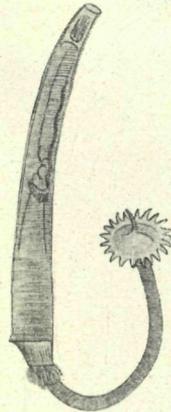


Fig. 7.

*Siphonodentalium lofotense* M. Sars, gestreckt. — 8:1. Nach SIMROTH. aus BRONN.

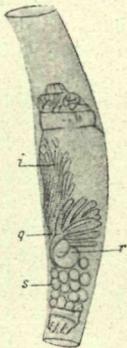


Fig. 8.

*Cadulus subfusiformis* Sars,

kontrahiert. i Captacula, q Mitteldarmdrüse, r Niere, s Keimdrüse.

18:1.

Nach SARS und BRONN.

#### 4. *Cadulus* Philippi.

Schale klein, gebogen, ungefähr in der Mitte leicht aufgeblasen, bisweilen lateral sanft komprimiert; ohne Skulptur oder mit sehr feiner Streifung, Farbe milchweiß bis durchscheinend; orale Öffnung manchmal schief zur Gehäuseachse stehend; apikale und orale Öffnung nicht so verschieden im Durchmesser wie bei *Dentalium* oder *Entalina*; bei einigen Arten kommt innerhalb der Schale in der Nähe des Gipfels ein schräg stehender Kalkring vor, der nach außen durchschimmert; Apikalöffnung bei manchen Spezies eingeschnitten, jedoch bei denen unseres Gebietes einfach scharf.

1. Ringfalte kurz unter der apikalen Öffnung, innerhalb der Schale schräg von dorsal-proximal nach ventral-distal verlaufend; Schale glasartig durchsichtig, in der Mitte ziemlich aufgeblasen; Oralöffnung etwas schief zur Wachstumsrichtung, kreisrund, Höhe des Gehäuses ungefähr 3 mm

#### *C. propinquus* G. O. Sars

Verbreitung: Norwegische Küste (Oster-, Bergens- und Korsfjord; Hasvig; Lofoten).

Sonst. Verbr.: Golf von Biskaya.

Vert. Verbr.: 183 bis 810 m.

- Ohne innere Ringfalte . . . . . 2.

2. Äquatoriale Anschwellung an der konkaven (dorsalen) Seite der durchscheinenden Schale kaum bemerkbar; Oralöffnung kreisrund; Oberfläche glänzend; Höhe ungefähr 2½ mm

#### *C. subfusiformis* (M. Sars).

Verbreitung: Shetlands, Norweg. Küste, Dröbak (Christianiafjord), Hardangerfjord, Hasvig.

Sonst. Verbr.: Lofoten, Bukken, Korskjod; Golf von Biskaya; Mittelmeer.

Vert. Verbr.: 80 bis 1300 m.

— Schale in der Mitte etwas stärker aufgeblasen, als bei der vorigen Art; Oralöffnung oval; Schale an der Oberfläche glatt, milchweiß, nur nach der vorderen Öffnung zu durchscheinend; Höhe noch nicht  $3\frac{1}{2}$  mm

*C. jeffreysi* Monterosato.

Verbreitung: Englische Küste.

Sonst. Verbr.: Beide Küsten des N-Atlantik; Mittelmeer auch im S-Atlantik von St. Helena bekannt.

Vert. Verbr.: 80 bis 2250 m.

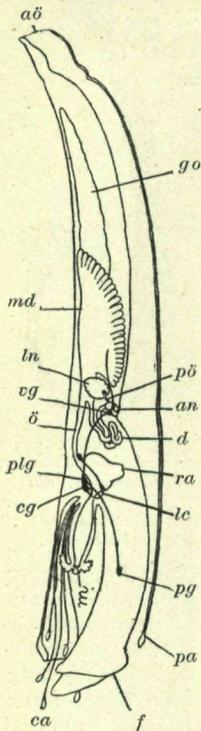


Fig. 9. Schema der Organisation eines Skaphopoden.

an After, aö apikale Mantelöffnung, ca Captacula, cg Zerebralganglion, dDarm, f Fuß, go Keimdrüse, m Mund, md Mitteldarmdrüse, ö Ösophagus, pa Mantel, pg Pedalganglion, plg Pleuralganglion, pö Öffnung des perianalen Sinus, a Radulatasche, vg Viszeralganglion. Nach PELSENER a. RAY LANKESTER.

### Anatomie

Die Scaphopoda sind bilateral-symmetrische Mollusken mit stark in die Länge gestrecktem Körper und ebensolcher Schale, die ziemlich gebogen sind, und zwar so, daß die Konkavität der dorsalen, die Konvexität der ventralen Seite des Tieres entspricht (Fig. 9). Die beiderseitigen Mantellappen verwachsen am ventralen Saum, lassen aber am Vorder- und Hinterende des Tieres je eine Öffnung frei, deren vordere durch einen kräftigen, die hintere durch einen schwächeren Ringmuskulwulst verschließbar ist. Über den letzteren hinaus ragt noch ein becherförmiger Abschnitt des Mantels, als „Pavillon“ bekannt. Mit der röhrenförmigen Gestalt des Mantels korrespondiert die der Schale. Beide erweitern sich, dem Wachstum des Tieres entsprechend, am vorderen Ende und lassen hier Fuß und Kopf samt seiner Captacula zum Vorschein kommen. Durch Kontraktion der 2 oder 4 Kolumellarmuskeln kann der Körper vollständig in die Schale zurückgezogen werden. Der Mund führt in eine mit kräftigen Muskeln versehene Bukkalhöhle, in der dorsal ein Kiefer, ventral die kurze Radula und das Subradularorgan liegen. Ziemlich weit vorn, ventral und median mündet der wiederholt gewundene Darm in die Mantelhöhle. Das Hepatopankreas besteht aus 2 Lappen, die bei den Dentaliden symmetrisch-lateral angeordnet sind und auch symmetrisch in den Magen münden. Bei den Siphonodentaliden sind sie hingegen in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt geteilt, und ihre

Einmündungsstellen in den Magen aus der symmetrischen Lage verschoben. Unweit des Afters mündet jederseits eine Niere; Renoperikardial-

gänge kommen nicht vor. Eigenwandige Blutgefäße fehlen, und nur ein Herz mit einer verkümmerten Kammer ist noch nachzuweisen. Auch Kiemen fehlen; dafür hat hauptsächlich die innere Manteloberfläche die respiratorische Funktion übernommen. Die unpaare Gonade liegt median, nimmt bei den Dentaliiden fast den ganzen hinteren Dorsalraum ein und füllt bei den Siphonodentaliiden außerdem noch einen beträchtlichen Teil des Mantelgewebes aus. Das Cölom ist auf Perikard, Gonade und Niere beschränkt. Das symmetrisch angelegte Nervensystem umfaßt Zerebral-, Pleural-, Pedal-, Viszeral- und Bukkalganglien, die untereinander durch Stränge verbunden sind. Es sind nur drei differenzierte Sinnesorgane vorhanden: Captacula, Statocysten und Subradularorgan.

Histologisch unterscheiden sich die Skaphopoden nicht prinzipiell von den übrigen Mollusken.

#### Technik der Untersuchung

Zur einfachen anatomischen Untersuchung genügt eine Fixierung in Alkohol 70 %. Man präpariert nach vorsichtiger Entfernung der Schale am bequemsten unter einem binokularen Mikroskop. Für histologische Zwecke eignet sich besonders Fixierung in Sublimatessigsäure. Näheres findet man bei BOISSEVAIN.

#### Vorkommen und Verbreitung

Alle Vertreter der *Scaphopoda* sind Seetiere und leben schräg im Sande oder im Schlamm eingegraben. Mit Ausnahme von *D. entalis* und *D. vulgare* sind alle Arten unseres Gebietes Bewohner der tieferen Rinnen (10 m und mehr) und werden demzufolge im südlichen, flacheren Teile der Nordsee nicht oder nur höchst selten vorkommen; sie fehlen also ganz in der Litoralzone. In die Ostsee dringen sie überhaupt nicht ein, weil sie Gewässer mit einem Salzgehalt von weniger als 30 ‰ meiden.

Soweit wir bis jetzt über die Skaphopoden anderer Faunengebiete urteilen können, begegnet man dort ähnlichen Verhältnissen: Nur eine kleine Anzahl von Formen lebt in der Küstenregion, eine viel größere finden wir dagegen in tieferen Gewässern. Dort wie hier sind es hauptsächlich die Dentalien, die sich in den seichteren Meeresteilen aufhalten, während die Siphonodentaliiden nie soweit in das Flachwasser vordringen.

Es ist natürlich, daß man unter solchen Umständen diese Tiere ohne besondere Fangausrüstung, z. B. eine feinmaschige Tiefseedrehsche, nicht oder nur selten erbeutet. So verdanken wir denn auch erst der Tiefseeforschung des letzten halben Jahrhunderts eine bedeutende Erweiterung unserer Kenntnisse von dem Vorkommen und der Verbreitung der Skaphopoden. Speziell der Atlantik ist in dieser Hinsicht schon ziemlich eingehend erforscht. Aus ihm sind eine größere Anzahl Arten bekannt geworden, während aus dem gewaltigen Becken des Stillen Ozeans nur sporadische Angaben vorliegen, was wohl dem Umstand zuzuschreiben sein dürfte, daß die Fauna des letzteren noch sehr wenig bekannt ist.

Obwohl die Dredschen nur relativ kleine Proben des Seebodens an die Oberfläche bringen können, werden darin dennoch relativ häufig Skaphopoden angetroffen. Sie dürften also im allgemeinen nicht selten sein, wenn sie auch stellenweise ganz fehlen können.

Die meisten Gattungen haben eine große horizontale Verbreitung, ja sind sogar kosmopolitisch. Zwar haben z. B. PILSBRY & SHARP versucht, die Gattung *Dentalium* sens. lat. in geographische Untergattungen aufzuspalten; aber es ist ihnen nicht überall tadellos gelungen.

Auch die einzelnen Arten zeigen eine beträchtliche Verbreitung, die *Siphonodentaliidae* jedoch in weniger starkem Maße als die *Dentaliidae*. Schon die in dieser Arbeit behandelten 10 Arten bewohnen ein Wassergebiet, das sich von der polaren bis in die tropische Region, d. h. über rund 70 Breitengrade erstreckt; einige gehen sogar noch weiter südlich, bis jenseits des Äquators. Die Mehrzahl wird auf der ganzen Breite des Atlantiks zwischen der alten und der neuen Welt angetroffen. Wegen dieser kontinuierlichen Verbreitung sind die Skaphopoden keine guten Leitorganismen für eine bestimmte Fauna. Daß sie es auch von jeher nicht gewesen sind, lehrt uns die Paläontologie, die nur ganz vereinzelt Arten aus dieser Weichtierklasse als Leitfossilien benutzt hat.

Was die vertikale Verbreitung anbetrifft, so kommen wir zu demselben Ergebnis wie bei der horizontalen, nämlich daß die Dentalien sich über eine weit mächtigere Wasserschicht erstrecken als die Siphonodentaliiden. Jene dringen höher, bis in die litorale Zone hinauf und steigen tiefer in den Ozean hinab. Sie zeigen sich also erstaunlich wenig empfindlich gegen Einflüsse ihrer Umgebung wie Temperatur, Wasserbewegung und Wasserdruck, ganz abgesehen von den abweichenden Wohnungs- und Nahrungsverhältnissen in so verschiedenen Tiefen. Nur bemerkt man, daß die Festigkeit der Schale, bzw. ihr Kalkgehalt mit der Tiefe abnimmt.

Die Tiere sind also vollkommen in ihr Milieu eingepaßt, und es macht den Eindruck, als sei es seit Urzeiten so gewesen. Sie haben offenbar keine großen Wanderungen zur Eroberung neuer Wohngebiete nötig. Dazu wären diese trägen, seßhaften Geschöpfe wohl kaum imstande, und auch die kurze pelagische Periode während ihrer Metamorphose schließt eine Ausbreitung der Larven über weite Strecken von vornherein aus.

Die Skaphopoden haben ein hohes paläontologisches Alter und sind bereits aus dem Devon nachgewiesen worden. Zwar gab es damals eine Reihe anderer Arten, doch ist z. B. *Dentalium entalis* schon aus dem Eozän bekannt.

**Bewegung** Die Fortbewegung der *Scaphopoda* geschieht wie bei den meisten Mollusken mit dem Fuße, der sehr beweglich ist und zugleich mehr oder weniger zum Tasten dient. Seine Oberfläche trägt Wimperepithel mit einzelligen Drüsen dazwischen. Anatomisch ist er hauptsächlich aus zwei Muskelschichten aufgebaut, einer äußeren Ring-

muskellage und einer inneren Längsmuskulatur. Dazu gesellen sich bei den Dentalien noch zentrale, radiär angeordnete Muskeln, die den Siphonodentaliiden — wenigstens soweit bis jetzt bekannt — fehlen.

Trotz der verschiedenen Gestalt des Fußes in den beiden Familien, von der schon im systematischen Teil die Rede war, ist seine Funktion bei beiden ähnlich. Der Fuß wird beim Graben durch Kontraktion der Ringmuskeln sehr lang und schlank hervorstreckt, während die Längsmuskelschicht sich passiv verlängern läßt, zugleich tritt aber auch eine erhöhte Blutzufuhr nach den Fußlakunen ein und befördert die Ausstülpung. Das distale Ende, das sich bei dieser Bewegung zunächst möglichst spitz zusammenfaltet, breitet sich nach vollendeter Streckung des Fußes aus. Bei *Dentalium* werden die beiden Seitenlappen bei den *Siphonodentaliidae* die Entscheibe gespreizt (s. Fig. 10). Auf diese Weise ist das Tier gut verankert, wenn schließlich die dritte Phase der Bewegung einsetzt. Diese besteht im Zusammenziehen der Längsmuskeln, während die Ringmuskelschicht erschlafft; gleichzeitig wird das Blut wieder in den Körper zurückgepreßt, der Fuß verkürzt sich schnell bis auf die Hälfte oder gar noch weniger und zieht die übrigen Weichteile samt der Schale nach sich. Die Fortbewegung geht freilich nicht rasch vonstatten, denn der Widerstand ist bedeutend.

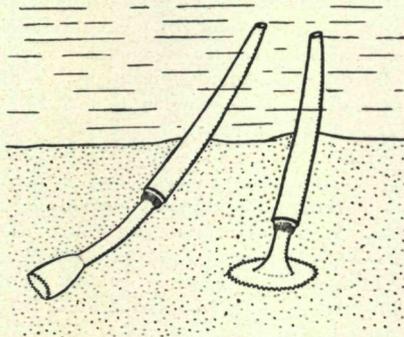


Fig. 10.

Zwei Phasen der grabenden Fortbewegung von *Siphonodentalium lofotense* Sars; schematisch. — A: Der Fuß wird mit zusammengelegter Zahnradscheibe vorgeschoben. B: Die Scheibe wird gespreizt, und der so verankerte Fuß kontrahiert sich, dabei den Körper mit der Schale nach sich ziehend.

**Stoffwechsel** Art der Nahrung. Alle Skaphopoden sind karnivor und fressen meist einzellige Organismen, die sie mit Hilfe ihrer Captacula erbeuten. Von den Autoren werden hauptsächlich Foraminiferen genannt; jedoch scheinen vereinzelt auch Überreste von höheren Tieren, z. B. kleiner Lamellibranchier, im Darmkanal oder den ihn teilweise begleitenden „Bäckentaschen“ gefunden zu sein. Ob sonst noch, wie LACAZE-DUTHIERS behauptet, in der Kloakengegend Nahrungsaufnahme aus dem Wasserstrom stattfindet, wäre noch zu entscheiden; es spricht vieles dagegen.

**Nahrungsaufnahme.** Die aufgenommene Nahrung wird im Pharynx von der Radula zerkleinert und mit Hilfe des Sekretes der Ösophagusdrüsen zum Darmkanal weiter befördert. Die Verdauung geschieht wie bei den meisten anderen Mollusken hauptsächlich in der Mitteldarmdrüse (Hepatopankreas). Die Lage ihrer beiden Haupt-

abteilungen wurden schon oben besprochen (s. S. IX. c 72). Über die Physiologie der Verdauung ist hier spezielleres jedoch nicht bekannt.

**Defäkation.** Über die Art und Weise dieses Vorganges sind zwei Meinungen geäußert worden; einmal wird gesagt, daß die Fäzes mittelst kräftiger Zuckungen des Fußes durch die Apikalöffnung aus der Mantelhöhle ausgestoßen würden; andererseits wird behauptet, daß sie ihren Weg aus der Oralöffnung nehmen, und zwar mit Hilfe des Wasserstromes, der regelmäßig in die Kloake eintritt und sie wieder verläßt. Vielleicht kommen beide Methoden in Frage, jedenfalls ist dieser Vorgang noch genauer zu prüfen.

**Exkretion.** Die zwei Nieren stehen weder untereinander, noch eine von ihnen mit dem Perikard in Verbindung. Zur Zeit der Geschlechtsreife scheint eine Verbindung zwischen der Gonade und der rechten Niere aufzutreten. Demnach werden außer den Exkreten auch die Geschlechtsprodukte auf diesem Wege entleert.

**Atmung.** Eigentliche Respirationsorgane fehlen; überall dort, wo die Haut von Seewasser umspült wird, kann ein Gasaustausch stattfinden. Besonders ist das an der Manteloberfläche der Fall. Ob auch dem Enddarm eine solche Funktion zukommt, muß vorläufig noch dahingestellt bleiben. Sicher ist, daß dieses Organ regelmäßig Schluckbewegungen ausführt; doch können diese, wie oben schon angeführt wurde, entweder bei der Ernährung oder aber bei der Defäkation eine Rolle spielen.

**Zirkulation.** Außer einem kleinen, in einer Perikardialblase liegenden Herzen sind keine besonderen Blutgefäße vorhanden. Das Blut bewegt sich im übrigen nur in Lakunen fort, und die Zirkulation wird durch Kontraktionen des Herzens und durch allerlei andere Körperbewegungen unterhalten, ohne daß das Blut dabei einer bestimmten Richtung folgt.

**Organe besonderer Bedeutung.** Hier sollen noch die sogenannten Wasserporen erwähnt werden, kleine ovale Organe, die auf einer Papille in der Nähe der Niere nach außen münden. Nach Ansicht einiger Forscher sollen sie gelegentlich kleine Blutmengen entlassen, die den Tieren entbehrlich geworden sind (?). Leider ist aber seit PLATE über die Funktion dieser Wasserporen nichts genaueres oder bestimmtes bekannt geworden.

**Sinnesleben** Hierüber sind wir nur sehr dürftig unterrichtet. Obwohl Augen fehlen, scheinen die Dentalien nach LACAZE-DUTHIERS sehr lichtempfindlich zu sein und sich negativ phototropisch zu verhalten. Ein mit dem Kopf oder der Hand über eine Glasschale mit lebenden Dentalien geworfener Schatten veranlaßt die Tiere, sich eilig zurückzuziehen. Auch auf plötzliches Berühren des Wassers reagieren sie in derselben Weise.

Als Tastsinnesorgane kommen die Captacula und teilweise auch der Fuß in Betracht. Die Captacula sind tentakelartige Gebilde, die an der Basis der Schnauze entspringen; sie bestehen aus einem sehr beweglichen, retraktilen Stiel und einem zum Saugnapf ausgehöhlten Endkolben. Dieser trägt an seiner Oberfläche Wimperepithel

und ist reich mit Drüsenzellen ausgestattet. Bei der Aufspürung und Ergreifung der Beute gehen wiederholt Captacula verloren; sie werden aber ersetzt, so daß man vielfach Captacula in allen möglichen Entwicklungsstadien an einem Tier beobachten kann.

Die Statozysten, denen die Perzeption von Vibrationen und Gleichgewichtsreizen zukommt, liegen in der unmittelbaren Nähe der Pedalganglien. Sie sind kleine Hohlkugeln, ausgefüllt mit zahlreichen Statolithen; diese üben Druckreize auf die Zilien aus, welche die Innenwand der Statozyste bekleiden und damit auch auf den Nervus staticus, dessen feine Verästelungen in die Wand des Bläschens einstrahlen.

Das Subradularorgan dürfte wohl, wie bei den Chitonen, dem Geschmackssinn dienen; doch ist über seine Funktion hier noch so gut wie nichts bekannt.

### Fortpflanzung

Soweit die einzelnen Arten bisher daraufhin untersucht worden sind, hat man immer eine Trennung der Geschlech-

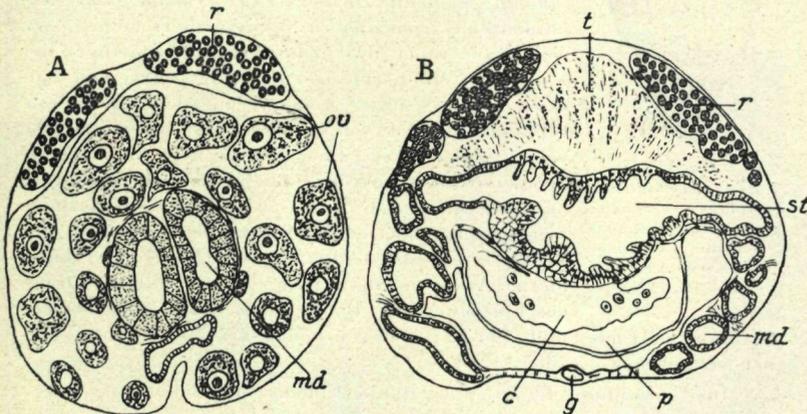


Fig. 11.

A: Querschnitt durch ein weibliches *Siphonodentallium affine*; md Mitteldarmdrüse, ov Ovarium, r Musculus retractor. Nach PLATE.

B: Querschnitt durch ein männliches *Dentalium entalis*; c Herz, g Gefäß, p Perikard, st Magen, t Hoden, übrige wie in Fig. 11A. Nach SARS.

ter beobachtet, wenn auch äußerlich die ♂ nicht von den ♀ zu unterscheiden sind.

Auch die Gestalt der Gonade ist in beiden Geschlechtern gleich; sie ist unpaar und nimmt dorsal einen bedeutenden Raum zwischen den Retraktoren und den Verdauungsorganen ein, wozu bei den Siphonodentalliiden sogar noch ein großer Raum im inneren Gewebe des Mantels kommt (Fig. 11).

Die Laichzeit fällt in den Sommer. Genaueres hierüber berichtet LACAZE-DUTHIERS für *Dentalium vulgare* (= *tarentinum*) von der

französischen Küste, wo er im August und September zwischen 2 und 5 Uhr p. m. die Ausstoßung von Eiern und Spermien beobachtete.

Die Befruchtung findet im Wasser statt. In welchem Alter die Geschlechtsreife eintritt, ist nicht bekannt.

Die Eier der Siphonodontaliden sind größer als die der Dentalien und werden deshalb auch in weit geringerer Anzahl abgelegt.

**Entwicklungsgeschichte** Die Furchung der Eier ist totalinäqual. Die Mikromeren fangen sogleich an, sich zu teilen; die Makromeren gehen erst später und dann in bedeutend langsamerem Tempo zur Teilung über. Die Gastrula entsteht durch Invagination wie bei einer großen Anzahl anderer Mollusken auch. Aus ihr geht ein Embryo hervor, der den Blastoporus als definitiven Mund beibehält. In diesem Stadium (Trochophora) hat die Larve eine gewisse Ähnlichkeit mit derjenigen primitiver Gastropoden (z. B. *Patella*), Lamellibranchier (z. B. *Nucula*) und Amphineuren (*Aplacophora*). Sie unterscheidet sich jedoch von ihnen durch das Fehlen postanaler oder postoraler Wimperkränze und trägt nur einen apikalen Schopf, sowie 3 oder 4 parallele äquatoriale Wimpergürtel, die zusammen das lokomotorische Velum bilden (Fig. 12). Dorsal liegt eine seichte Schalendrüse, von der die einheitliche, anfangs napf-, dann sattel- und schließlich röhrenförmige Schale gebildet wird. Nach 5 bis 6 Tagen stellt das Velum seine Tätigkeit ein und beginnt zu verkümmern. An seine Stelle tritt nun der Fuß als Organ der Fortbewegung. Damit ist auch das planktonische Stadium zu Ende, und die Tierchen gehen zur kriechenden und grabenden Lebensweise über.

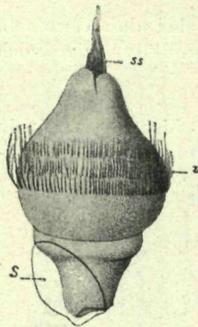


Fig. 12.  
Larve von *Dentalium*.  
s Anlage der Schale,  
ss apikaler Wimper-  
schopf, v Velum.  
Nach KOWALEVSKY  
aus BRONN.

Die Ausbildung der inneren Organe findet allmählich statt. Wegen Einzelheiten über diese oft sehr komplizierten Verwandlungen und Neuanlagen verweise ich auf die Schilderungen von LACAZE-DUTHIERS, KOWALEVSKY und SIMROTH.

Die Ausbildung der inneren Organe findet allmählich statt. Wegen Einzelheiten über diese oft sehr komplizierten Verwandlungen und Neuanlagen verweise ich auf die Schilderungen von LACAZE-DUTHIERS, KOWALEVSKY und SIMROTH.

E. B. WILSON hat interessante Versuche mit dem *Dentalium*-Ei angestellt. Trennt man die ungleichgroßen Blastomeren des Zweizellenstadiums, so entstehen aus den Teilstücken gewöhnlich keine ganz normalen Zwerglarven, sondern stets Krüppelformen; vor allem gehen aus der isolierten kleinen Blastomere nur verstümmelte Trochophorae hervor. Die aus den beiden Teilen resultierenden Halbembryonen ergänzen sich, wenn man von einer gewissen Abrundung der Ränder absieht, aber ungefähr zu einem ganzen Embryo.

Ob die Larve während ihres pelagischen Lebens Nahrung aufnimmt, wie schnell die jungen Skaphopoden heranwachsen, auf welchem Stadium sie die Geschlechtsreife erlangen, und wie oft (mehr als einmal?) sie in ihrem Leben fortpflanzungsfähig sind, — das alles

sind Fragen, auf die wir zurzeit noch keine sichere Antwort geben können.

**Phylogenetisches** Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Skaphopoden zu den übrigen Mollusken sind wiederholt von verschiedenen Spezialisten erörtert worden, mit dem Resultat, daß sie bereits jeder der anderen Klassen einmal als nächstverwandt zugerechnet wurden. Wir dürfen aber wohl mit PLATE aus verschiedenen Gründen, die er in seiner Arbeit erörtert, annehmen, daß die Skaphopoden die meisten und natürlichsten Beziehungen zu den Schnecken haben; und zwar sind sie offenbar den Rhipidoglossen am nächsten verwandt, was man sich so vorzustellen hat, daß die Stammesgeschichte der Skaphopoden und Rhipidoglossen auf eine gemeinsame Ahnform zurückzuführen ist.

Auch über die Beziehungen der Skaphopoden untereinander sind die Meinungen geteilt. Es ist die Frage, ob die Dentaliiden mehr oder weniger spezialisiert sind als die Siphonodentaliiden, welche Familie also als die ursprünglichere zu betrachten wäre. SIMROTH verteidigt im BRONN die primitivere Stellung der *Dentaliidae*. Ob freilich seine Behauptungen haltbar sind, wäre noch zu entscheiden. Wenigstens war schon PLATE keineswegs in allen Einzelheiten damit einverstanden.

**Beziehungen zur Umwelt** Es sind aus der Literatur eine Anzahl Tiere bekannt, die gelegentlich Skaphopoden erbeuten, z. B. einige räuberische Schnecken, die in die Schale ein Loch bohren, um zu den Weichteilen zu gelangen. Auch manche Raubfische, wie Kabeljau, *Anarrhichas* u. a., die Bodentiere fressen, kommen als natürliche Feinde der Skaphopoden in Betracht.

Wiederholt hat man in leeren *Dentalium*schalen von der Doggerbank verschiedene Arten von Chätopoden gefunden. Ebenso scheinen sich Sipunkuliden gern in solchen Schalen zu verkriechen. Tropische *Dentalium*schalen werden öfters von kleinen Einsiedlerkrebsen bewohnt. Auch die Oberfläche der Schalen dient manchen Organismen zur Ansiedlung, z. B. Hydroiden, Bryozoen, Aszidien, Schwämmen usw.

Parasiten in Skaphopoden wurden z. B. von BOISSEVAIN gefunden, die „gelegentlich zahlreiche Redien in den Blutbahnen“ bei *D. entalis* nachwies, ebenso von PELSENER, der Zerkarien in *D. vulgare* (= *tarentinum*) beobachtete.

Es wäre ganz gut möglich, daß auch andere Skaphopoden der Nordsee ähnliche oder andere Schmarotzer bewirten; doch ist tatsächliches hierüber nicht bekannt.

### Literatur

Allgemeines, Anatomie, Morphologie, Histologie.

BOISSEVAIN, M.: Jena. Zeitschr. Naturw., **38**, 1903, p. 1/20.

LACAZE-DUTHIERS, H. DE: Ann. Sci. Nat. Zool., (4) **6**, 1856, p. 225/231 und p. 319/385; **7**, 1857, p. 1/51 und p. 171/255; **8**, 1857, p. 18/44.

PELSENEER, P.: *Scaphopoda*; in: E. RAY LANKESTER, A Treatise on Zoology, **5**, 1906, p. 197/204.

— —: Bull. Sci. France Belg., **40**, 1906.

PLATE, L.: Zool. Jahrb., Anat., **5**, 1892, p. 301/386.

SIMROTH, H.: *Scaphopoda*; in: BRONNS „Klassen und Ordnungen des Tierreichs“, **3**, 1892/1894, p. 356/467.

Entwicklungsgeschichte.

KOWALEVSKY, A.: Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, **1**, 1883, p. 1/54.

WILSON, E. B.: Journ. Exp. Zool., **1**, 1904.

Systematik, Verbreitung, Synonymie.

HENDERSON, J. B.: U. S. Nation. Mus., Bull. **111**, 1920, p. 1/177.

PILSBRY, H. A. & B. SHARP: *Scaphopoda*; in: TRYON, Manual of Conchology, **17**, 1897/1898, p. I/XXXII und p. 1/280.

SARS, G. O.: Mollusca regionis arcticae Norvegiae; 1878, p. 100/107.

---