

X. d

32618

Cirripedia

Von PAUL KRÜGER, Berlin

Mit 39 Abbildungen

Charakteristik Die *Cirripedia* oder Rankenfüßer sind eine Gruppe der Entomostraken. Sie umfaßt Formen, die z. T. derartig durch die Bedingungen ihres Wohnortes oder durch die Folgen eines — entwicklungsgeschichtlich sehr komplizierten — Parasitismus umgebildet worden sind, daß es schwer hält, ihnen allen gemeinsame Charaktere herauszuschälen. Es kommt ihnen allen eine — für Krustazoen äußerst bemerkenswert — festsitzende Lebensweise, die durch Anheftung mittels der vorderen Antennen herbeigeführt wird, zu; andererseits dokumentiert der im Verlauf ihrer Embryonalentwicklung stets auftretende *Nauplius* ihre lange umstrittene Zugehörigkeit zu dieser Klasse. Als einzigstes gemeinsames morphologisches Merkmal ist der Besitz einer mantelförmigen Schale, die den eigentlichen Tierkörper, bzw. die Viszeralmasse (bei den parasitischen Rhizocephalen) umschließt, zu bezeichnen.

Systematik Man zerlegt die Rankenfüßer zunächst in 4 (?5) Unterordnungen, von denen die *Thoracica*, *Acrothoracica* und *Rhizocephala* im Gebiet vertreten sind.

A. Unterordnung: *Thoracica* Gravel.

Mantel mit Kalkplatten, die sekundär oft reduziert sind oder ganz fehlen; Thorax meist deutlich segmentiert, mit 6 Paar zweiästigen, vielgliedrigen Rankenfüßen.

I. Tribus: *Lepadomorpha* Pilsbry.

Gestalt im allgemeinen langgestreckt, in Kopf (Capitulum) und Stiel (Pedunculus) differenziert; Kalkplatten häufig fehlend.

1. Familie: *Scalpellidae* Pilsbry.

Capitulum mit 14, ganz oder scheinbar nur teilweise verkalkten Platten; Pedunculus mit schuppenartigen Platten besetzt; Filamentanhänge fehlen; stark rückgebildete Ersatzmännchen vorhanden. —

Grimpe & Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee

X. d 1

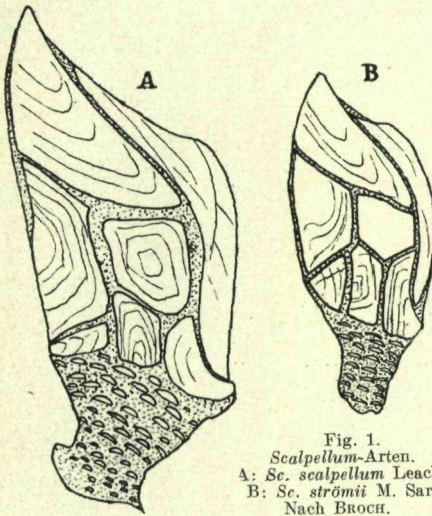


Fig. 1.
Scalpellum-Arten.
A: *Sc. scalpellum* Leach;
B: *Sc. strömii* M. Sars.
Nach Brocch.

Hierher in unserem Gebiete nur 2 Arten der Gattung *Scalpellum* Leach (Fig. 1):

- 1) *Scalpellum scalpellum* (Linné) Leach;
- 2) *Scalpellum stroemii* M. Sars (s. S. X. d 7).

2. Familie:

Lepadidae Darwin.

Capitulum mit 5 Platten; Pedunculus nackt; fadenförmige Filamente nahe der Basis der ersten Zirren; keine Männchen. — Von dieser Familie kommen für uns in Betracht die Gattungen *Lepas* L., *Conchoderma* Olf. und *Anelasma* (Lovén) Darwin.

a. Gattung: *Lepas* Linné.

Capitulum mit 5 wohlentwickelten Kalkplatten. —

Hierher 5 Arten in unserem Gebiete (s. Fig. 2 und S. X. d 7):

- 3) *Lepas anatifera* Linné,
- 4) *Lepas hillii* (Leach) Darwin,
- [5) *Lepas pectinata* Spengler]*),
- [6) *Lepas anserifera* Linné]*),
- 7) *Lepas fascicularis* Ellis & Solander

Untergattung: *Anatifa* (Bruguère) Annandale;
Untergattung: *Dosima* (Gray) Annandale.

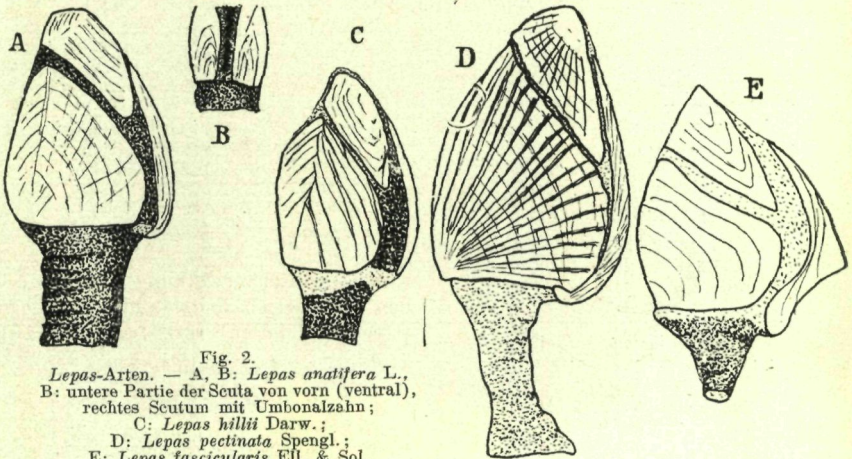


Fig. 2.
Lepas-Arten. — A, B: *Lepas anatifera* L.,
B: untere Partie der Scuta von vorn (ventral),
rechtes Scutum mit Umbonalzahn;
C: *Lepas hillii* Darw.;
D: *Lepas pectinata* Spengl.;
E: *Lepas fascicularis* Ell. & Sol.
Nach Brocch.

*) Die eckig eingeklammerten Arten kommen nur selten (passiv) in unser Gebiet.

b. Gattung: *Conchoderma* Olfers.

Capitulum mit 2 bis 5 reduzierten Kalkplatten. — In Betracht kommen (s. Fig. 3 und 6, auch S. X. d 7):

[8] *Conchoderma auritum*
(Linné) Olfers];

[9] *Conchoderma virgatum*
(Spengler) Olfers.]

c. Gattung:

Anelasma (Lovén) Darwin.

Platten völlig reduziert; nur auf Haien schmarotzend, in deren Haut eingesenkt. — Einzige Art:

10) *Anelasma squalicola*
(Lovén) Darwin.

II. Tribus:*Verrucomorpha* Pilsbry.

Von flachgedrückter Gestalt, ohne abgesetzten Pedunculus; Gehäuse asymmetrisch, von 4 gleichen, unbeweglich miteinander verbundenen Platten (Carina, Rostrum, ein Tergum, ein Scutum) gebildet; das andere Tergum und Scutum verschließen die Öffnung des Gehäuses in Form eines Deckels. — Hierher: *Verruca* Schumacher (Familie: *Verrucidae* Darwin) mit der Art (Fig. 4):

11) *Verruca stroemia* (O. F. Müller)
Schumacher.

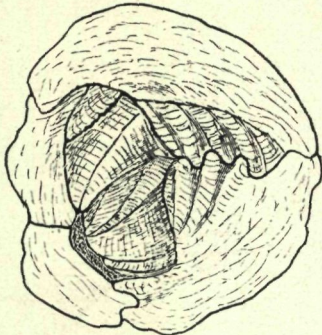


Fig. 4.
Verruca stroemia (O. F. M.) Schum.
Nach BROCH.

12) *Verruca* (O. F. Müller) Schumacher.

III. Tribus:*Balanomorpha* Pilsbry.

Ohne abgesetzten Pedunculus; Gehäuse bilateral-symmetrisch (Carina, Rostrum, 1 bis 3 Paar Lateralia); die Gehäuseöffnung wird von den paarigen Scuta und Terga (Operkularplatten) verschlossen.

1. Familie:

Chthamalidae Darwin.

Rostrum mit Alae, aber ohne Radien; Rostrolaterale nur mit Radien; Operkularplatten so breit wie die

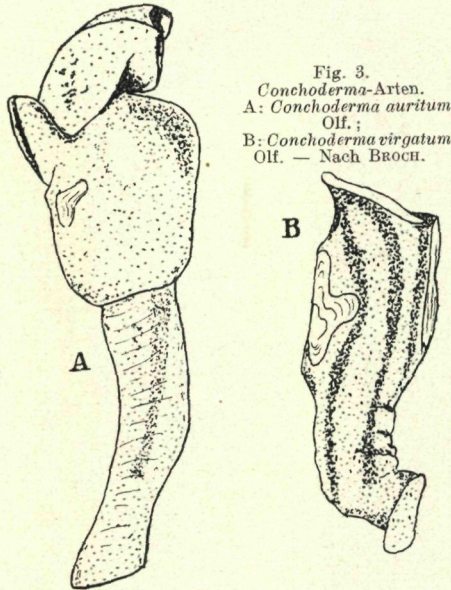


Fig. 3.
Conchoderma-Arten.
A: *Conchoderma auritum*
Olf.;
B: *Conchoderma virgatum*
Olf. — Nach BROCH.

Öffnung; Oberlippe nicht eingebuchtet in der Mitte. — Hierher: *Chthamalus* Ranzani mit der Art (Fig. 5):

12) *Chthamalus stellatus* (Ranzani) Poli.

2. Familie: *Balanidae* Gray.

Rostrum mit Radien; Oberlippe in der Mitte tief eingeschnitten. — Hierher: *Balanus* Da Costa und *Coronula* (Lamarck) Darwin.

a. Gattung: *Balanus* Da Costa.

Gehäuse aus 6 Platten: Carina, 2 Carinolateralia, 2 Lateralia, Rostrum; Carina mit Alae; die übrigen Platten mit carinalen Radien und rostralen Alae; Scutum und Tergum durch einen Schloß-

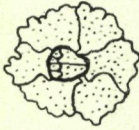


Fig. 5.
Chthamalus stellatus
(Ranz.) Poli.
Nach PILSBRY.



Fig. 6.
Coronula diadema L. mit *Conchoderma auritum* (L.) Olf.,
von *Megaptera boops* Fabr.
Von Island (Mus. Zool. Leipzig), H. SCHÜTZENMEISTER
nach der Natur; nat. Gr.

apparat unbeweglich miteinander verbunden. — Für uns kommen 7 Arten in Betracht (s. Fig. 10 bis 17 und S. X. d 8):

- | | |
|---|--|
| [13] <i>Balanus tintinnabulum</i> Linné | } Untergattung <i>Megabalanus</i>
Hoek; |
| 14) <i>Balanus improvisus</i> Darwin, | |
| [15] <i>Balanus amphitrite</i> Darwin, | } Untergattung
<i>Eubalanus</i> Broch; |
| 16) <i>Balanus balanus</i> (Linné) Da Costa, | |
| 17) <i>Balanus crenatus</i> Bruguière, | |
| 18) <i>Balanus balanoides</i> (Linné) Bruguière | } Untergattung
<i>Semibalanus</i> Pilsbry; |
| 19) <i>Balanus hammeri</i> (Ascanius) Brown | |
| | } Untergattung
<i>Chirona</i> (Gray) Pilsbry. |

b. Gattung: *Coronula* (Lamarck) Darwin.

Operkularplatten klein; Terga häufig ganz geschwunden. Nur auf der Haut des Buckelwales (*Megaptera boops*). Hierher (Fig. 6):

- [20] *Coronula reginae* Darwin*.)

B. Unterordnung: ***Acrothoracica*** Gruvel.

Leben eingebohrt in Gastropodenschalen oder Korallen; Schale ohne Kalkplatten; mittels großer Haftscheibe — nicht den Antennen — auf

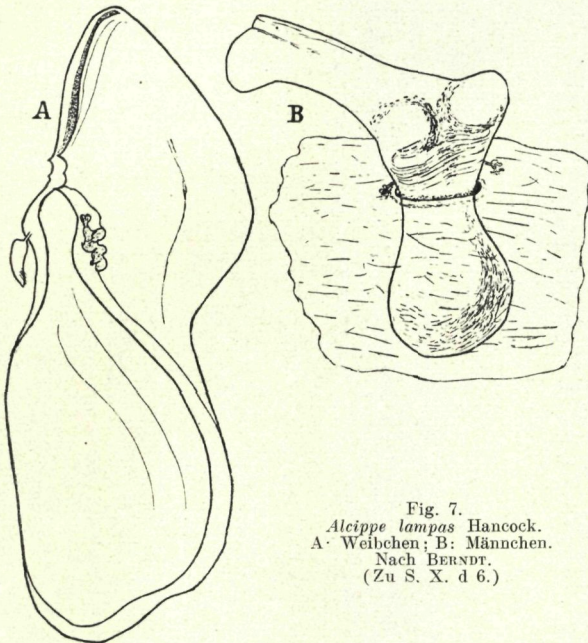


Fig. 7.

Alcippe lampas Hancock.
A: Weibchen; B: Männchen.
Nach BERNDT.
(Zu S. X. d 6.)

der Unterlage befestigt; 2. und 3. Fußpaar fehlen; getrenntgeschlecht-

* *Coronula reginae* Darw. und *C. diadema* L. sind vielleicht Varietäten (Wachstumsformen) einer Art; typische *C. reginae* sind meist tief in das Gewebe des Wales eingesenkt und stark abgeplattet.

lich (Zwergmännchen) oder Zwitter. — Für uns kommt in Betracht aus der Familie *Alcippidae* Gravel die Gattung *Alcippe* Hancock mit der Art (Fig. 7):

21) *Alcippe lampas* Hancock.

In Schalen von *Fusus antiquus* und *Buccinum undatum*.

C. Unterordnung: *Rhizocephala* F. Müller.

Parasiten auf dekapoden Krebsen. Der schlauch- oder sackförmige

Körper ist völlig ungegliedert; Mundgliedmaßen und Beine völlig reduziert; Mantel ohne Kalkplatten; ohne Darm, ernähren sich durch ein System wurzelartiger Ausläufer, die die inneren Organe des Wirtstieres umspinnen.

In unserem Gebiete kommen 3 Arten**) der Gattungen *Sacculina* Thomps. und *Peltogaster* Rathke vor.

a. Gattung: *Sacculina* Thompson.
Schmarotzer auf *Brachyura* (vgl. Fig. 8; S. X. d 37 und X. h 102).

22) *Sacculina carcini* Thompson.

b. Gattung: *Peltogaster* Rathke.

Schmarotzer auf *Paguridae* (vgl. Fig. 9, 18; S. X. d 37 und X. h 102).

23) *Peltogaster paguri* Rathke;

24) *Peltogaster sulcatus* Lilljeborg (s. S. X. d 11).

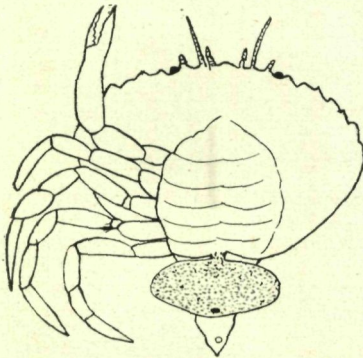


Fig. 8.
Sacculina carcini Thomps., auf *Carcinus maenas*. — Aus R. HERTWIG.

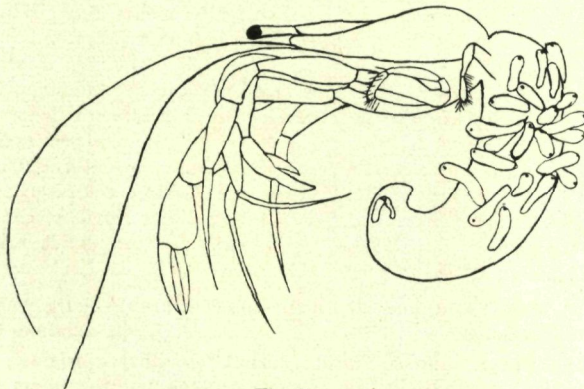


Fig. 9.
Peltogaster sulcatus Lillj., auf *Eupagurus prideauxii*. — Nach SMITH.

**) Inwieweit die Gattungen *Lernaediscus* F. Müller, *Triangulus* Smith (auf Galatheiden: *Galathea*, *Porcellana*, bzw. *Munida*), *Sylon* Krøyer (auf *Decapoda* nat.: *Hymenodora*, *Pandalus*, *Hippolyte*, *Sclerocrangon*) und *Clistosaccus* Lillj. (auf *Eupagurus bernhardus*) in unser Gebiet eindringen, muß noch untersucht werden (vgl. Teil X. h₂).

Bestimmungsschlüssel für die Arten*).

I. Imagines (Larven s. S. X. d 11).

1. *Scalpellum* Leach:

- a) Umbo des Scutum entlang der ventralen Kante sekundär nach unten bis zum oberen Viertel oder Drittel der Platte verlagert; Latus infra-medium mit subbasalem Umbo; Latus rostrale zweimal so breit wie hoch; Penis vorhanden; Mandibel mit oberem kräftigem Zahn, zwischen diesem und der spitzen Ecke meist 4 kräftige Zähne *Sc. scalpellum* (L.) Leach.
- b) Umbo des Scutum apikal; Latus infra-medium mit Umbo an der rostralen Kante; Latus rostrale unregelmäßig dreieckig, seltener viereckig; kein Penis; Mandibel mit 3 Zähnen außer der spitzen Ecke *Sc. stroemii* M. Sars.

2. *Lepas* Linné:

- A. Carina mit einer gabeligen sekundären Basalpartie neben dem Umbo in der Haut eingebettet

Untergattung *Anatifia* (Brug.) Ann.

- 1) Terga und Scuta glatt, höchstens mit feinen, vom Umbo ausstrahlenden Linien, die schwächer als die Zuwachsstreifen sind.

a) Das rechte Scutum trägt einen inneren, ± entwickelten Umbonalzahn; Stiel bis zum Capitulum dunkel; jederseits 2, seltener nur 1 fadenförmiges Filament . *L. anatifera* L.

b) Scutum ohne Umbonalzahn; Stiel dicht unter dem Capitulum breit hellgelb; jederseits 3 Filamente

L. hillii (Leach) Darw.

- 2) Terga und Scuta mit auffälligen, vom Umbo ausstrahlenden Furchen.

a) Das Sekundärfeld des Scutum vor der umbonal-apikalen Crista meist breit; 5 bis 6 Filamente jederseits

L. anserifera L.

b) Das Sekundärfeld des Scutum vor der umbonal-apikalen Crista schmal; kein oder 1 bis 2 Filamente jederseits

L. pectinata Spglr.

- B. Carina mit einer oberflächlich liegenden, plattenförmigen Sekundärpartie unterhalb des Umbo; die Carina eckig gebogen mit Umbo an der Ecke Untergattung *Dosima* (Gray) Ann.

Hierher *L. fascicularis* Ell. & Sol.

3. *Conchoderma* Olfers:

a) Auf dem Capitulum 2 tubenförmige Ohren; Scuta vorhanden, klein, 2-ästig *C. auritum* (L.) Olf.

b) Ohne Ohren; alle 5 Platten vorhanden, aber reduziert; Scutum 3-ästig; longitudinale Bänder von dunkelpurpurbraunem Pigment

C. virgatum (Spglr.) Olf.

*) Die Diagnosen schließen sich meist wörtlich an Broch und PILSBRY an. Wegen gewisser Einzelheiten systematisch wichtiger Merkmale s. S. X. d 14, Fig. 23 und X. d 16, Fig. 25.

4. *Balanus* Da Costa:

A. Mauerplatten kanalikuliert (Fig. 10):

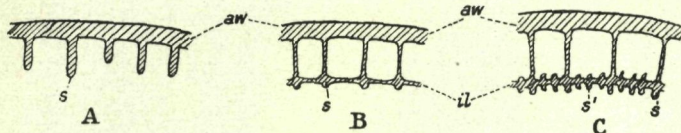


Fig. 10.

Schematische Querschnitte durch die basalen Abschnitte der Mauerplatten bei *Balanus*. — A: *B. hammeri*, nur innere Längsrippen (*s*) der unteren Wandpartie (*aw*); B: *B. improvisus* und *B. crenatus*, verbindende innere Wandlamelle (*il*); (hierher auch *B. balanoides* mit sekundär ausgefüllten Kanälchen); C: *B. balanus*, mit sekundären Septen (*s'*). — Nach BROCH.

- 1) Radien (Fig. 11) gut ausgebildet, parallel der Basis kanalikuliert Untergattung *Megabalanus* Hoek.
Apex des Tergums spitz, aber nicht in einen Schnabel aus-

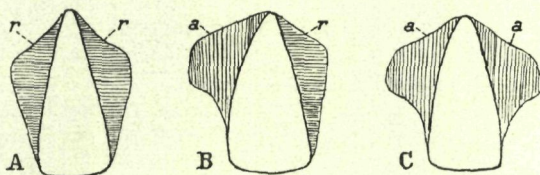


Fig. 11.

Mauerplatten von Balanomorphen.

- A: Mit 2 Radien (*r*, Rostrum oder Rostrolateralia); B: Mit Ala (*a*) und Radius (Lateralia oder Carinolateralia); C: Mit 2 Alae (Carina oder Rostrum). — Nach DARWIN.

gezogen; Scutum außen tief skulpturiert; basaler Rand des Tergums auf beiden Seiten des Sporns nahezu eine Gerade bildend; keine deutlichen Leisten für den Depressor; Breite

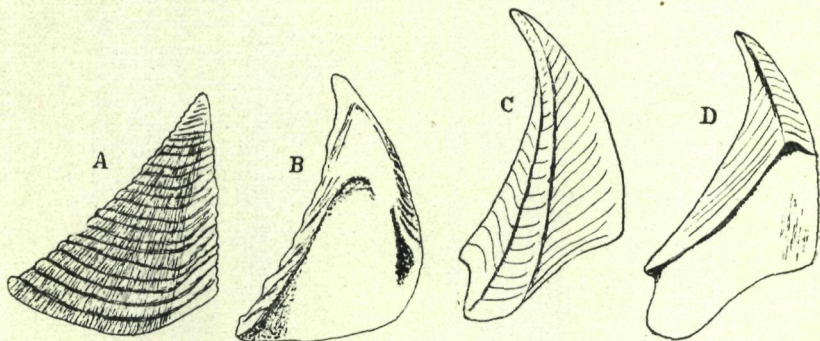


Fig. 12.

Operkularplatten von *Balanus balanus* (L.) Da Costa. — A, B: Tergum von außen und innen; C, D: Scutum von außen und innen. — Nach BROCH.

des Scutums geringer als seine Höhe; meist lebhaft gefärbt: purpurrot oder rosa *B. tintinnabulum* L.

2) Radien nicht kanalikuliert, selten fehlend.

I. Basis verkalkt; Mauerplatten immer mit Rippen, wenigstens nahe der Basis . Untergattung *Eubalanus* Broch.

a) Scutum mit radiären Längsstreifen:

Kanälchen der Mauerplatten ohne Quersepten; Innenwand der Kanälchen zwischen den Hauptsepten mit sekundären Längssepten ausgestattet; die Operkular-

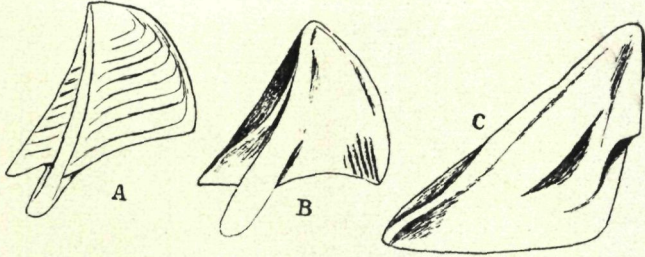


Fig. 13.

Operkularplatten von *Balanus improvisus* Darw. — A, B: Scutum von außen und innen; C: Tergum von innen. — Nach Broch.

platten schließen dicht zusammen; Tergum mit sehr spitzem Apex, der fast immer über das Scutum weit vorragt . *B. balanus* (L.) Da Costa (Fig. 12 und 15).

b) Scutum ohne radiäre Längsstreifen:

a. Adduktorkrista des Scutum stark entwickelt:

*) Radien eng, mit glatter, schräger Kante; Wandplatten glatt, weiß unter gelber Epidermis; Sporn des Tergums schmal; Kanälchen der Mauerplatten mit Quersepten

B. improvisus Darw. (Fig. 13).

***) Radien breiter; Wandplatten meist lebhaft bunt; Sporn des Tergums gleich etwa einem Dritte

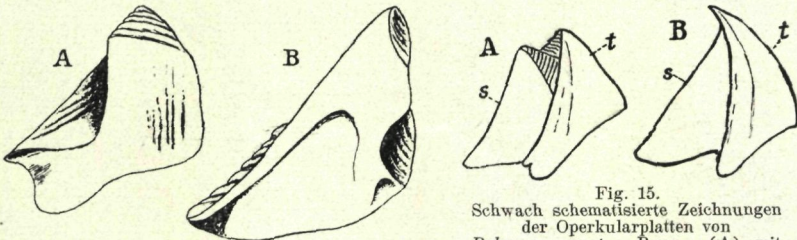


Fig. 14.

Scutum (A) und Tergum (B) von *Balanus crenatus* Brug., von innen. — Nach Pilsbry.

Fig. 15.

Schwach schematisierte Zeichnungen der Operkularplatten von *Balanus crenatus* Brug. (A) mit interapikaler Area und von *B. balanus* L. (B) ohne solche. Nach Broch.

der Breite der Platte; Adduktorkrista des Scutums kann wenig ausgebildet sein

B. amphitrite Darw.

β. Keine Adduktorkrista am Scutum; Radien sehr schmal und schräg, so daß die Öffnungskante tief geschlitzt ist; Wandplatten weiß, außen meist mit Längsfalten; Basis sehr dünn; die Apices des Scutum und Tergum jeder Seite durch eine wohlentwickelte interapikale Area getrennt; Scutum und Tergum oben mit stark vortretender Crista articularis . . . *B. crenatus* Brug. (Fig. 14 und 15)

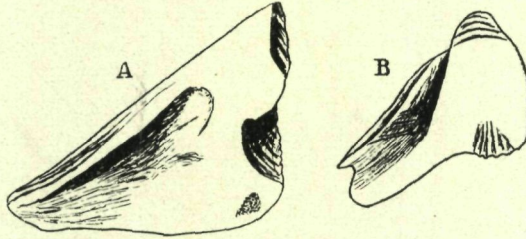


Fig. 16.
Tergum (A) und Scutum (B) von *Balanus balanoides* (L.)
Brug., von innen. — Nach Broch.

II. Basis nicht verkalkt, membranös; Kanäle der Mauerplatten sekundär ausgefüllt, so daß die inwendig glatten Platten solid erscheinen

Untergattung *Semibalanus* Pilsbry.

Außenwand mit Längsfalten; Radien schmal oder völlig rudimentär, Alae deutlich entwickelt; Operkularplatten schließen dicht aneinander; Tergum oben stumpf, Sporn

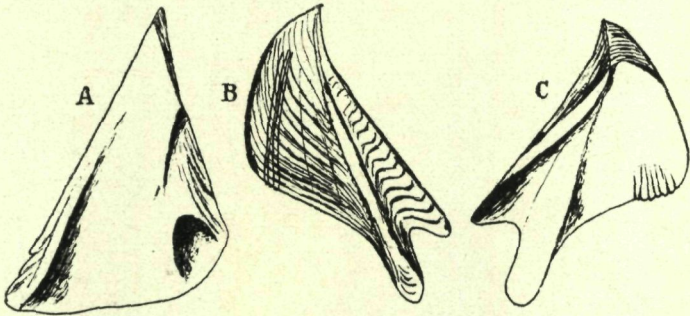


Fig. 17.
Tergum von innen (A), Scutum von außen (B) und innen (C), von
Balanus hammeri (Asc.) Brown. — Nach Broch.

von der basiscutalen Ecke breit getrennt; der artikulierende Kiel in der oberen Hälfte der Platte stark entwickelt und durch eine tiefe und breit artikulierende Furche von der scutalen Kante getrennt; Scutum immer mit vortretender Crista articularis

B. balanoides (L.) Brug. (Fig. 16).

B. Mauerplatten nicht kanalikuliert, solid; Basis verkalkt

Untergattung *Chirona* (Gray) Pilsbry.

Mauerplatten außen glatt, untereinander nur lose zusammengefügt, an der Innenseite unterhalb der Scheide mit parallelen Längsrippen ausgestattet; Radien breit, fein längsgestreift; Operkularplatten ohne interapikale Area; Scutum außen mit feinen Längsstreifen

B. hammeri (Asc.) Brown (Fig. 17).

5. *Peltogaster* Rathke:

a) Körper sehr lang, zylindrisch; Stiel etwa in der Mitte des Körpers; Nauplien mit Pigment in den Augen; Farbe des Körpers blaßrot, Wurzeln fast farblos; gewöhnlich viele Individuen auf einem Wirtskrebs

P. sulcatus Lillj. (Fig. 18 B).

b) Körper kurz, durch Ringmuskeln zusammengezogen; Stiel an einem Ende; Nauplien ohne Pigment in den Augen; Farbe des Körpers leuchtend rot, Wurzeln grünlich; nur 1 bis 2 Individuen auf jedem Wirtskrebs

P. paguri Rathke (Fig. 18 A).

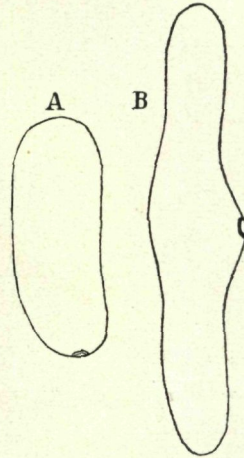


Fig. 18.
Umrisfzeichnungen von
Peltogaster paguri Rathke (A)
und *P. sulcatus* Lillj. (B).

II. Larven.

Die Nauplien der Cirripedien zeichnen sich durch den Besitz eines Rückenschildes, von Lateralhörnern (an der Spitze mit einem

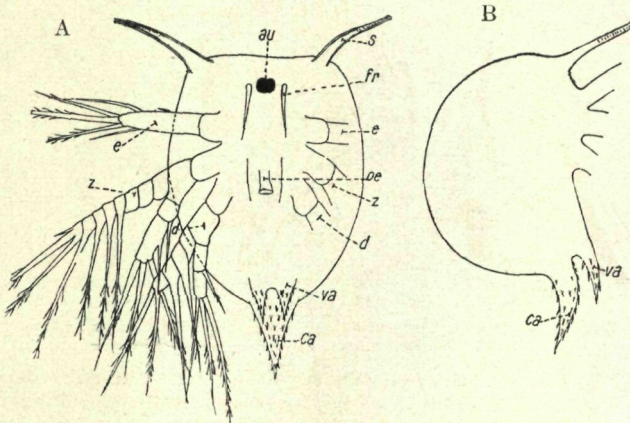


Fig. 19.

Nauplius von *Scalpellum scalpellum* L.; A: von vorn, B: von der Seite; 57:1.
au Auge; *ca* Kaudalstachel; *d* drittes, *e* erstes Beinpaar; *fr* frontale Filamente;
oe Ösophagus; *s* Lateralhörner; *va* ventraler Abdominalanhang;
z zweites Beinpaar. — Nach NILSSON-CANTELL.

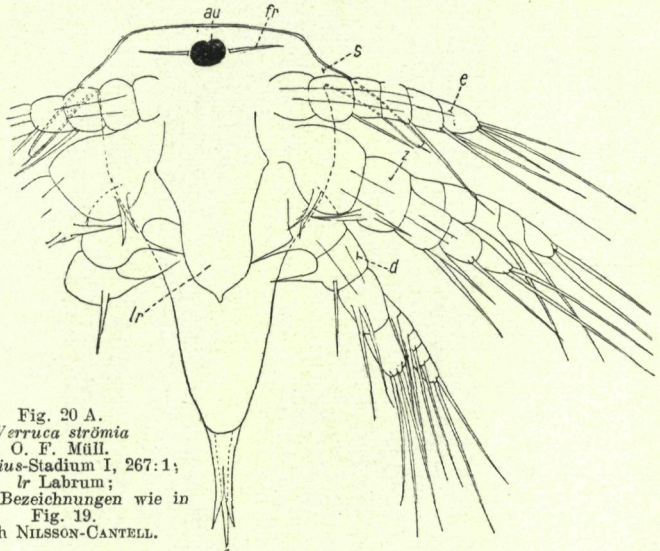


Fig. 20 A.
Verruca strömia
 O. F. Müll.
Nauplius-Stadium I, 267:1;
 lr Labrum;
 übrige Bezeichnungen wie in
 Fig. 19.
 Nach NILSSON-CANTELL.

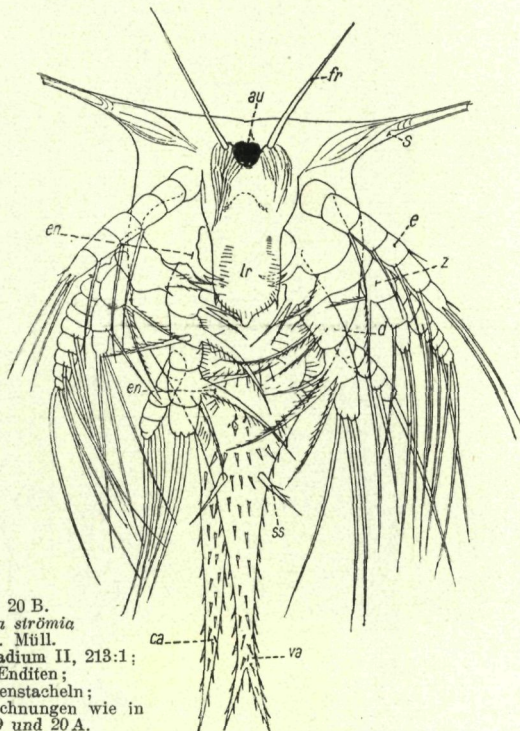


Fig. 20 B.
Verruca strömia
 O. F. Müll.
Nauplius-Stadium II, 218:1;
 en Enditen;
 ss Seitenstacheln;
 übrige Bezeichnungen wie in
 Fig. 19 und 20 A.
 Nach NILSSON-CANTELL.

Fig. 20 C.
Verruca strömia
O. F. Müll.
Cypris-Larve,
300: 1.
ci Zirren;
y 4. Glied der Haftantenne;
3 3. Glied derselben.
Nach NILSSON-CANTELL.

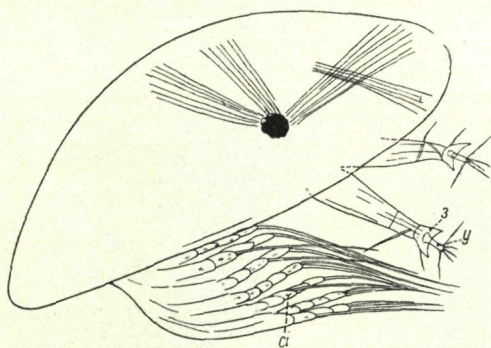


Fig. 21.
Alcippe lampas Hancock;
A: Nauplius-Larve,
107: 1.
Bezeichnungen wie in
Fig. 19;
B: Die Mitte einer jungen
Borste, noch nicht
ausgestreckt.
Nach NILSSON-CANTELL.

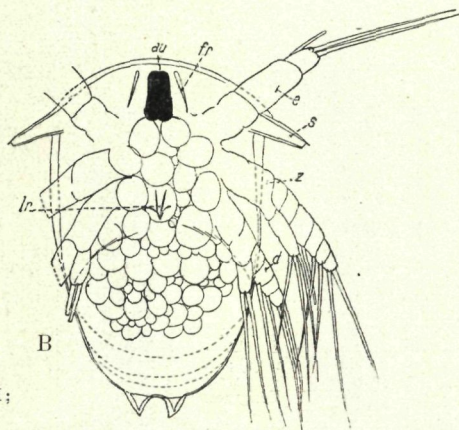
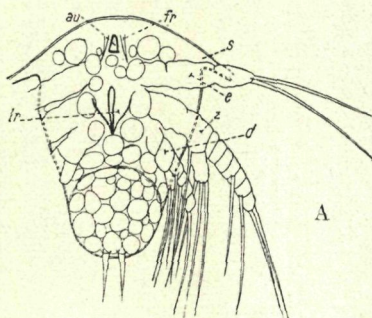
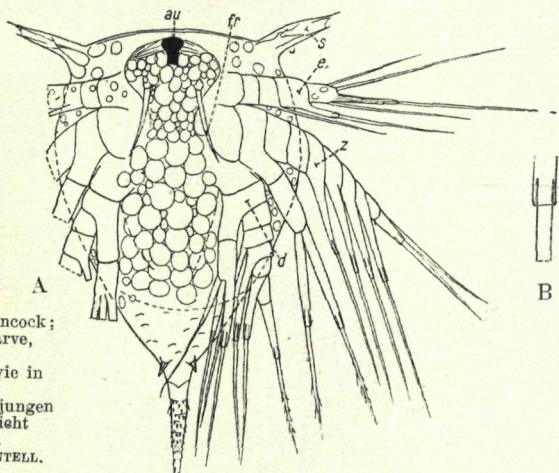


Fig. 22.
A: *Peltogaster paguri* Rathke,
Nauplius-Larve;
B: *P. sulcatus* Lillj., Nauplius-Stadium I;
188: 1. — Bezeichnungen wie in Fig. 19
und 20 A. — Nach NILSSON-CANTELL.

Stilette versehen), des Kaudalstachels und des ventralen Abdominalanhangs aus. Bei anderen, nicht im Gebiet vorkommenden Arten findet sich noch ein Rückenstachel. Für die Bestimmung der einzelnen Arten kommen, nach NILSSON-CANTELL, besonders in Betracht: Form des Rückenschildes und des Labrums; Vorhandensein oder Fehlen von Enditen an den Extremitäten; Aussehen der hinteren Körperanhänge und die Größe. Bei den Lepadomorphen sind die Lateralhörner relativ lang. — Rückenschild wenig deutlich ausgebildet: *Pellogaster*. — Labrum nur in Form eines spitzen Rostrums: *Scalpellum scalpellum* und *Pellogaster*; *Alcippe* keins. — Enditen nicht vorhanden: *Scalpellum*, *Alcippe*, *Rhizocephalen*. — Auge ohne Pigment: *Pellogaster paguri*. — Stark gewölbter Rücken: *Sc. scalpellum*.

Die einzelnen Larvenstadien fast aller übrigen Arten sind kaum bekannt oder beschrieben.

Technik der Untersuchung Da es bei der Bestimmung vieler Arten sehr wesentlich auf Zahl und Ausbildung der Kalkplatten ankommt, so dürfen säurehaltige Fixierungsgemische nicht verwendet werden. Bei den Lepadomorphen muß zur genauen Identifizierung auch der Tierkörper untersucht werden. Es genügt vielfach, den Sphinkter, der die beiden Schalenhälften miteinander verbindet, zu durchschneiden, worauf man das Tier herausziehen kann, ohne die Schale zu zerstören. Bei anderen Formen müssen auch die Mundteile isoliert und geprüft werden (nicht in Alkalilauge auskochen!). Bei den Balaniden muß man ein Scutum und Tergum vom Mantelgewebe befreien und gebebe-

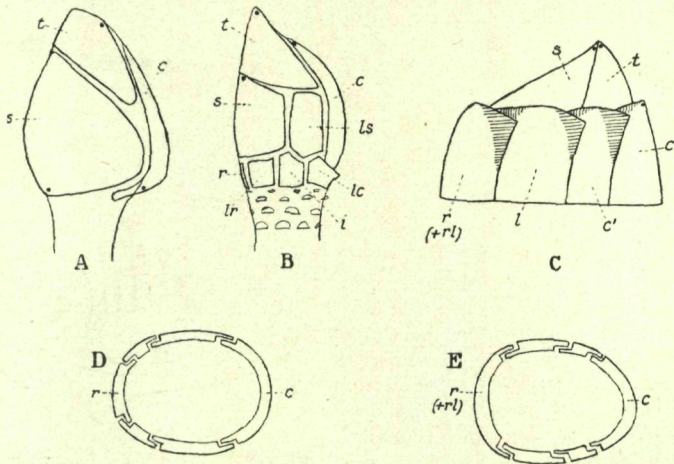


Fig. 23.

Schematische Darstellung der Skelettplatten bei *Lepas* (A), *Scalpellum* (B) und *Balanus* (C). — Die normale Lage der Umbonen ist an den 5 primären Platten — Carina (c; unpaar), Scutum (s; paarig) und Tergum (t; paarig) — durch einen schwarzen Punkt (•) angegeben; Latus superior (ls); Latus carinale (c'); Latus inframedium (i); Latus rostrale (lr); Rostrum (r); die Radien von *Balanus* sind wagrecht, die Alae senkrecht gestrichelt. Nach Broch.

D, E: Diagramme der Mauerplatten von *Chthamalus* (D) und *Balanus* (E).

Nach DARWIN.

nenfalls ein Stück von den Mauerplatten und der Basis herausbrechen und auf ihre Beschaffenheit untersuchen.

Eidonomie und Anatomie Die in Betracht kommenden Formen haben — mit Ausnahme der rosa bis purpurschwarzen *Balanus tintinnabulum* und *B. amphitrite* — eine meist helle Färbung: elfenbeinweiß, gelblich bis grau. Da der eigentliche Tierkörper vielfach dunkelviolett pigmentiert ist, so schimmert die Schale oft bläulich. Bei *Lepas* (besonders *L. anatifa* und *L. hillii*) ist der Stiel dunkelpurpurbraun; der gleiche Farbstoff findet sich bei *Conchoderma virgatum* in Form längsverlaufender Bänder, bei *C. auritum* als unregelmäßig verteilte Flecken auf dem ganzen Mantel. *Anelasma* ist gänzlich purpurschwarz. *Lepas anatifa* zeigt oft eine leuchtend orangerote Färbung der Mantelöffnungskante, *L. hillii* eine solche dicht unter dem Capitulum. Von den Rhizocephalen sind *Sacculina* gelblich gefärbt, *Peltogaster rosa* bis rot. Lage und Bezeichnung der Kalkplatten des Mantels mag für die Gattungen *Scalpellum*, *Lepas*, *Verruca* und *Balanus* durch die schematischen Abbildungen der Fig. 23 verdeutlicht werden.

Um eine kurze Übersicht der inneren Organisation der Cirripeden geben zu können, müssen wir zunächst versuchen, die *Thoracica* und die am stärksten umgebildeten Formen, die Rhizocephalen, in gleicher Weise zu orientieren. Diesem Zweck mag das beigegebene Schema (Fig. 24) dienen. Die Anheftungsstellen — die Antennen, der Stiel — sind in die Senkrechte, nach unten, gestellt, die Mantelöffnung ist nach rechts gerichtet. Es gehen dann ohne weiteres die Lagebeziehungen von Ganglien (Oberschlundganglien), Mündung des Oviduktes, Verlauf der Vasa deferentia hervor. In beiden Typen würde also die dorsale Seite nach unten gerichtet sein. Abweichungen in der inneren Organisation ergeben sich, wenn wir die Lage der Ovarien betrachten. Bei den Rhizocephalen füllen sie die ganze Viszeralmasse aus, wohingegen sie bei den *Thoracica* in den Mantel verlagert erscheinen, bei den Lepadomorphen in den Stiel, bei den Balanomorphen in die Basis. Bei *Verruca* gehen auch einige Hodenschläuche in den Mantel und finden sich hier unmittelbar neben den Ovarien.

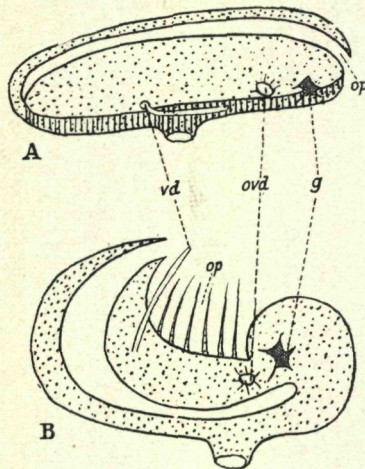


Fig. 24.
Schema zum Vergleich der Organisation der
Rhizocephala (A) und der *Thoracica*.
g Ganglion; op Mantelöffnung;
ovd Ovidukt; vd Vas deferens.
Nach SMITH.

Der Verdauungskanal der *Thoracica* beginnt mit einem von kräftigen Mundwerkzeugen (Fig. 25) bewaffneten Mund: Oberlippe mit zwei Tastern, Mandibel, 1. Maxille, Unterlippe (2. Maxille). Der sehr muskulöse Ösophagus (Fig. 26) führt in eine kleine Erweiterung, den muskelarmen Magen. Auf diesen folgt der sehr geräumige Mitteldarm, in dem die Verdauung erfolgt. Der Darm endet zwischen den Analanhängen an der dorsalen Basis des Penis. Der Mitteldarm von *Alcippe* ist blind geschlossen. Die Rhizocephalen sind darmlos. — Ein Organ, das

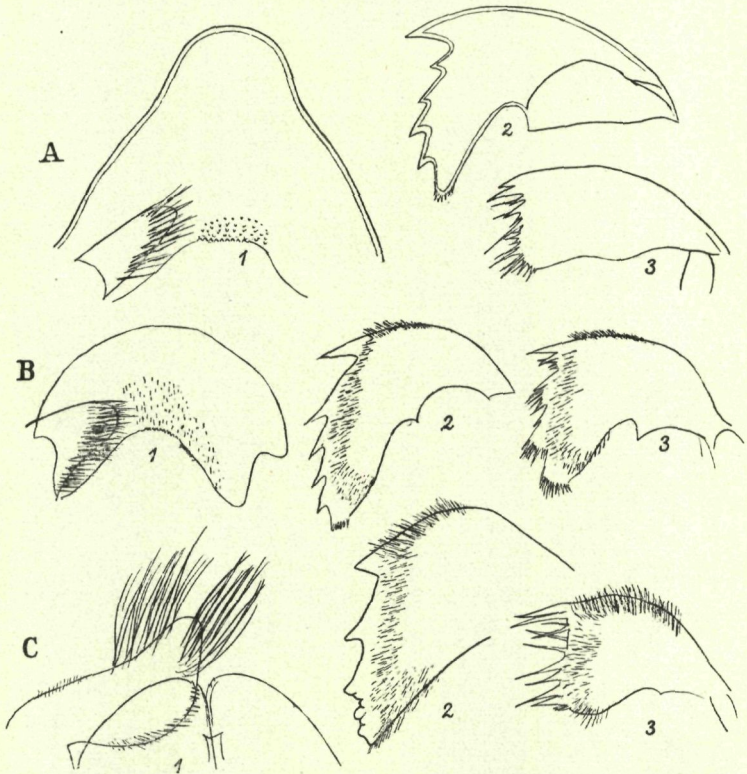


Fig. 25.

Mundteile von *Thoracica*; A: *Scalpellum scalpellum*; B: *Lepas anatifera*; C: *Balanus crenatus*. — 1 Oberlippe mit einem Taster; 2 Mandibel; 3 erste Maxille.

Nach Broch.

für die Cirripeden charakteristisch ist, ist die Zementdrüse. (Ausnahme die Rhizocephalen? Die „glande cémentaire“ der Rhizocephalen entspricht nicht der Zementdrüse der *Thoracica*; sie dient der Produktion von Eihüllen.) Sie liegt bei den Lepadomorphen im Stiel, bei den Balanomorphen in der Basis unter den Ovarien. Die Mün-

dung des Ausführungsganges befindet sich an der Spitze der 1. Antennen. Das Sekret dient zur Befestigung auf der Unterlage.

Nervensystem. — Bei den *Thoracica* finden sich außer dem paarigen Oberschlundganglion noch sechs Paar Bauchganglien, die bei den Verrucomorphen, den Balanomorphen, *Alcippe* und den ♂ von *Scalpellum* miteinander verschmolzen sind. Bei den Rhizocephalen liegt eine große Ganglienmasse im Mesenterium zwischen Mantelöffnung und Ovidukten.

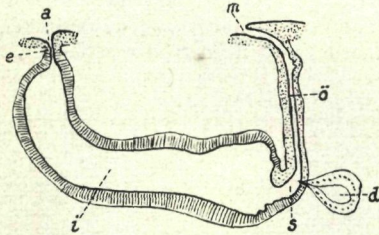


Fig. 26.
Sagittalschnitt durch den Verdauungskanal von *Scalpellum stroemii*.
a After; d Verdauungsdrüsen; e Enddarm;
i Mitteldarm; m Mund; ö Ösophagus;
s Magen. — Nach Broch.

Vorkommen und Verbreitung (*)

Die Cirripeden sind ausnahmslos Meeresbewohner; nur sehr wenige Formen dringen in das Brackwasser ein. Im erwachsenen Zustand sind sie alle festsitzend; nur während der Larvenzeit vermögen sie aktiv eine Ortsveränderung vorzunehmen. Als Untergrund dienen ihnen alle nur denkbaren Gegenstände, sei es der feste Boden selbst, seien es frei umherschwimmende Gegenstände, Pflanzen oder Tiere.

Rankenfüßer finden sich von der Zone der höchsten Sturmflut bis zu den größten Tiefen herab. Von den Formen unseres Gebietes sind die *Scalpellum*-Arten Angehörige einer im allgemeinen in der Tiefsee wohnenden Gruppe; *Sc. scalpellum* ist eine der wenigen Ausnahmen. Es bewohnt die Küstengebiete des Mittelmeeres und W-Europas. Seine W-Grenze liegt um Island herum, die N-Grenze bei den Lofoten. Von der Nordsee dringt es bis zur Insel Anholt und Morup Tänge an der schwedischen Küste in das Kattegat ein. *Sc. stroemii* ist eine rein boreale Art, die aber doch in der Tiefe der Norwegischen Rinne bis ins Skagerrak gelangt und hier anscheinend gar nicht sehr selten ist.

Bodenbewohnende Formen sind *Verruca stroemia* und die Balaniden, wobei *B. improvisus*, aber auch *B. balanoides* und *B. crenatus* auch auf freischwimmenden Gegenständen sich ansiedeln, *B. balanus* und *B. hammeri* gelegentlich auf Krebsen gefunden werden. *B. hammeri* ist reiner Tiefenbewohner. Er dringt nicht über 40 bis 50 m nach oben. *B. balanus* und *B. crenatus* bewohnen die Region von 0 bis 300 m; *B. improvisus* geht selten bis über 40 m hinab, bleibt vielmehr nahe der Oberfläche, aber nicht in der Gezeitenzone. Diese wird jedoch von *B. balanoides* bewohnt, zu dessen Lebensbedingungen wahrscheinlich zeitweise Trockenlegung gehört. In noch stärkerem Maße gilt das für *Chthamalus stellatus* (s. S. X, d 25).

Wenn wir jetzt die Verbreitungsgebiete (Fig. 27) der *Balanus*-Arten untersuchen, so stellt sich folgendes heraus: *B. balanus* und *B. crenatus* sind zirkumpolar (*B. balanus* auch bipolar), dringen aber

*) Für Fundortsangaben habe ich zu danken Prof. HJ. BROCH-Oslo, Dr. NILSSON-CANTELL-Visby, Dr. K. STEPHENSEN-Kopenhagen, Dr. G. THULIN-Lund.

bis in gemäßigte Meere vor. In der Ostsee gehen beide bis zu einer Linie Fehmarn-Trelleborg. *B. balanoides* und *B. hammeri* sind boreale Arten, von denen der zirkumterrestre *B. balanoides* bis zur Pyrenäenhalbinsel herab gefunden wird; der atlantische *B. hammeri* ist stenotherm, wird nach S also seltener und findet seine Grenze in der Nordsee im Skagerrak (Skagen-Väderöarne, Koster-Inseln, Bohuslän). *B.*

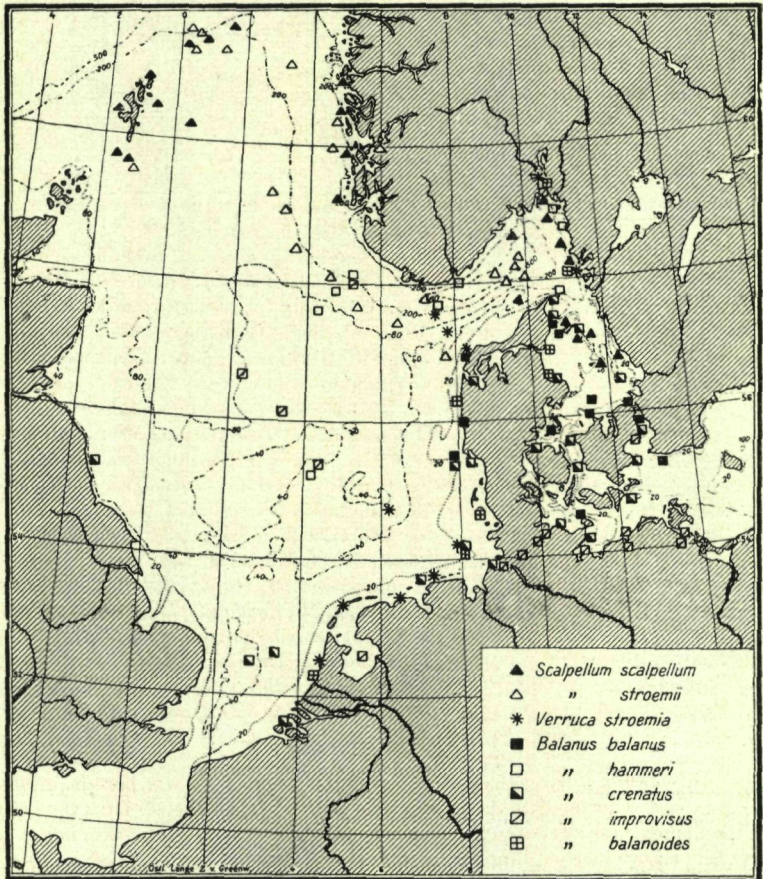


Fig. 27.
 Verbreitung der wichtigsten Cirripeden im Gebiete der Nord- und Beltsee.

balanoides ist an der dänischen O-Küste bis zum Randers-Fjord herabgewandert. *B. improvisus* stellt für den N-Teil des Gebietes einen Sommergast dar. Die Besiedlung des Oslofjordes geschieht während der letzten Hälfte des V. und der ersten Hälfte des VI. Mit Winters Be-

ginn sterben die geschlechtsreifen Individuen wieder ab. *Verruca stroemia* findet sich von der tiefsten Ebbegrenze bis zu mehreren 100 m Tiefe. Ihr Gebiet reicht vom Mittelmeer bis zum Weißen Meer und Spitzbergen. Nach der Ostsee zu liegt ihre Grenze bereits im Skagerrak (Oslofjord-Lyseskil). Sehr interessant ist der Fund von *Chthamalus stellatus* bei Anholt im Kattegat. Diese Art ist in den 80er Jahren von HOEK und auch von WELTNER bei Helgoland nachgewiesen, aber seitdem dort verschwunden. Ihr nächstes Vorkommen ist der westliche Kanal, die englische und irische Küste (wie weit nach N?). Der Weg durch die Straße von Dover scheint von den Nauplien nicht zurückgelegt werden zu können (Strömungen). Ist die Art wärmebedürftig oder aus welchem Grunde gelangt sie so selten in die Nordsee?

Alljährige Gäste, die mit den Meeresströmungen — an irgendwelchen Gegenständen befestigt — ins Gebiet geführt werden, sind die kosmopolitischen *Lepas anatifera* und *L. fascicularis*. Ihr Weg ist durch die Färöer-Rinne. *L. fascicularis* gelangt im Sommer selbst bis in die Ostsee. *L. anatifera* findet sich dagegen an den W-Küsten durch den größten Teil des Jahres. Die Verteilung der einzelnen Arten auf Ozean, Nord- und Ostsee geben uns auch Aufschlüsse über den Einfluß vermindertem Salzgehaltes. Am unempfindlichsten ist *Balanus improvisus*, der bis zu den Ålands-Inseln und nach Helsingfors-Reval vordringt (6‰ Salzgehalt), sich auch in den nur noch schwach brackischen Flußmündungen und im Kaiser-Wilhelm-Kanal findet. Seine ausgesprochene Stenothermie — wohl auch Strömungen — verhindern die Besiedlung des Bottnischen und Finnischen Meerbusens. Wenig anspruchsvoll sind auch *B. balanus* und *B. crenatus*. Sie machen an der W-Grenze der Arkona-Tiefe Halt, d. h. bei einem Salzgehalt des Oberflächenwassers von 10 bis 8‰. Auch *Verruca stroemia* dringt in die Fjorde tief hinein, allerdings nicht ins Kattegat. Von den beiden *Lepas*-Arten verträgt *L. fascicularis* geringeren Salzgehalt als *L. anatifera*. Ausgesprochen stenohalin sind die beiden *Scalpellum*-Arten und *Balanus balanoides*, wengleich letzterer im Kattegat bis zum Randers-Fjord (30 bis 25‰) vorgedrungen ist. *Sc. scalpellum* folgt dem schwereren Unterstrom der Nordsee bis zum Ende der „Tiefen Rinne“, O der Insel Anholt.

Bewegung Eine freie Ortsbewegung kommt — wie bereits erwähnt — den Cirripeden nur während des Larvenlebens zu; vor allem scheinen die Metanauplien durch ihre langen Borsten besonders gut für ein Schweben und Schwimmen ausgerüstet zu sein. Die *Cypris*-Larven werden wohl alle mehr passiv von den Strömungen befördert. Die Larven von *Scalpellum* und *Balanus hammeri* finden sich dicht über dem Grunde. Während die Lepadomorphen (mit Ausnahme von *Anelasma*) dank ihres mit einer dreifachen Lage von Muskeln (äußere schräge, mittlere ringförmige, innere längsverlaufende) versehenen Stieles Drehbewegungen, Kontraktionen und Neigungen ausführen können, beschränken sich die Bewegungsmöglichkeiten der übrigen Cirripeden (ohne Rhizocephalen) auf ein Herausschleudern der Cirren

und des Hinterkörpers mit darauffolgendem Zurückziehen. Diese Fähigkeit besitzen die Lepadomorphen natürlich auch. Bei *Alcippe* geschieht die Bewegung der Cirren in der Mantelhöhle. Die Rhizocephalen erneuern durch Kontraktionen der Mantel- und Viszeralmuskulatur das Atemwasser in der Mantelhöhle. Ein Ringmuskel vermag die Mantelöffnung zu verschließen. Diesem gleichen Zweck dient der Schließmuskel der Scuta bei den Lepadomorphen. Recht kompliziert ist die Mechanik der Bewegungen des Operkulardeckels der Veruromorphen und Balanomorphen. Zu dem Adduktor der Scuta gesellen sich noch je ein rostraler und ein lateraler Depressor für die Scuta und je ein Depressor für die Terga. Sie sind an der Basis oder an der Mauer befestigt. Bei *Coromula* strahlen die tergalen Depressoren, da hier diese Stücke reduziert sind, auf der ganzen Operkularmembran aus. Außer der Wirkung dieser Operkularmuskeln spielt bei den Bewegungen des Deckels auch der Blutdruck eine Rolle. Dieser ist es auch, der dem ganzen Apparat Halt verleiht, da Gelenke zwischen den Operkularplatten und dem Gehäuse nicht vorhanden sind. Die Balaniden vermögen die Platten auch in gewisser Weise heranzurollen in einer Ebene parallel der Basis oder gegen die Wand des Gehäuses zu drücken, bzw. zu reiben.

Stoffwechsel Biologie und Physiologie der Ernährung, wie des gesamten Stoffwechsels liegen noch sehr im argen. Wenn wir von den besonderen Verhältnissen der Rhizocephalen absehen, so kommt für die Cirripedien nur eine geformte Nahrung in Betracht. Welcher Art diese für die verschiedenen Formen ist, scheint sich nach den örtlichen und zeitlichen Bedingungen zu ändern. Auf Grund von Untersuchungen des Darminhaltes dürften die mehr an der Oberfläche lebenden und die planktonischen Arten Planktonfresser sein (*B. balanoides*: Kopepoden, Diatomeen, Algen, Borsten und Detritus; *L. anatifera*: Nauplien und Cyprislarven von Cirripedien); tiefere Schichten bewohnende Formen sind mehr Detritusfresser (*B. balanus*, *B. crenatus*, *V. stroemia*, *Scalpellum*). Die Larven nehmen keinerlei Nahrung zu sich, sondern verbrauchen den Dottervorrat.

Beobachtungen über den Nahrungsfang verdanken wir GRUVEL und vor allem NILSSON-CANTELL. Die einzelnen Arten verhalten sich recht verschieden. *Sc. scalpellum* (wahrscheinlich auch *Sc. stroemii*) hält die Cirren weit ausgestreckt, dreht nur den Körper wenig um die Längsachse oder zeigt ein geringfügiges Heben und Senken des Körpers. Berühren irgendwelche Fremdkörper einen Cirrus und zugleich die daran befindlichen Borsten — aber nur dann, sonst gleitet er ohne Wirkung ab —, so wird der betreffende Cirrus zum Mund gebogen. Auch *V. stroemia* breitet die Cirren in der Regel oft lange Zeit in einer Ebene aus und rollt nur einzelne oder mehrere Rami ein. In der Unabhängigkeit der einzelnen Cirren ähnlich verhält sich auch *L. anatifera*, unterscheidet sich aber von den vorigen Arten durch die rhythmischen Bewegungen aller Cirren. Das gleiche zeigen auch die bisher untersuchten *Balanus*-Arten (*B. balanoides*, *balanus*, *crenatus*, *perforatus*). „Alle Cirren und Rami werden gleichzeitig in

der Weise bewegt, daß die Cirren zuerst ausgestreckt und dann auf einmal gegen den Mund zu gebogen werden, wobei sich der Körper zugleich etwas in die Schale senkt. Die Bewegungen können, besonders bei kleinen Exemplaren, außerordentlich lebhaft sein. So konnte ich z. B. bei 1 bis 2 mm großen Exemplaren bis 140 Schwingungen in einer Minute zählen. Diese Bewegungen werden während eines großen und besonders des dunkleren Teiles des Tages ausgeführt“ (NILSSON-CANTELL). Die Tiere vermögen dabei auch die Wasserströmungen auszunutzen. Bei *B. balanoides* konnte beobachtet werden, daß die Cirren, wenn die Wogen gegen die Klippen schlagen, gegen den so entstandenen Strom ausgestreckt werden, und, wenn die Wellen sich später zurückziehen, eine halbe Umdrehung ausführen. Bei *Alcippe*, bei der nur die äußersten Cirrenspitzen aus der Mantelöffnung gestreckt werden können, wird durch Kontraktion des Mantels und Cirrenbewegungen ein ein- und austretender Wasserstrom erzeugt, der die mikroskopische Nahrung mit sich führt (Fig. 28).

„Der Strom erhält durch die Cirrenbewegungen keinen gleichmäßigen, sondern einen stoßweisen Verlauf, doch wird seine Richtung nicht geändert. Für das Einströmen haben die Bewegungen der Mundcirren, für das Ausströmen jene der hinteren Cirren die größte Bedeutung.“ „Die hinteren Cirren werden dadurch bewegt, daß die hintere Thoraxpartie, die von der Mundpartie getrennt ist, längs der carinalen Seite des Capitulum auf und nieder geführt wird. Innerhalb der Zeit, während welcher die hinteren Cirren von ihrer höchsten in ihre tiefste Bahn gebracht werden, führen die beim Munde sitzenden Cirren eine schlagende Bewegung nach innen zu und zurück zur Ausgangslage bei der Mitte der Mantelöffnung aus. Unmittelbar darauf werden die hinteren Cirren in ihre höchste Lage gehoben, wobei die Spitzen in den obersten Winkel der Mantelöffnung zu liegen kommen“ (NILSSON-CANTELL).

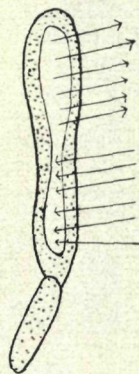


Fig. 28.
Alcippe lampas,
Mantelöffnung.
→ Ausstrom;
← Einstrom.
Nach NILSSON-CANTELL.

Biologisch den Übergang zu den Rhizocephalen bildet *Anelasma squalicola*. Während diese Form in der Jugend offenbar geformte Nahrung aufnimmt, wie aus der lebhaften Tätigkeit der Mitteldarmdrüsenzellen hervorgeht, degenerieren diese mit dem Auftreten eines neuen Nährorgans, den Filamenten des Stiels, die sich weitverzweigt in die Muskulatur des Haies versenken. Sie sind von einer Kutikula bedeckt, die nach der Spitze der haarähnlichen „Wurzeln“ immer feiner wird, so daß das Ende nackt ist. Die Endzellen sind rein mesodermal. Ein Zentralkanal steht mit dem mesodermalen Lakunengewebe des Stiels und somit dem des ganzen Tieres in Verbindung. Ein ähnlicher Ernährungsmodus gilt vielleicht auch für die darmlosen ♂ der *Scalpellum*-Arten. Echte Parasiten sind die Rhizocephalen, die mit ihren wurzelartigen Ausläufern die inneren Organe des Wirtskrebses umspinnen und dessen Säfte resorbieren.

Wenn — bei den *Cirripedia thoracica* — ein Nahrungspartikel von den Fangzirkeln erfaßt worden ist, so führen diese die Beute zu dem 1. und 2. Zirkelpaar, die dem Mundkegel zunächst stehen und sich durch einen besonderen Bau auszeichnen. Erst diese geben den nun mehr oder weniger zusammengedrückten Nahrungsbällen an die Mundteile ab, die dann den Bissen formen; und zwar führen die Oberlippentaster und die Unterlippe den Ballen immer wieder den Mandibeln und 1. Maxillen zu, deren Tätigkeit durch die Abgabe eines Bindemittels von besonderen Drüsen unterstützt wird. Der Durchgang des Bissens durch den Ösophagus muß im Hinblick auf die mächtige Muskulatur sehr rasch erfolgen. Die Verdauung beginnt in dem von einer Stäbchenschicht ausgekleidetem Mitteldarm, in dessen Anfangsteil sackförmige Drüsen, deren Wände von großen, verschiedene Funktionszustände andeutende Zellen gebildet werden, münden.

Der Chemismus der Verdauung ist leider noch unbekannt; doch dürfte er kaum von dem der Malakostraken abweichen. Der Verdauungssaft stellt eine braune, nicht sehr bewegliche Flüssigkeit dar, die nach GRUVEL stark sauer reagieren soll. Seine Angabe, eine freie organische Säure, sehr wahrscheinlich Salzsäure, nachgewiesen zu haben, bedarf noch der Nachprüfung, dürfte auch nicht zutreffend sein. Nach der großen Gefäßigkeit der Tiere zu urteilen, muß die Verdauung sehr rasch ablaufen. Beobachtungen über die Abgabe der Fäzes liegen nicht vor.

Als Exkretionsorgan funktioniert die Maxillar-(Schalen-) Drüse, deren Mündung an der 2. Maxille gelegen ist. Das Endsäckchen (Rest des Cöloms) stellt den eigentlichen Exkretionsapparat dar (Abschnürung von Zellteilen). Harnkanal und Harnleiter dienen nur der Entfernung der Exkrete. Bei *Alcippe* endet der den Harnkanal mit dem Harnleiter verbindende Gang blind; das Lumen des Harnleiters ist außerordentlich stark reduziert. Wie die Exkretion bei dieser Form geschieht, ist unbekannt. Zwischen Endsäckchen und Harnkanal findet sich ein Trichterapparat (Sicherheitsventil gegen ein Rückstauen des Harnes). Über die Exkretion bei Rhizocephalen ist nichts genaueres bekannt; möglicherweise erfolgt die Abscheidung der Endprodukte des Stoffwechsels durch das Wurzelsystem (DELAGE). Dafür sprechen vielleicht die Änderungen des Stoffwechsels der Krabben unter dem Einfluß der Parasiten (s. S. X. d 37 und X. h 103).

Der Atmung dient offenbar die ganze Körperoberfläche, insbesondere die des nur von einer dünnen Chitinschicht bekleideten inneren Mantels. Die weiter oben beschriebenen Bewegungen der Cirren und des Körpers führen gleichzeitig eine Erneuerung des Wassers in der Mantelhöhle herbei. Unterstützend greifen wahrscheinlich die Filamente ein. Bei den Balanomorphen und *Alcippe* treten besonders die sog. Kiemen in Funktion. Es sind das 2 jederseits des Körpers gelegene, vielfach gefaltete Ausstülpungen des Mantels. Sie finden sich wenige mm von der Ansatzstelle des Adduktors der Scuta in dem Winkel, der von den Seitenwänden des Gehäuses und der Basis gebildet wird. Die Chitinhülle dieser Kiemen ist außerordentlich dünn; zwischen den beiden Flächen finden sich zahlreiche Blutlakunen.

Ein Zirkulations-System mit eigenen Bahnen existiert nicht. Die Körperflüssigkeit wird durch die Kontraktionen der Muskulatur in die einzelnen Körperabschnitte gepreßt. Ein größerer Hohlraum, der Rostralsinus, findet sich auf der ventralen Seite des Mitteldarmes. Von diesem Sinus führt ein Kanal in den Pedunculus, bzw. bei den Operkulaten in weite Lakunen des basalen Teiles des Mantels. Am Abgangspunkte dieses Kanals findet sich auch eine Art von Klappen, um ein Rückfließen des Blutes zu verhindern. Seitliche Lakunen leiten das Blut in die Cirren, Filamente und den Penis. Als Sammelgefäße dienen eine Lakune über dem Nervensystem und eine um den Adduktor der Scuta, welch letztere mit dem Sinus in direkter Verbindung steht. Bei den Rhizocephalen erfolgt der Stofftransport durch das Lakunensystem der Wurzeln, des Stieles, des Mantels und der Viszeralmasse.

Das Blut selbst ist bisher nur von einer Art, *Pollicipes cornucopia* Leach von der bretonischen Küste, untersucht (GRUVEL 1893). Blutkörperchen sollen nur in geringer Zahl vorhanden sein. Sie stehen wahrscheinlich im Dienste des Stofftransportes: der Nahrung beigemengtes Karmin oder Fett findet sich einige Stunden später in ihnen; andererseits fressen sie Sepiakörnchen und Ammoniakkarmin — aber niemals Indigokarmin —, die in die Hohlräume des Pedunculus injiziert worden sind. Das Plasma der Blutkörperchen soll sauer (Kongorot) reagieren. Die Angaben über Eiweißgehalt usw. des Blutes, seine Gerinnung bedürfen sicher der Nachprüfung. Das Blut enthält ein ziegelrotes Lipochrom, das im Hunger verschwindet, also vielleicht einen Reservestoff darstellt. Als Sauerstoffüberträger soll ein eiweißähnlicher, farbloser Körper dienen.

Auf die Funktion der für die Cirripedien so charakteristischen Zementdrüsen ist bereits hingewiesen worden. Hier mag nur noch erwähnt werden, daß die — einzeln liegenden — Zellen ein äußerst günstiges Objekt liefern für Untersuchungen über die Beteiligung des Zellkernes an der Sekretion. Bei *Sc. scalpellum* sind diese Zellen 0.2 mm groß mit Kernen von 0.07 mm Durchmesser, stellen also mit die größten bekannten, tierischen Zellen dar.

Sinnesleben Zur Sinnesphysiologie liegen nur sehr wenige Versuche, bzw. gelegentliche Beobachtungen vor. Das gilt besonders für die erwachsenen Formen. — Tastorgane sind die Zirren (Fig. 29); vor allem reich mit Borsten ausgestattet sind das 1. und 2. Paar, die — wie bei der Nahrungsaufnahme bereits angedeutet — die erste genauere Untersuchung der Beute vornehmen. Gegenstände, die sich als zu hart und schwer zerreibbar erweisen, werden alsbald von ihnen wieder weggeschleudert. Des weiteren finden sich aber Tastborsten über den ganzen Mantel verbreitet. Berührungen der Operkularmembran bei Balaniden führen zu einer sofortigen entsprechenden Rollbewegung des Operkularapparates zur Entfernung des Fremdkörpers oder um ihn zwischen Mauerwand und Operkularplatten zu zerreiben. Die *Cypris*-Larven von *B. balanoides* besitzen ein sehr feines Unterscheidungsvermögen für den Rauheitsgrad des zu besiedelnden Substrates. Sie bevorzugen Holzwerk, Steine und ältere, korrodierte *Mytilus*. Junge *Mytilus* mit glatter Schale werden dagegen seltener von Larven aus-

gewählt. Im Glasaquarium schwimmen sie, wenn alle darin befindlichen rauhen Gegenstände besetzt sind, bis einen Monat herum, ohne daß die Metamorphose eintritt. Eine gleich hoch ausgebildete Unterschiedsempfindlichkeit kommt auch den Larven von *Sacculina* zu, da sie sich nur während der Nacht auf ihrem Wirt — nur sehr kleinen

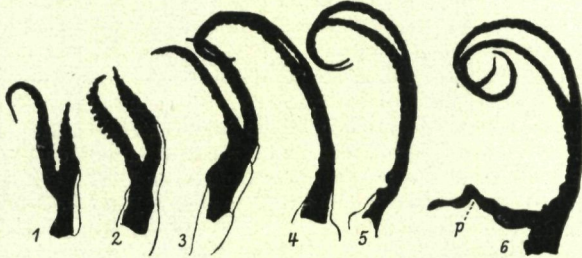


Fig. 29.
Rankenfüße einer Balanide. — p Penis. — Nach PILSBRY.

(bis $2\frac{1}{2}$ mm langen) Individuen dekapoder Krebse — festsetzen und zwar nur an der Haarbasis, möglichst nahe der weichen Gelenkhaut.

Die sog. KOEHLERSchen Organe in den Stielplatten von *Scalpellum* und die „organes vésiculeux“ (GRUVEL) in der Kutikula des Schließrandes der Scuta und Terga von *Lepas*-Arten (mit Ausnahme von *L. fascicularis* und *L. pectinata*) werden mit der Fähigkeit der Tiere, Erschütterungen und Wärmeschwankungen wahrzunehmen, in Zusammenhang gebracht. — Die Nauplien von *Pelto-gaster* sollen im Gegensatz zu denen von *Sacculina*, die keinerlei Reaktionen auf die Schwerkraft zeigen, stark negativ geotaktisch sein (SMITH).

Die Nauplien der Cirripedien besitzen ein medianes Auge (Pigmentbecherocelle). Beim *Metanauplius* treten die Anlagen der beiden seitlichen, zusammengesetzten Augen auf. Diese letzteren werden bei der Metamorphose abgeworfen. Das ausgebildete Tier hat nur noch das Naupliusauge, das bei den *Lepadomorphen* infolge der Aneinanderlagerung der beiden Einzelaugen ein einheitliches Organ bildet; demgegenüber sind die beiden Einzelaugen der Operkulaten durch die Breite des Magens voneinander getrennt. Die Rhizocephalen entbehren im ausgebildeten Zustand der Augen. Die erwachsenen *Thoracica* (im besonderen die *Lepadomorpha*) scheinen keinerlei Orientierung ihres Körpers zu der Richtung der Lichtstrahlen einzunehmen.

Die *Balanomorpha* sollen gegen plötzliche Änderungen der Lichtintensität empfindlicher sein als die *Lepadomorphen*. Gerichtete Bewegungen zum Licht führen jedoch die Larven aus. Nach SMITH sind die Nauplien von *Sacculina* stark positiv heliotaktisch, die von *Pelto-gaster* dagegen nur in geringem Grade; beide zeigen also ein gerade entgegengesetztes Verhalten wie gegenüber der Schwerkraft. Etwas eingehender untersucht ist das Verhalten von Balanidenlarven. Metanauplien von *B. balanoides* aus dem Dunkeln ins Licht überführt, sammeln sich zunächst alle auf der Seite des Lichteinfalles. Bald schwimmen sie aber nach der dem Licht abgewendeten Seite. Dieser Um-

schlag scheint bis zu einem gewissen Grade von der Temperatur abhängig zu sein. In Versuchen S. RUNNSTRÖMS waren bei 16° C nach 4½ min alle Larven negativ phototaktisch geworden; in einer Kultur, die bei 11° C beobachtet wurde, hielten sich die Mengen der positiv und negativ eingestellten Individuen die Wage, wobei ein ständiger Austausch erfolgte; bei 13° C waren nur relativ wenige nicht dem Licht abgewendet. Schwache Beleuchtung (später Nachmittag) läßt das Verhältnis mehr zugunsten der positiv phototaktische Tiere ausfallen (gegenüber Vormittag). Dieser Umschlag im phototaktischen Verhalten ist für vertikale Wanderungen der Tiere verantwortlich zu machen. Ausgesprochen positiv phototaktisch sind dagegen die *Cypris*-Larven dieser Art, welches Verhalten schließlich die Ansiedlung der Tiere in der Gezeitenzone herbeiführt.

Nach GRUVEL soll *Lepas* in der Lage sein, Fischfleisch oder faulige Mießmuscheln, die bis auf einige cm in ihre Nähe gebracht werden, zu wittern, und sich nach der Beute hinneigen. Derselbe Erfolg soll in geringerem Grade bei *Conchoderma* zu erzielen sein, nicht dagegen bei *Pollicipes*. Letzterer ist Bewohner der Brandungszone, so daß der Nahrungserwerb nur durch die Filterbewegungen der Beine ermöglicht wird. Der Entscheid über die genießbarkeit der Beute wird erst von den Mundwerkzeugen, bzw. im Pharynx herbeigeführt. Nichtzusagendes wird wieder herausgeschleudert. Ein Witterungsvermögen muß auch den *Cypris*-Larven der Rhizocephalen zukommen, da sie ihren Wirt stets nur im Dunkeln aufsuchen.

Über Ruhezustände bei Cirripeden wissen wir noch recht wenig. Es ist ja ohne weiteres klar, daß Balaniden, besonders aber *Chthamalus stellatus*, die an der bretonischen Küste in Mengen meterhoch über der normalen Hochwasserzone angewachsen sind, so daß sie nur bei der höchsten Flut — also zweimal im Monat — vom Wasser bedeckt werden und nur dann Gelegenheit haben, Nahrung aufzunehmen, in der Zwischenzeit aber unter dem Einfluß der Sonnenhitze, des Windes und Regens stehen, daß solche Tiere während dieser Zeit in einem wenig aktiven Zustand sich befinden werden. Aller-neuestens ist KREPS den Bedingungen der Ruhezustände genauer nachgegangen. Er experimentierte mit *B. balanoides* und *B. crenatus*. Diese Arten vertragen plötzliche Schwankungen im Salzgehalt von völlig süßem Wasser bis zu einer Konzentration von 70‰. Bei einem für jede Art charakteristischen Salzgehalt hören aber die rhythmischen Atem-, bzw. Fangbewegungen auf, und zwar beträgt die Schwelle für *B. balanoides* 6,5 bis 7‰, für *B. crenatus* 4‰. Bei weiterer Verdünnung verfallen die Tiere dann in eine Art Dauerschlaf, in welchem Zustand sie mehrere Wochen in reinem Süßwasser aushalten können (ja sogar in destilliertem Wasser), um, ins Meerwasser zurückversetzt, wieder aufzuleben.

Fortpflanzung

Die Gruppe der Cirripeden enthält Formen mit einer solchen Mannigfaltigkeit der Geschlechtsverhältnisse wie wohl kaum eine andere im Tierreich. Doch können diese hier nicht alle dargelegt werden, da gerade die interessantesten sich bei Tiefseearten

oder Bewohnern der tropischen, bzw. hocharktischen Meere finden. — Von den für unser Gebiet in Betracht kommenden Formen sind die Lepadiden, die Verrucomorphen und Balanomorphen, wie die Rhizocephalen Zwitter. Das gilt auch für *Sc. scalpellum*; doch besitzt diese Art noch Ersatzmännchen. *Sc. strömii* und *Alcippe lampas* sind getrenntgeschlechtlich, ihre ♂ Zwergmännchen. Die ♂ sämtlicher Formen sind sehr stark rückgebildet. Die Reste des Darmes sind funktionslos; vom Nervensystem sind nur 1 bis 2 kleine Ganglienknotten übrig. Umso mächtiger sind die Hoden und der Penis ausgebildet. Bei dem in Fig. 30 wiedergegebenen ♂ von *Sc. scalpellum* betrug die Länge des Tieres 0.613 mm, die Breite 0.44 mm, die Länge des Penis ohne Endborsten 0.48 mm. Das ♂ von *Alcippe* kann seinen Penis bis auf die $3\frac{1}{2}$ -fache Länge des Tierkörpers herausstrecken.

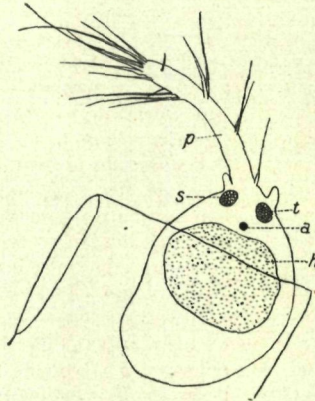


Fig. 30.
Männchen von *Scalpellum scalpellum* im
Chitin der Mantelöffnungskante des
Hermaphroditen.
a Naupliusauge; h Hoden; p Penis; s Scutum;
t Tergum.

Über den Eintritt der Geschlechtsreife in unseren Breiten liegen nur wenige, voneinander abweichende Beobachtungen vor. Am genauesten sind *Sc. scalpellum* und *B. balanoides* untersucht. *Sc. scalpellum* ist protandrischer Hermaphrodit. Man findet reife Spermien schon bei Tieren von einer Gesamtlänge von 5.5 mm, einer Größe, bei der die Ovarien noch auf einem ganz jugendlichen Stadium stehen. Die kleinsten Individuen mit Embryonen in der Mantelhöhe maßen

12.5 mm, und zwar besaßen sie teils ♂, teils waren sie ohne solche. Das größte Exemplar, bei dem auch keine abgestorbenen ♂ zu entdecken waren, hatte eine Totallänge von 23 mm. Von 296 Hermaphroditen (von 12.5 cm und darüber) waren ohne ♂ 125, von denen wieder 40 Embryonen enthielten. Gerade umgekehrt verläuft die Entwicklung bei *B. balanoides*. Hier reifen Ovarien und Hoden zu gleicher Zeit heran. Nach GRUVEL sollen sich *B. perforatus* (nicht *B. tintinnabulum*, wie er angibt) und *L. anatifera* wie *Sc. scalpellum* verhalten. Ob das für *B. perforatus* zutrifft, darf wohl bezweifelt werden. Bei *Lepas* soll stets das kleinere, also jüngere Individuum bei der Kopulation als ♂ funktionieren. Bei den Rhizocephalen findet stets Selbstbefruchtung statt.

GRUVEL verdanken wir die ersten Beobachtungen über das Geschlechtsleben der Cirripeden. Bei *Lepas* scheint die sexuelle Tätigkeit an bestimmte Zeiten gebunden zu sein. Kolonien, die er mehr als 3 Wochen im Aquarium beobachtet hatte, ohne je eine Kopulation zu bemerken, führten diese auf einmal während 3 bis 4 Tagen mehr als 10-mal am Tage aus. Während man bei *Sc. scalpellum* das ganze Jahr hindurch befruchtungsfähige Spermien, ebenso zu jeder Jahreszeit

funktionstüchtige ♂ findet (es werden etwa 6 bis 7 Eischübe während der Fortpflanzungsperiode, V. bis XI., gebildet), kommt es bei *B. balanoides* nach der Ende des X. stattfindenden Befruchtung bereits im XI. zu einer Reduktion des Penis, sind wenige Wochen später die Vasa deferentia leer. In der Regel findet wohl eine Kreuzbefruchtung statt, während bei *Sc. scalpellum* die Befruchtung eines Hermaphroditen (als ♀) durch einen anderen (als ♂) erfolgt. Welche Rolle den Ersatz-♂ zukommt, ist nicht bekannt. Zytologisch lassen sich zwischen den Eiern und den Samenelementen der Hermaphroditen wie ♂ keinerlei Unterschiede aufdecken. Die Zahl der Chromosomen beträgt überall 16, beim ♀ und ♂ von *Sc. strömii* 15.

Die Vorgänge bei der Kopulation schildert GRUVEL für *B. perforatus* wie folgt: „On voit, à certains moments, les mouvements des cirrhes s'accélérer, puis, tout à coup, ils s'arrêtent, s'épanouissent en arrière et alors s'élève du milieu d'eux une sorte de tentacule extrêmement mobile et dilatable qui se porte à droite, à gauche et en tous sens: c'est le pénis. L'animal cherche ainsi l'orifice de la coquille de l'un de ses voisins et, dès qu'il l'a rencontré, il y enfonce l'extrémité de son penis, et alors, après une forte contraction musculaire, on voit une traînée blanchâtre suivre le long de cet organe et l'éjaculation avoir lieu. Puis le pénis reprend sa place ordinaire entre les cirrhes.“ „Nous avons, dans notre bac, deux Balanes, situées l'une (A) à côté de l'autre (B), mais de direction identique, c'est-à-dire ayant leurs cirrhes tournés dans le même sens et sur le même plan passant par les orifices des valves operculaires. La Balane A veut féconder sa voisine B; elle essaye plusieurs fois, mais la longueur du pénis étant insuffisante, il en résulte une impossibilité absolue. Le pénis ne peut jamais atteindre le niveau de l'orifice pour y déposer son sperme. Pour arriver à ses fins, A emploie alors un système aussi ingénieux que remarquable. L'animal jouant le rôle de mâle ouvre ses valves et projette ses cirrhes au dehors; puis tout à coup le mouvement de ses cirrhes s'accélère et, d'un brusque mouvement, il se détourne dans sa loge en décrivant avec ses pieds un arc de 120 degrés environ. Le pénis, qui se trouve tout à fait à la partie terminale du corps, a, lui aussi, effectué une rotation du même angle et s'est ainsi rapproché de l'orifice voisin, de presque toute la largeur de l'ouverture de sa propre coquille. Cela suffit pour que l'extrémité du pénis puisse atteindre l'orifice de la coquille B, et l'éjaculation a lieu.“

Für *Lepas*: „Lors qu'un de ces animaux veut féconder l'un de ses voisins, il se dresse sur son pédoncule jusqu'à la hauteur de celui qui va jouer le rôle de femelle, puis ils frottent leurs cirrhes, les uns contre les autres, les enlacent mutuellement et se tournent ordinairement l'un vers l'autre, autant que leurs moyens le leur permettent, de façon que les deux orifices des valves soient en regard. Alors l'un deux redresse fortement son pénis et le dirige entre les cirrhes de son voisin. Ce dernier ferme à moitié ses valves, et retenant le pénis du premier entre ses pieds, le dirige en quelque sorte sur les côtés des son corps ou doit se faire le dépôt de sperme. Pendant la copulation, ou plutôt les

préparatifs de cet acte, les mouvements des cirrhes sont tout autres de ce qu'ils sont d'ordinaire. Ces mouvements sont comme saccadés, et non rythmés comme à l'état normal."

Das Sperma wird stets in die Nähe der äußeren Oviduktöffnung gelegt. Es bildet eine weiße, schleimige Masse von großer Zähigkeit, die verhindert, daß das Sperma vom Atemstrom herausgespült wird. Oft gelangt es erst nach 3, 4 selbst 8 Tagen zur Befruchtung, bis die Eier herangereift sind. Ist letzteres der Fall, so treten diese aus der inneren Öffnung des Oviduktes heraus und fallen in das Atrium desselben, dessen drüsige Wände eine Hülle abscheiden, die durch die nachdrängenden Eier aus der äußeren Öffnung des Oviduktes herausgetrieben wird und in sich die Eier wie ein Sack aufnimmt. Die so gebildeten „Eilamellen“ liegen zu beiden Seiten des Körpers, losgelöst vom Ovidukt. Ihre Befestigung in der Mantelhöhle geschieht bei den

Lepadomorphen durch die „ovigerous fraena“, Ausstülpungen des inneren Mantels, die den „Kiemen“ der Operkulaten entsprechen und die mit chitigen Häkchen besetzt sind.

Bei den Operkulaten halten Häkchen der inneren Mantelmembran die Eisäcke fest. Die Befruchtung der Eier erfolgt in den Eisäcken. Die Spermien dringen durch die beim Füllen der Säcke sich immer mehr öffnenden Poren der Sackmembran ein. — Wenn die Rhizocephalen zur Eiablage schreiten, so verschließt zunächst der Sphinkter die Mantelöffnung, während Mantel und Viszeralmasse rhythmische, starke Kontraktionen ausführen (bei *Pellogaster* wenigstens 9 bis 10 Stunden

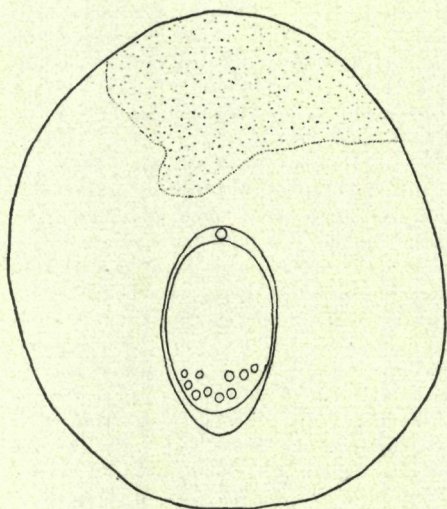


Fig. 31.

Ei von *Scalpellum scalpellum* (Dotter nicht punktiert):
eingezeichnet: Ei von *Lepas anatifera* mit
Richtungskörper und Eihülle (Dotter als Kreise).

lang). Dabei werden die Eier in die Mantelhöhle gepreßt, mit Schleim eingehüllt, erfolgt Reifung und Befruchtung, beginnt die Furchung. Der Schleim erhärtet zu einer Schutzhülle, die gleichfalls durch Häkchen des inneren Mantels in der Mantelhöhle festgehalten wird. Danach erschlafft der Sphinkter, um den Atemstrom wieder aus- und eingehen zu lassen.

Über Eigröße und Eizahlen liegen wiederum kaum Angaben vor. Die Eier von *L. anatifera* betragen 0.166×0.113 mm im Durchmesser. Ihre Zahl schätzte BURMESTER auf 40 000 (wie groß das

Individuum?). *Sc. scalpellum* besitzt sehr viel größere, dotterreiche Eier: 0.5×0.34 mm (Fig. 31). Zählungen ergaben:

Größe des Tieres	Zahl der Embryonen	Größe des Tieres	Zahl der Embryonen
26 mm	582	20 mm	125
22 mm	143	18 mm	110
21 mm	221	17 mm	186
20 mm	145	16 mm	122

Größe des Tieres und Zahl der Embryonen stehen also nicht in einer bestimmten Beziehung zueinander.

Eine Art Brutpflege kommt bei *Sc. strömii* vor, bei dem die Larven erst als Metanauplien entlassen werden.

Entwicklungsgeschichte Die Furchung der Cirripedieneier verläuft nach dem total inäqualen Typus (Fig. 32 und 33). Dieser wird bei den dotterreichen Eiern von *Scalpellum* zu einem scheinbar diskoidalen. Die Furchung von *Lepas*, auch *Balanus*, ist total und regelmäßig. Normalerweise werden Stadien von 2, 4, 8, 16, 32 und 62 Zellen gebildet.

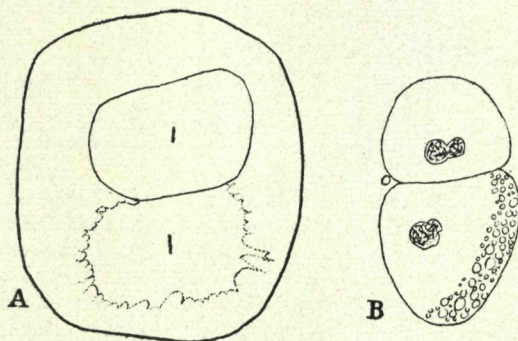


Fig. 32.
Zweizellenstadium. — A: von *Scalpellum scalpellum* (vom animalen Pol); B: von *Lepas anatifera* (von der Seite).
B nach BIGELOW.

Das 16-Zellenstadium besteht aus 14 Abkömmlingen der 3 Mikromeren (durch die 3 ersten Teilungen abgeschnürt) (Ektoblast), einer Mesoblastzelle und einer Entoblastzelle (Dottermakromere). Während des 6. Teilungsschrittes bleiben die beiden Entoblastzellen ungeteilt. Die beiden Mesoblastzellen sinken dabei, noch ehe sie sich teilen, unter das Blastoderm, während dieses sich über dem Entoblast und damit über dem Blastoporus schließt. Zur gleichen Zeit teilen sich 4 Blastodermzellen, die am vorderen und an den seitlichen Rändern des Blastoporus liegen, parallel zur Oberfläche. Diese so unter dem Blastoderm entstandenen Zellen bilden einen Teil des Mesoblastes. Dieser stammt also aus zwei Quellen. Die Gastrulation ist von epibolischem

Typus und das Ergebnis der Ausdehnung der Blastodermzellen über die Entoblast-Dottermakromere. Während der 6. Teilung schließt sich das Blastoderm gewöhnlich über dem Blastoporus, der den ventralen und hinteren Teil des zukünftigen Embryos angibt.

Bei *Scalpellum* wird der inäquale Typus bis zum Extrem ausgebildet derart, daß der Kern der Dottermakromeren völlig die Herrschaft über den Dotter verliert. Seine Bewältigung wird erst auf späten Stadien durch die in ihn einwandernden Entodermzellen herbeigeführt. Er wird erst nach seiner Aufnahme ins Darmlumen resorbiert. Unter dem Einfluß des Dotters kommt es zu einer außerordentlichen Verlangsamung im Teilungsrythmus der Zellen. Die differenten Teilungszeiten nehmen immer mehr zu, je mehr die Urmesoderm- und Urentodermzellen herausge-

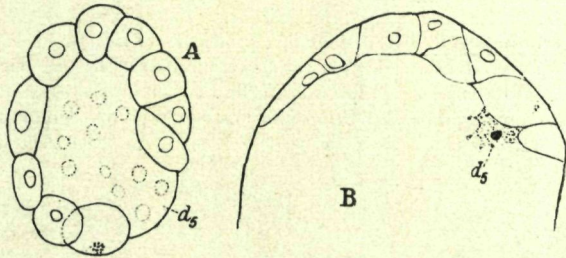


Fig. 33.
A: 24-Zellenstadium von *Lepas anatifera*, B: 24-Zellenstadium von *Scalpellum scalpellum*; Medianschnitte.
A nach BIELOW.

sondert werden. Auch der determinative Charakter erfährt eine Abschwächung. Sicher erhalten bleibt nur die prospektive Bedeutung der Entodermzellen, aus denen ausschließlich der Mitteldarm hervorgeht. Unsicher wird die determinative Bedeutung der „Urmesodermzellen“. Gänzlich verloren geht die streng gesetzmäßige Anordnung der Ektoderm- und „sekundären“ Mesodermzellen. Sie bekommen mehr den gleichmäßigen Charakter von Zellen superfizieller Furchung. Die Mesodermbildung geht aber dennoch von den Rändern der „Keimscheibe“ aus, vielleicht von bestimmten Zellen anderer Herkunft als beim *Lepas*.

Die postembryonale Entwicklung ist eine Metamorphose, wobei als 1. Stadium der *Nauplius* auftritt. Es folgt der *Metanauplius*, der sich in die sogenannte *Cypris*larve verwandelt. Diese ist durch eine seitlich zusammengedrückte Gestalt und den Besitz einer, auf der Bauchseite einen Schlitz — für den Durchtritt der Beine — tragenden Schale charakterisiert. Auf das Vorhandensein der beiden zusammengesetzten Augen wurde schon hingewiesen (S. X. d 24). Wie die Umbildung der Körperanhänge des *Metanauplius* in die Gliedmaßen der *Cypris* vor sich geht, ist nicht eindeutig bekannt. Das 1. Antennenpaar hat sich in eine 4gliedrige Haftantenne umgewandelt, das 2. ist

abgeworfen werden. Umstritten ist besonders das Schicksal der nächsten 3 Gliedmaßen, bzw. ihre Umbildung in Mandibel, 1. und 2. Maxille. Diese *Cypris*-Larve, die bereits durch den Besitz von 6 2-ästigen Ruderfüßen ausgezeichnet ist, setzt sich mit Hilfe der Haftantennen fest. Das Sekret der Zementdrüsen sichert die Verankerung.

Bei der Beschreibung der weiteren Veränderungen wollen wir mit den *Thoracica* beginnen (Fig. 34). Alle Umwandlungen gehen unter der

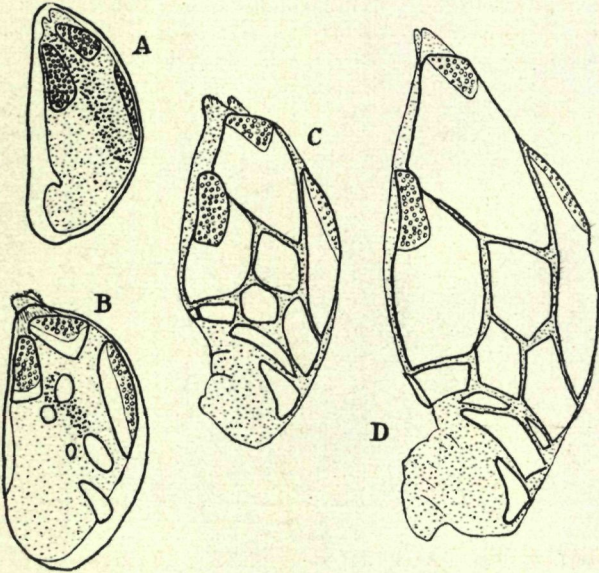


Fig. 34.

Scalpellum scalpellum, Entwicklung des Skeletts. — A: Eben festgeheftetes Puppenstadium mit der primordialen Carina, Terga, Scutum; B: 3 Lateralia und die beiden ersten (unteren) Stielschuppen entwickelt; C: Sämtliche Capitulumplatten vorhanden und die beiden Stielschuppen; D: Noch 2 weitere Stielschuppen ausgebildet. — Nach Broch.

alten *Cyprisschale* vor sich. Der Körper zieht sich zunächst sozusagen vorn und hinten, wie an den Seiten zusammen, umgibt sich mit dem Mantel und beginnt sich in 2 Abschnitte zu teilen: einen an den Haftantennen gelegenen und einen, der den Thorax mit den Beinen umfaßt (apikal). Auf diesem Stadium erfolgt bereits die Anlage der Platten, und zwar sind es stets 5: 2 Scuta, 2 Terga, 1 Carina. Bei den Lepadiden und Verrucomorphen sind diese „Primordialplatten“ stets durchlöchert, bei *Balanus balanoides* einheitlich. Kurz darauf erscheinen bei *Sc. strömii* das *Latus superius* und 2 weitere, paarige Platten, die allmählich aus dem Capitulum herausrücken und in den Pedunculus hinabwandern. Sie bilden später die 4 untersten kleinen Stielschuppen. Bei *B. balanoides* (Fig. 35) werden gleichfalls kurz nach dem Festheften zwei weitere paarige laterale Platten angelegt. Von diesen verschmilzt das vordere Paar zu einer unpaaren Chitinplatte, dem späteren Rostrum, während die beiden andern Platten sich zu den beiden Carinolateralia umbilden.

Noch ehe die *Cyprisschale* abgeworfen wird, entsteht die spätere Gestalt des Tieres in den Hauptzügen. Bei den Lepadomorphen erfährt der vordere Kopfteil eine Längsstreckung, die zur Bildung des Pedunculus führt; bei den Balanomorphen plattet sich der gegen die Unterlage gerichtete Teil ab und breitet sich wie eine Saugscheibe aus. Nach Abwerfen der *Cyprisschale* entsteht bei *Sc. strömii* das unpaare Rostrum, das sehr schnell heranwächst. Späterhin entwickelt sich das Latus carinale, das Latus infra-medium und zuletzt das Latus rostrale; den am Stiel nach unten rückenden Platten folgen immer neue, die unterhalb der Lateren-Reihe auftreten. Es sind das die dreieckigen Stiel-

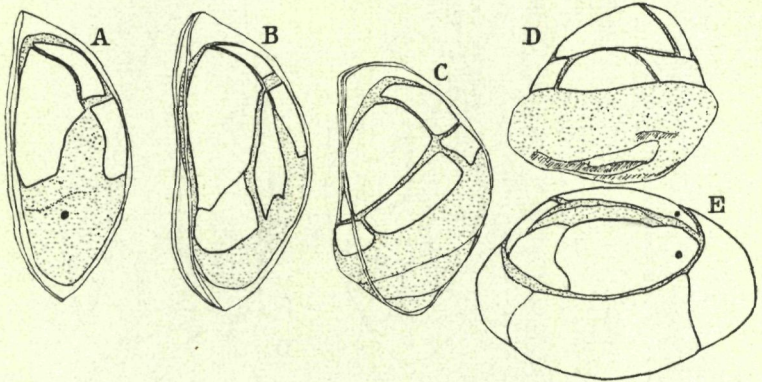


Fig. 35.

Balanus balanoides, Entwicklung des Skeletts. — A: 5 Primordialplatten; B: 2 Lateralia; C: Beginnende Abplattung des basalen Teiles; D: Ausbildung der „Saugscheibe“; E: Junge Balanide mit 4 Platten in der Mauer. — Nach RUNNSRÖM.

schuppen. Die Ausbildung der endgültigen Gestalt der einzelnen Schilder kann hier nicht erörtert werden. Die Platten verkalken später. Bei *Sc. scalpellum* ist die Reihenfolge, in der die Platten sich folgen, eine etwas andere: Latus superius und Latus carinale, Latus infra-medium, Latus rostrale und zuletzt das Rostrum. Von den Stiel-schuppen legt sich zunächst nur ein (basidorsales) Paar an, das 2. erscheint erst, nachdem das Latus infra-medium vorhanden ist.

Die weitere Entwicklung von *B. balanoides*, dessen Mauerwerk zunächst aus 5 Platten (Carina, 2 Paar Lateralia, s. S. X. d 31) besteht, geht jetzt interessanterweise über ein Stadium mit nur 4 Platten, indem — wie auch schon erwähnt — das vordere Paar zu einer einzigen Platte, dem Rostrum, verschmilzt. Carina und die paarigen lateralen Platten erhalten jetzt, während Scuta und Terga verkalken, die Alae. Die Sechsteiligkeit der Mauerblattes kommt nun dadurch zustande, daß an den carinalen Abschnitten der paarigen Lateralia eine verkalkte dreieckige Leiste hervortritt, die durch eine Falte vom übrigen Teile der Platte geschieden ist und sich späterhin ganz löst (Fig. 36). Es sind das die Carinolateralia. Bei einer Größe des Tieres von etwa 3 mm ist das Gehäuse fertig.

Auch die ♂ der *Scalpellum*-Arten machen eine Metamorphose durch. Äußerlich sind die *Cypris*puppen der Hermaphroditen und der ♂ (*Sc. scalpellum*) nicht zu unterscheiden. Das metamorphosierte ♂ besitzt nur die beiden Scuta und Terga in Form ganz dünner, durchlöcherter Kalkschüppchen.

Wesentlich komplizierter ist die Metamorphose der *Rhizocephala*. Untersucht man Nauplien von ihnen, so findet man auf der lateralen Seite des Körpers, etwa zwischen den Basen der 1. und 2. Antennen, einen Haufen

Mesodermzellen. Bei der *Cypris* sind diese gleichfalls vorhanden, in Form von zwei Zellansammlungen in etwa gleicher Lage. Um diese „Embryonalzellen“ bildet sich eine chitinige Hülle. Wenn nun eine *Cypris* sich auf einem Krebs festgesetzt hat, werden

die Thoraxanhänge und das Abdomen, danach die Schale abgeworfen (2 Häutungen), so daß nur die von der Chitinhülle umgebenen Zellen am Haar fixiert übrig bleiben (*Kentrogonstadium*; Fig. 37). Durch eine Reihe komplizierter Umwandlungs- und Abscheidungsprozesse bildet sich im

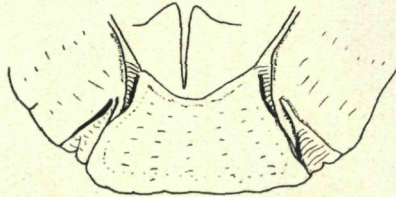


Fig. 36
Karinaler Teil eines 2 mm langen *Balanus balanoides*; beginnende Abschürfung der Carinolateralia. — Nach RUNNSTRÖM.

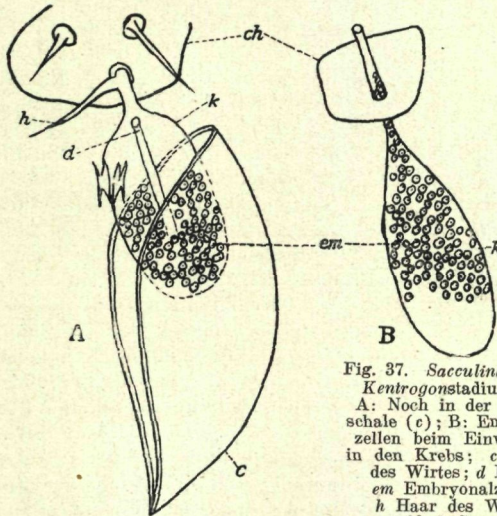


Fig. 37. *Sacculina carcini*,
Kentrogonstadium (k).
A: Noch in der *Cypris*-
schale (c); B: Embryonal-
zellen (em) beim Einwandern
in den Krebs; ch Chitin
des Wirtes; d Dolch;
em Embryonalzellen;
h Haar des Wirtes.
Nach SMITH.

Zellsack eine Art Dolch, der durch Wachstumsvorgänge allmählich (2½ bis 3 Tage) vorwärtsgetrieben wird und so das Haar des Krebses durchbohrt. Hierauf folgt eine neue Häutung, d. h. der Sackinhalt scheidet eine neue Hülle ab. Jetzt wandern die „Embryonalzellen“ durch das

Lumen des Dolches in den Krebs ein, in dem sie wahrscheinlich vom Blutstrom herumgetragen werden, bis in die Gegend unter dem Magen. Hier beginnen sie Knospen („Wurzeln“) zu treiben und nach unten zu wachsen, in die Richtung der Lage des erwachsenen Tieres (Fig. 38, x). Die Vorgänge, die zur Ausbildung des äußeren Parasiten führen, mögen hier unerörtert bleiben. An der Stelle, an der die innere *Sacculina* wächst, degenerieren die Muskeln und Epithelien des Krebses, so daß kein Chitin abgeschieden werden kann. Wenn also das Wirtstier sich häutet, ent-

steht an dieser Stelle ein Loch, durch das der Parasit herauswächst. *Pelto-gaster* vermag die Kutikula des Krebses zu durchdringen, ohne daß eine Häutung notwendig ist.

Über die Reifung der Gonaden, in Beziehung zur Befruchtung, ist bereits S. X. d 26 gesprochen worden. Genauere Bestimmungen über das Alter der betreffenden Tiere und die jahreszeitliche Gebundenheit liegen kaum vor. *B. balanoides* erreicht Geschlechtsreife im Herbst des 2. Jahres (X./XI.; Bergen, Schweden). Zu dieser Zeit findet auch die Befruchtung statt. Die Nauplien schwärmen Anfang oder Mitte III.; Ende des III. und im IV. setzen sich die *Cypris*larven fest. Nach GROVE soll *Balanus* (welche Art?) bei Woods Hole (atlantische Küste von N-Amerika, 41½° N) in einem Jahr geschlechtsreif werden; nach 3 Monaten entwickeln sich die Gonaden; IX./X. findet die Befruchtung statt. *Sc. scalpellum* dürfte gleichfalls mehr als ein Jahr brauchen, um geschlechtsreif zu werden. Die kleinsten Individuen mit Embryonen maßen 12.5 cm und stammten

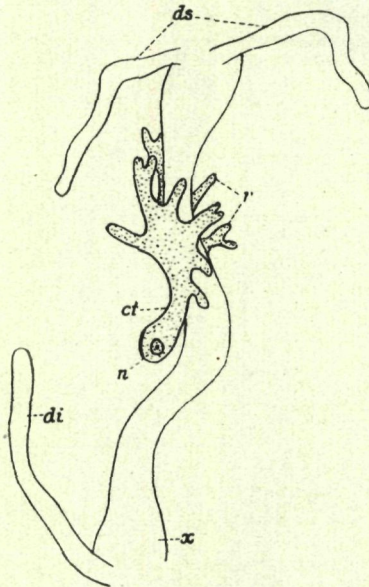


Fig. 38.
Mitteldarm von *Inachus scorpio* mit innerer *Sacculina*. — *ct* Zentraltumor; *di*, *ds* untere, bzw. obere Darmcoeca; *n* „Nukleus“ (rudimentärer Körper der *Sacculina*; *r* Wurzel. — Nach SMITH.

von Ende VI. Das früheste Datum, zu dem bei Kristineberg (Fiskebäckskil, Bohuslän) überhaupt Embryonen gefunden wurden, ist Anfang V. (bei etwa 4% aller untersuchten Individuen). Ende VI. enthält fast die Hälfte aller Exemplare Embryonen. Im VIII. und IX. steigt das Verhältnis bis auf über 60%. Im Oktober scheint ein Abflauen in der Reproduktion einzutreten, um im November noch einmal bis auf 50% anzusteigen. Damit im Zusammenhang steht, daß zu jeder Jahreszeit kleine, nur wenige mm große Individuen gefunden werden.

Genauere Angaben über Wachstum und Tod liegen nur für *B. balanoides* und die Rhizocephalen vor. Wie groß die Zahl der Häutungen bei *B. balanoides* ist, konnte nicht festgestellt werden. Die 1. findet bereits einige Stunden, nachdem die Nauplien ins Wasser ent-

lassen worden sind, statt. Wenige Wochen nach der Metamorphose erreichen die jungen Balaniden einen Durchmesser (Rostrum — Carina) von 1 bis 2 mm. Bis Ende VI. sind sie auf 3 mm Durchmesser gewachsen, bis Mitte X. auf 4.5 mm. Das Wachstum ist bis dahin also ein ziemlich langsames. Dann tritt aber eine Beschleunigung ein, so daß der Durchmesser bis Ende XI. um 2 mm zunimmt. Nach dem ersten Jahre (Ende III.) messen die Tiere 9 mm im Durchmesser. Der Sommer ist wiederum die Zeit des langsamen Stoffumsatzes: bis zum Herbst kommt nur noch $\frac{1}{2}$ mm zum Durchmesser dazu. Am Ende des 2. Jahres beträgt er 10.5 mm. Unter Berücksichtigung der immer größer werdenden Fläche und der nunmehr einsetzenden raschen Zunahme der Höhe des Gehäuses bedeutet der Zuwachs um nur 1 mm doch ein schnelleres Wachstum. Die meisten Individuen sterben in diesem Frühling, nur einzelne erreichen ein Alter von 3 Jahren, produzieren auch im Herbst noch einmal Eier und Embryonen. Nach HESSE (1874) brauchen die Nauplien von *Sc. scalpellum* bei Roscoff (St. Malo, westlicher Kanal) vom Tage des Ausschlüpfens an gerechnet 15 Tage bis zur *Cypris*larve und weitere 10 bis 15 Tage bis zum Festheften. — Sehr langsam ist auch das Wachstum von *Sacculina*: die Nauplien schlüpfen im VIII. (bei Roscoff); nach 4 bis 5 Tagen erfolgt die Umwandlung in die *Cypris*larve und wenig später das Festsetzen. Im IX./X. findet man sie im Innern des Krebses. Während des ganzen nächsten Jahres bleibt sie in diesem Zustand; erst im IV./VII. des 2. Jahres bildet sie die äußere *Sacculina*, also nach 20 bis 22 Monaten. Im VIII. gebiert diese dann die ersten Embryonen. Es folgen noch 1 bis 2 Eischübe, dann tritt Winterruhe ein. Im nächsten Jahr werden noch 4 bis 5 Bruten entlassen. Zu Beginn des Winters, im Alter von 3 Jahren und 2 bis 3 Monaten, stirbt das Tier.

Von den Wachstumsvorgängen einzelner Organe sind wir durch BROCH über die der Platten von *Sc. strömii* unterrichtet. Das Wachstum geschieht periodisch; welche Faktoren hierfür in Betracht kommen, ist unbekannt. Die Jahreszeiten spielen sicher keine Rolle. Jede Platte weist einen charakteristischen Wachstumsmodus auf. Tergum: Wachstum an untere Kante und untere Partie der hinteren (dorsalen) Kante gebunden; Scutum: Wachstum durch Neuablagerungen an der unteren und an der inneren Kante, d. h. an den den angrenzenden Lateralia zugekehrten Seiten; Carina: anfangs fast ausschließlich nach unten, später stärkere Kalkablagerung auch an der oberen Kante, dabei Herausbilden der eckigen Gestalt der Platte; Latus superius: Wachstum anfangs nur entlang der unteren und der der Carina zugekehrten Kante; später allseitiges Wachstum; Latus carinale: Wachstum nur an unterer und vorderer (d. h. die dem Latus superius und Latus infra-medium angrenzende) Kante; Latus infra-medium: Zunahme nur nach oben, ventral (vorn) und unten, nicht nach der dorsalen (hinteren) Seite, die an das Latus carinale grenzt; Latus rostrale: Zuwachszonen nur entlang der unteren und ventralen (vorderen) Seite, entlang der dorsalen (hinteren) Kante, die an das Latus infra-medium stößt, nur beim fast erwachsenen Tier im unteren Abschnitt der Platte; Rostrum: Zunahme anfangs nur nach unten, erst später auch am oberen Ende, seitliches Wachstum

äußerst gering. Stielschuppen: Wachstum ausschließlich entlang der dem Capitulum zugekehrten Seite; sobald die Schuppen sich von der Bildungszone entfernen, hört ihr Wachstum auf, ist also begrenzt. — Die Zunahme an organischer Substanz geschieht durch Auflagerung vom Mantelepithel aus. Bei der Häutung wird nur das Chitin des inneren Mantels abgeworfen. Dabei können auch verlorengegangene Cirrenglieder allmählich wieder regeneriert werden.

Ökologie Vergesellschaftungen kommen im Gebiet nur bei *Verruca strömia* und den Balaniden vor. *B. crenatus* scheint sich besonders da anzusiedeln, wo die Strömung Wirbel bildet, wodurch dann kleine Nester entstehen. Zwischen solchen Stellen fehlen dann meist jegliche Individuen. In der Gezeitenzone finden sich oft viele Kilometer lange Bänder von *B. balanoides*, auch *B. improvisus*. Periodisch auftretende Schwärme bilden die Larven der Cirripedien-Nauplien, bzw. Metanauplien von Balaniden (*B. crenatus*, *B. improvisus*, *B. balanoides*) und finden sich zu bestimmten Jahreszeiten im Plankton. Die Cyprislarven der letzteren Form treten im Frühling an der norwegischen Küste (Bergen) in solch ungeheuren Massen auf, daß sie die Hauptnahrung von *Gadus virens* (und wahrscheinlich noch mancher anderer Fische) bilden. Die Fischer ziehen zu dieser Zeit ihre Boote aufs Land, um das Ansetzen der Larven zu verhindern.

Das dichte Beieinanderwohnen der erwachsenen Tiere beeinflusst in hohem Maße die Gestalt des Gehäuses. Vielfach wird es stark röhrenförmig, z. B. *B. crenatus* und *balanoides* (Fig. 39). Häufig sind Gründe für eine bestimmte Form nicht ohne weiteres anzugeben; so findet man die Röhrenform bei *B. crenatus* auch bei einzelnstehenden Individuen. Möglicherweise ist das bei Sand- oder Schlickbewohnern der Fall. Bei *B. balanoides* kommen gelegentlich mitten unter normalen Individuen flache, *Patella*-ähnliche vor, deren Auftreten gleichfalls unerklärlich erscheint. Von sonstigen Variationen seien nur solche des Operkularapparates erwähnt. Außerordentlich variabel in der Ausbildung der einzelnen Kalkplatten, damit auch der Form des Tieres, ist *Sc. strömia*. Auch hier scheint es sich nicht um Lokalrassen zu handeln, wenigstens soweit die Nordsee in Betracht kommt.

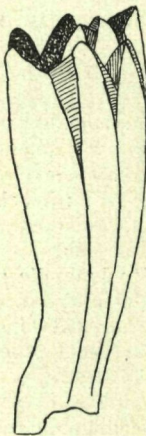


Fig. 39.
Balanus crenatus,
hohe Form.

Von den in der systematischen Übersicht genannten Formen sind sämtliche *Lepas*- und *Conchoderma*-Arten als Gäste des Gebietes zu betrachten. Die beiden *Conchoderma* finden sich nur gelegentlich an Schiffen, die aus wärmeren Gegenden kommen. Das gilt auch für *Lepas hillii*, *L. pectinata* und *L. anserifera*. *L. hillii* findet sich häufig auch an treibenden Gegenständen. Auch *L. anatifera* wird nicht selten mit Schiffen eingeschleppt. Das trifft weiter ausschließlich zu für *Balanus tintinnabulum* und *B. amphitrite*.

Der Fund von *B. nigrescens* ist ganz vereinzelt; die Tiere hatten auch nicht die Reise aus den Meeren um Australien überstanden und waren offensichtlich schon lange gestorben, da sich nur noch in einem Gehäuse die Operkularplatten fanden. Selten kommt auch *Coronula* ins Gebiet, da diese an den Buckelwal (*Megaptera boops*) gebunden sind (s. Teil XII. k).

Haltung im Aquarium. Die meisten der endemischen Arten scheinen sich mindestens mehrere Wochen im Aquarium ohne besondere Vorsichtsmaßnahmen halten zu lassen. *B. improvisus* kann man sogar in recht kurzer Zeit in reines Süßwasser überführen.

Eine Darlegung der Phylogenie der heutigen Cirripeden-Arten muß unterbleiben, da eben im Gebiet nur eine sehr beschränkte Anzahl verschiedener Typen vorkommen. Hingewiesen mag hier nur werden, daß mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, daß sämtliche *Thoracica* von einer Stammform mit nur 5 Platten, welche Scuta, Terga und Carina entsprechen, ausgehen. Von dieser Stammform haben sich die *Balanomorpha* und *Lepadomorpha* in verschiedener Richtung hin entwickelt.

Beziehungen zur Umwelt Als besonders charakteristisch für irgendwelche Biocönosen sind die Cirripeden unsres Gebietes — mit Ausnahme der die Flutzone bewohnenden Balaniden — kaum zu bezeichnen. Die *Scalpellum*-Arten siedeln sich mit Vorliebe auf Hydrozoen-Stöckchen an, nehmen aber auch mit anderen Gegenständen (Stacheln von *Dorocidaris*, Sabelliden-Röhren usw.) vorlieb.

Der parasitäre Charakter der erwachsenen *Anelasma* ist bereits geschildert. Ausgesprochene Parasiten sind die Rhizocephalen. Als Wirte kommen für *Sacculina* wohl alle dekapoden Brachyuren des Gebietes in Frage. *Peltogaster paguri* ist nachgewiesen auf *Eupagurus bernhardus*, *E. cuanensis*, *Anapagurus chiroacanthus*; *Peltogaster sulcatus* auf *Eupagurus pubescens*, *E. cuanensis*, *Anapagurus chiroacanthus*. Die Wirkung der Parasiten auf ihren Wirt ist eine weitgehende, leider im einzelnen noch nicht völlig geklärt; auch scheinen lokale Einflüsse mitzuspielen, wenigstens lassen ♂ wie ♀ von *E. bernhardus* in Bohuslän — im Gegensatz zu Neapel — keinerlei äußere Veränderungen erkennen (NILSSON-CANTELL). Bei den übrigen *Paguridae* zeigen sich nur beim ♂ die Folgen des Befalles. Sie nehmen — in verschiedenem starkem Maße — eine äußere Ähnlichkeit mit dem weiblichen Geschlecht an. Die Wirkung der beiden *Peltogaster*-Arten auf ein und denselben Wirt ist verschieden. „Wenn der Parasit ein *P. sulcatus* ist, so kann das ♂ (*A. chiroacanthus*) in bezug auf die Pleopodien ganz das Aussehen des ♀ annehmen; wenn es ein *P. paguri* war, bestand die Veränderung auch in einer Annäherung an das weibliche Geschlecht, die jedoch in bezug auf die Pleopodien nur unbedeutend war. Stattdessen bestand die hauptsächlichste Einwirkung im Verschwinden des Kopulationsorgans.“ Es dürfte diese Tatsache für einen verschiedenen Stoffwechsel der beiden Parasiten sprechen. Bei *Carcinus maenas* äußern sich die Wirkungen der *Sacculina* gleichfalls nur bei den ♂; und zwar kommt es bei ihnen zu einer Verbreiterung des Abdomens, das sich also damit auch dem weiblichen Typus nähert. Die anatomisch-histo-

logische Untersuchung der ♀ zeigt aber, daß auch sie stark in Leidenschaft gezogen sind, als bei ihnen die Ovarien stark atrophieren. Inwieweit sich in den Hoden unter dem Einfluß des Parasiten Eier bilden, ist noch nicht klargestellt. Im Zusammenhang mit den morphologischen Befunden konnte weiterhin gezeigt werden, daß der Stoffwechsel des befallenen Tieres stark beeinflußt wird. Beim ♂ traten die gleichen Stoffänderungen wie beim normalen ♀ zur Zeit der Eibildung ein: Verarmung des Blutes an Fett, Anreicherung von Fett in der Mitteldarmdrüse; andererseits tritt in Mitteldarmdrüse und Epithel keine periodische Ansammlung von Glykogen auf; die Tiere häuten sich nicht und wachsen nicht mehr, sowie der Parasit nach außen durchgebrochen ist.

An Parasiten der Cirripedien sind vor allem Isopoden zu nennen (vgl. S. X. e 12 ff.). In *Balanus balanoides* kommt *Hemioniscus balani* Spence Bate vor. Parasiten der Parasiten stellen die *Liriopsidae* dar. Wie weit diese Parasiten auch in unserem Gebiet vorkommen, ersehe man aus Teil X. e. *Liriopsis pygmaea* Rathke ist von *Peltogaster paguri* in norwegischen Gewässern beschrieben worden. Die Wirkung dieser Parasiten auf die Rhizocephalen besteht gleichfalls in einer Kastration des Wirtes. — Nach BROCH findet man an der Oberlippe und neben den vorderen Kiemen von *Balanus balanoides* stets eine Vorticellide in großer Zahl (Symbiose?).

Wirtschaftliche Bedeutung

Eine große Rolle im Haushalte des Menschen spielen die Cirripedien kaum. In gewissem, beschränktem Maße können die Larven manchen Fischen zu bestimmter Zeit als Hauptnahrung dienen. — Unangenehm bemerkbar machen sich die Cirripedien für die Schifffahrt, als sie einen sehr großen Teil des Schiffsbewuchses bilden. Die Belastung ist derart, daß die Schiffe in Abständen gereinigt werden müssen. Wirksame Mittel, das Ansetzen zu verhindern, gibt es kaum.

In kultureller Hinsicht haben die Cirripedien eine sehr eigenartige Rolle gespielt. Im 12. Jahrhundert etwa entstand aus nicht ganz erklärlichen Gründen die Mythe, daß die Bernickelgänse (*Anser torquatus* Frisch) aus den an den Bäumen wachsenden „Entenmuscheln“ hervorgehen sollten. Diese Gänse stellten also unmittelbare Meeresprodukte dar, waren mithin nicht fleischlicher Herkunft: ihr Genuß als Fastenspeise demnach erlaubt. Obwohl sich eine ganze Reihe Forscher (darunter auch ALBERTUS MAGNUS) gegen diese Ansicht wandten, wurde noch 1678 von ROB. MORAY eine genaue Beschreibung dieses Vorganges in den „Philosophical Transactions“ von London (!) gegeben. Auch Abbildungen des „Baumes“ waren noch 1689 erschienen. Allmählich geriet aber doch diese Mythe in Vergessenheit. Die Zugehörigkeit der Cirripedien zu den Krustazeen wurde erst sehr spät erkannt. Wenn auch hin und wieder Vermutungen in dieser Richtung angestellt wurden — CUVIER stellte sie 1830 in der 2. Auflage des „Règne animal“ noch zu den Mollusken —, so gebührt doch J. V. THOMPSON (1826) das Verdienst, die *Nauplius*-Larve für Balaniden entdeckt zu haben. 1834 fand BURMEISTER den *Nauplius* von

Lepas; 1836 folgte die Entdeckung des *Nauplius* von *Sacculina* (THOMPSON), 1842 von *Pellogaster* (RATHKE). 1859/60 erkannte LILLJEBORG die Zugehörigkeit der Rhizocephalen (FR. MÜLLER 1862/63) zu den Cirripedien.

Literatur

- BERNDT, W., Zur Biologie und Anatomie von *Alcippe lampas* Hancock; in: Zs. wiss. Zool., **74**, 1903.
- BIGELOW, M. A., The early development of *Lepas*. A study of cell-lineage and germ-layers; in: Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., **40**, 1902.
- BROCH, HJ., Die Plattenentwicklung bei *Scalpellum Stroemii* M. Sars; in: Kgl. Norske Vid. Selsk. Skrift., 1912.
- , Anatomical studies on *Anelasma* and *Scalpellum*; in: Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift., 1918; Trondhjem 1919.
- , Studies on Pacific Cirripeds; in: Vid. Meddel. Dansk. naturh. Foren., **73**, 1922 (Phylogenie, postembryonale Entwicklung, Systematik).
- , Zur Ahnenfrage der Cirripedien; in: Die Naturwissenschaften, **44**, 1923.
- , *Cirripedia Thoracica* von Norwegen und dem Norwegischen Nordmeere. Eine systematische und biologisch-tiergeographische Studie; in: Vid. Selsk. Skrift., I. Mat.-Naturv. Kl. 1924; Kristiania 1924.
- DARWIN, CH., A monograph on the sub-class *Cirripedia*; London, Ray Soc., 1851. 1853.
- DELAGE, Y., Évolution de la Sacculine; in: Arch. de Zool. Expér., (2) **2**; Paris 1884.
- GRUVEL, A., Monographie des Cirripèdes; Paris 1905.
- KRÜGER, P., Beiträge zur Cirripedienfauna Ostasiens; in: Abh. math.-phys. Kl. K. Bayr. Akad. Wiss., II. Suppl.-Bd.; München 1911.
- , Studien an Cirripedien; in: Zs. ind. Abstam. u. Vererb.-Lehre, **24**, 1920 (*Scalpellum scalpellum*: Biologie, Geschlechtsverhältnisse, Zytologie).
- , Die Embryonalentwicklung von *Scalpellum scalpellum* L.; in: Arch. f. mikr. Anat., **96**, 1922.
- , Studien an Cirripedien, III: Die Zementdrüsen von *Scalpellum*; in: Arch. f. mikr. Anat., **97**, 1923.
- NILSSON-CANTELL, C. A., Cirripedien-Studien; zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe; in: Zool. Bidr. Uppsala, **7**, 1921.
- , Über Veränderungen der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Paguriden durch die Einwirkung von Rhizocephalen; in: Arkiv f. Zool., **18 A**; 1926.
- PRENAUT, M. & G. TEISSIER, Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff; in: Trav. Stat. Biol. Roscoff, **2**; 1924; Paris.
- PILSBRY, H. A., The sessile barnacles (*Cirripedia*) contained in the collections of the U. S. National Museum; in: Bull. U. S. Nat. Mus., **93**; Washington 1916 (Bestimmungstabellen).

- RUNNSTRÖM, Sv., Zur Biologie und Entwicklung von *Balanus balanoides* (L.); in: Bergens Mus. Aarbok, 1924—25; Naturvid. Raekke; Bergen 1925.
- SCHAPER, P., Die *Cirripedia thoracica* der Nord- und Ostsee; Inaug.-Diss.; Kiel 1920.
- , Beiträge zur Kenntnis der *Cirripedia thoracica* der Nord- und Ostsee; in: Wiss. Meeresunt., N. F., Abt. Kiel, **19**, 1919/22.
- SMITH, G., Rhizocephala; in: Fauna Flora Golf Neapel, **29**; Berlin 1906.
- WELTNER, W., Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland, IX: Die Cirripeden Helgolands; in: Wiss. Meeresunt., N. F., **2**; Kiel und Leipzig 1897.