

ÜBER ANPASSUNGEN UND SYMBIOSE DER PAGURIDEN.
EINE ZUSAMMENFASSENDE ÜBERSICHT.

Von

H. BALSS,

München (Zoologische Staatssammlung).

Mit 35 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Mai 1924.)

Inhalt.	Seite
Einleitung: Überblick über das System der Paguriden	752
Hauptteil.	
I. Die Anpassungen der Paguriden an ihre Wohnhäuser und Umgebung	755
A. Die in Gehäusen lebenden Paguriden	755
1. Die Anpassungen an die Schneckenschale	755
2. „ „ „ Dentalien	759
3. „ „ „ Bambusröhren	760
4. „ „ „ Korallen	761
5. „ „ „ Muschelschalen	762
B. Die frei lebenden Paguriden	763
1. Eupagurinae	763
2. Birgus	764
3. Lithodidae	764
II. Die Symbiose der Paguriden	764
A. Mit Actinien	765
1. Mit Schneckenschalen als Grundlage	765
2. Ohne Schneckenschalen als Grundlage	774
B. Mit Hydroiden	779
C. Mit Schwämmen	783
D. Mit Bryozoen	784
E. Mit Anneliden	785
III. Die Asymmetrie und das Dollosche Gesetz	787
Anhang. Zur älteren Geschichte unserer Kenntnisse von den Paguriden .	788

Einleitung.

Die große Zerstretheit der systematischen Literatur verursacht es, daß viele Tatsachen, die auch für die allgemeine Biologie von Interesse sind, wenig bekannt werden. Ich habe es mir daher in der vorliegenden Arbeit zur Aufgabe gemacht, einige allgemein interessierende Verhältnisse, die die Anpassungen der Paguriden an ihre Wohnhäuser und ihre Symbiose betreffen, aus systematischen Werken zusammenzutragen und mit dem aus der anatomischen und ökologischen Literatur schon Bekannten gemeinsam darzustellen. Der Schwerpunkt der Arbeit beruht also weniger auf eigenen neuen Beobachtungen — obwohl auch solche nicht fehlen —, als auf dem Beibringen von vielfach entlegenem Materiale.

Ehe wir mit unserem eigentlichen Thema beginnen, müssen wir einen kurzen Blick auf das System werfen. Die Einsiedler stammen von homaridenähnlichen Vorfahren ab, und die primitivsten Formen sind mit den Thalassiniden nahe verwandt, also Formen, zu denen unsere Gebia und Calianassa des Mittelmeeres und der Nordsee gehören. Diese leben bekanntlich unterirdisch in selbstgegrabenen wagerechten Röhren, die durch zwei Öffnungen mit dem Wasser kommunizieren und in denen die Tiere meist wenig beweglich sitzen. Ihnen steht nun nahe die primitivste Familie der Paguriden, die Pomatochelidae; diese leben teils in Steinen oder Schwämmen, teils in gerade gestreckten Röhren, wie sie ihnen Dentalien oder Bambusrohre darbieten. Primitiv in ihrem Bau ist das symmetrische Abdomen mit verkalkten, dorsalen Schildern, an dem noch sämtliche Pleopoden auf beiden Seiten, links wie rechts, erhalten sind, ferner die Anwesenheit von zwei männlichen und einem weiblichen Gonopodium, wie sie auch die Astaciden besaßen; echte Paguridenmerkmale sind dagegen die beiden verkürzten Pereiopodenpaare 4 und 5 (Abb. 1). Die Pomatochelidae bilden die Stammgruppe der Familie der Paguridae, welche sowohl an Arten wie an Individuen die reichste Gruppe darstellen. Diese haben den typischen Habitus: Der Cephalothorax ist in seiner hinteren Hälfte weich, das Rostrum ist reduziert oder fehlt ganz, das Abdomen weich und unsymmetrisch, indem die Pleopoden nur auf der linken Seite erhalten sind; die Gonopodien sind meist ganz verschwunden. Sie leben sämtlich im Meere, meist im Litorale der wärmeren Zonen, einige Gattungen (z. B. *Eupagurus*) bevorzugen auch die kälteren Regionen und benutzen hauptsächlich Schneckenhäuser zum Schutze.

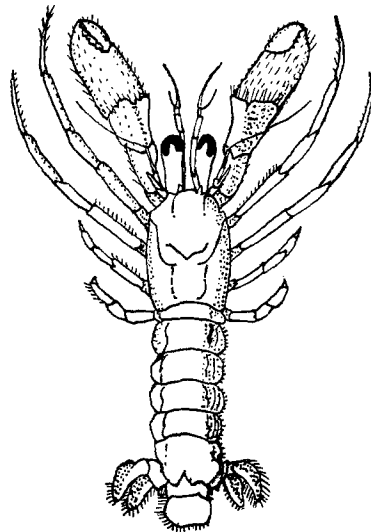


Abb. 1. *Pylocheles miersii* Alcock (nach ALCOCK 1905).

Sie lassen sich in zwei Hauptgruppen teilen:

1. Die Unterfamilie der Pagurinae, bei denen die Scherenfüße entweder gleich sind oder der *linke* der größere ist. (Hauptgattungen: *Paguristes*, *Clibanarius*, *Calcinus*, *Cancellus*, *Pagurus*, *Diogenes* u. a.)
2. Die Unterfamilie der Eupagurinae, bei denen die *rechte* Schere die stärkere ist. (Hauptgattungen: *Parapagurus*, *Pylopagurus*, *Eupagurus*, *Tylaspis*, *Ostraconotus* u. a.)

Aus diesen beiden Unterfamilien haben sich nun zwei weitere Familien entwickelt:

1. Die Coenobitiden; sie stammen von den Pagurinae ab und sind die Landformen unter den Einsiedlern, von denen die Gattung *Coenobita* noch Schneckenhäuser zur Wohnung benutzt, während *Birgus*, der Palmendieb, frei lebt. Die Familie ist auf die Tropen beschränkt.

2. Die Lithodidae, die sogenannten „Steinkrabben“, von den Eupagurinae abstammend; sie werden in der anatomischen und biologischen Literatur irrtümlicherweise oft als Krabben abgebildet oder behandelt,

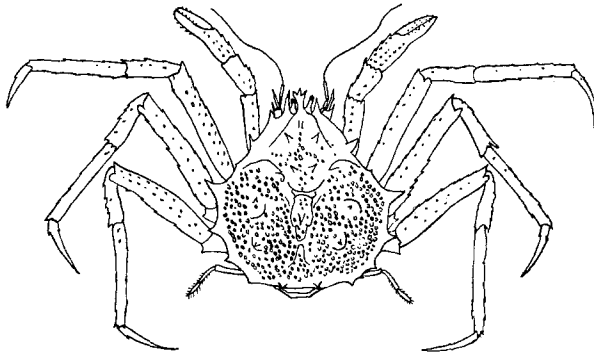


Abb. 2. *Lithodes panamensis* Fax. nach FAXON.

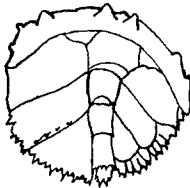


Abb. 3. Schema des Abdomens des ♀ eines Lithodiden (*Echidnocerus*) nach BOUVIER, (von außen).

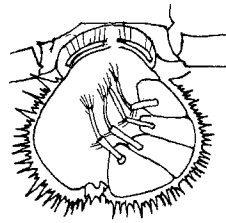
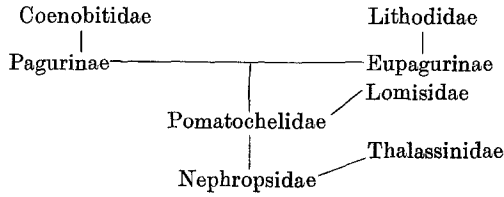


Abb. 4. Abdomen von *Acantholithus hystrix* d. H. ♀, von innen, nach BOUVIER.

obwohl sie mit den echten Brachyuren nicht das mindeste zu tun haben. Sie leben zwar ohne Gehäuse frei im Meere und sind äußerlich auch den Krabben sehr ähnlich; aber abgesehen von den astacidenähnlichen Antennen und Mundgliedmaßen beweist schon das beim ♀ asymmetrische Abdomen mit seinen unpaaren, nur auf der linken Seite entwickelten Pleopoden die nahe Verwandtschaft zu den Paguriden. (Unterfamilien: Hapalogastrinae und Lithodinae.)

Einen aberranten, direkt von den Pomatochelidae ausgehenden Seitenzweig bilden die Lomisidae, mit der einzigen Gattung *Lomis*, welche ebenfalls frei lebt und ein gegliedertes Abdomen hat.

Wir gelangen somit zu folgendem Stammbaum der Gruppe:



Die Klarstellung dieser Verwandtschaftsverhältnisse verdanken wir vor allem A. MILNE EDWARDS, BRANDT, BOAS und E. L. BOUVIER.

I. Die Anpassungen der Paguriden.

Betrachten wir nun, zum eigentlichen Thema unserer Arbeit übergehend, zuerst die häufigsten, d. h. die

1. in *Schneckenschalen* lebenden Formen und ihre Anpassungen. Auf die allgemeinen Verhältnisse, das weiche Abdomen, den asymmetrischen Bau des ganzen Tieres, vor allem die nur auf der linken Seite entwickelten Pleopoden, brauche ich hier nicht näher einzugehen, da sie in jedem ausführlicheren Lehrbuch behandelt werden. Ich möchte nur auf folgende Punkte hinweisen:

a) Der Schwanzfächer, das Telson, das bei den Garneelen zum Steuern diene, bei den Krabben dagegen ganz verschwindet, ist hier zu einem Greiforgan geworden, indem das Tier mit seiner Hilfe sich an der Columella der Schneckenschale festhält. Um es zu diesem Zwecke geschmeidiger zu machen, ist es wenig verkalkt, durch eine transversale Quernaht in zwei Teile geschieden, und der hintere Rand trägt Chitinborsten,

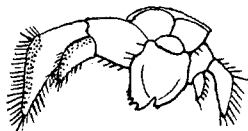


Abb. 5. Telson von *Spiropagurus occidentalis* nach FAXON.

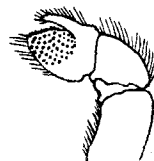


Abb. 6. Vierter Pereiopod mit Raspel von *Cancellus*. Nach FAXON.

welche ein Abgleiten verhindern. Die Asymmetrie zeigt sich hier auch an den Uropoden, von denen die rechten kleiner sind als die linken, da sie so liegen, daß sie der Spitze, bzw. der oberen Windung der Schneckenschale mehr genähert sind.

b) Die Uropoden sowohl wie die Dactylen und Propoden der vierten und fünften Pereiopoden tragen an ihrer Außenseite eine chitinöse Rauigkeit, die sogenannte Raspel, welche der Krebs gegen die glatte Innenwand der Schale stemmt, um ein festeres Haften zu ermöglichen.

Von erstaunlicher Mannigfaltigkeit sind nun die Einrichtungen, die es dem Krebse ermöglichen, sich in sein Schneckenhaus so zurückzuziehen, daß es seinen Feinden unangreifbar wird. Wie viele Schnecken sich ihr Haus durch das Operculum verschließen, so bildet auch der ins Innere des Hauses zurückgezogene Krebs mittels seiner Scherenfüße einen festen Verschuß. Bei *Paguristes oculatus* z. B., der bekannten Mittelmeerform, sind die Innenflächen der Propoden glatt, gegen die Oberseite zu kantig abgesetzt, so daß die symmetrischen Scheren beiderseits aufeinanderpassen und so beim Zurückziehen einen festen Verschuß bilden. Bei Formen mit asymmetrischen Scheren können entweder eine Schere allein, oder beide zusammen, oft auch die Pereiopoden am Verschlusse teilhaben. Bei *Eupagurus varians* Benedict z. B. ist die große rechte Schere allein (d. h. also Dactylus und Propodus) deckelförmig ausgebildet, während die linke klein und reduziert ist und

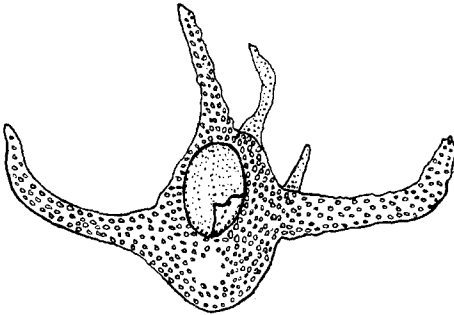


Abb. 7. *Eupagurus varians* Ben, mit der großen Schere ein von Bryozoen überwachsenes Schneckenhaus verschließend. (Nach DOFLEIN.)

beim Zurückziehen in das Haus mit den übrigen Gliedmaßen ins Innere zu liegen kommt, so daß die rechte Schere allein den Verschuß bildet. Als Greiforgan wird diese Schere wohl überhaupt nicht mehr benutzt (Prinzip des Funktionswechsels).

Bei *Eupagurus pollicaris* Say und *Eupagurus alcocki* Balss nehmen beide Scheren am Verschlusse teil; zwar ist auch hier, wie immer bei

Eupagurus, die linke Schere die kleinere, aber beide sind aufeinander angepaßt, indem ihre Innenflächen gerade sind, ihre Außenkanten aber eine kreisartige Rundung bilden, so daß beide zusammen einen Deckel bilden, der das Tier mit seinen Schreitbeinen vollkommen gegen die Außenwelt abschließt. (Abbildung: DOFLEIN 1914 S. 350.)

Bei anderen Formen, besonders aus den Gattungen *Pagurus*, *Calcinus*, auch *Coenobita*, nehmen auch die Schreitfüße am Verschlusse teil, und zwar sind es regelmäßig die Dactylen und Propoden des dritten, linken Pereiopoden, die sich über die vergrößerte linke Schere legen und so dem äußeren Medium zugewandt sind; sie zeichnen sich durch eine besondere Skulpturierung aus, die den verborgenen Gliedern fehlt (Abb. 8); als solche Formen nenne ich: *Pagurus imbricatus*, *deformis*, *setifer*, *pavimentatus* (aus dem Indopazifik), sowie den *Calcinus sulcatus* von den Antillen.

Wenden wir uns nun der Betrachtung der Schneckenschale selbst

zu. Man könnte vielleicht a priori annehmen, daß die Einsiedler mit größerer rechter Schere linksgewundene, die mit größerer linker Schere rechtsgewundene Schalen bevorzugten, da hierdurch ein Verschluß leichter zu bewerkstelligen wäre. Das ist nun aber keineswegs der Fall, vielmehr werden die Paguriden durchweg nur in rechtsgewundenen Schalen angetroffen. In dem großen Material der Münchener Sammlung traf ich kein einziges linksgewundenes Haus, und auch A. MILNE EDWARDS und BOUVIER fanden in der Kollektion des Talisman-Tra-vaillieur nur ein einziges Exemplar von *Paguristes maroccanus* A. M. E. und B. in einer linksgewundenen *Sinistralia*, während die übrigen drei Exemplare derselben Art in rechtsgewundenen Schalen einlogiert waren. Wie BOUVIER (1892, S. 5) betont, rührt dieses Überwiegen rechtsgewundener Schalen einfach von der viel größeren Häufigkeit dieser Schalen am Meeresgrunde her und ist nicht etwa auf eine aktive Bevorzugung von seiten des Paguriden zurückzuführen. BOUVIER bewies dies experimentell durch folgenden Versuch: Er gab enthäuteten Paguriden in einem Aquarium sowohl links- wie rechtsgewundene Schalen

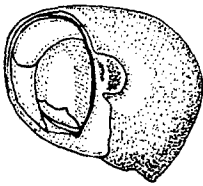


Abb. 8.

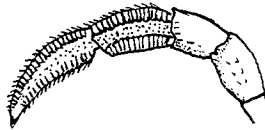


Abb. 9a.

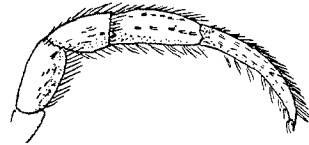


Abb. 9b.

Abb. 8. *Coenobita rugosus*, mit der großen linken Schere und dem dritten Pereiopoden das Haus verschließend. (Nach DOFLEIN.)

Abb. 9. Dritte Pereiopoden von *Pagurus setifer* nach ALCOCK. a. links, b. rechts.

gleichzeitig, und die Tiere nahmen beide gleich gern, vorausgesetzt nur, daß die Größe der betreffenden Schale zu der eigenen paßte.

Im allgemeinen wird, wie die Sammlungen beweisen, keine bestimmte Schneckenart oder Gattung von den Einsiedlern vorgezogen. So kommt *Eupagurus bernhardus* L. in Saint Vaast in Schalen von *Purpura lapillus*, *Nassa reticulata*, *Litorina neritoidea* u. a. vor (BOUVIER 1892, S. 5), *Paguristes oculatus* Fabr. bewohnt in der Adria Schalen von *Murex*, *Cassidaria*, *Turbo*, *Nerita*, *Natica* und *Cerithium* (PESTA 1918, S. 211), *Paguristes acanthomerus* Ortman findet sich in der Sagamibai in Schalen von *Pleurotoma*, *Columbarium*, *Hindsia*, *Cassis*, *Nassa* und *Fusus* (BALSS 1913, S. 39) und FAUROT zählt (1910, S. 444) nicht weniger als 25 Arten von Schalen auf, die *Eupagurus prideauxii* Leach benutzt. Es scheint also, daß im allgemeinen von kleinen Arten jede beliebige Schale genommen wird, wenn sie nur der Größe des Krebses entspricht. Mit dem Wachstum des Einsiedlers wird aber die Auswahl der zur Ver-

fügung stehenden Schalen geringer, und so kommt es denn, daß einige größere Formen Spezialisten geworden sind. *Eupagurus bernhardus* L. findet sich in der Nordsee bekanntlich meist in der Wellhornschnecke *Buccinum undatum*. Im Indik fand ALCOCK (1905, S. 97) *Aniculus strigatus* Herbst in *Conus*-Schalen, an deren schmale Mundöffnung der abgeplattete Körper des Paguriden deutlich angepaßt war; *Diogenes miles* Herbst, eine kleine Form, ist mit ihrem breiten, flachen Körper ebenfalls an die enge Öffnung von *Oliva* angepaßt, und *Pylopaguropsis magnimanus* Henderson findet sich nur in *Rostellaria delicatula*, deren Öffnung ihr rechter Scherenfuß als Deckel fest verschließt: hier ähnelt der Krebs sogar in der Farbe seinem Hause (ALCOCK 1905, S. 136). *Paguristes depressus* Stimpson und *Pagurus plathythorax* Stimpson (Namen!) sind ebenfalls solche an Schneckenschalen mit enger Öffnung (*Conus*, *Strombus*) angepaßte Formen.

Einige Worte noch über die Größe der Schneckenhäuser selbst. Sehr oft findet man Tiere in großen, schweren Schalen von *Turbo* usw., von

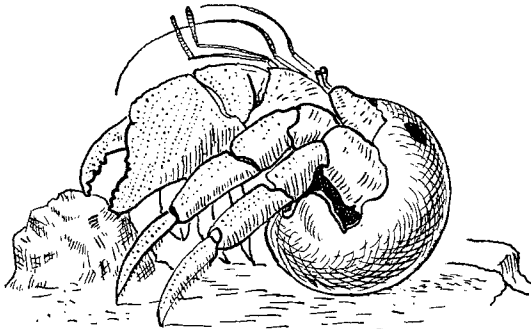


Abb. 10. *Coenobita*, mit einer Cocosschale den Hinterleib schützend, nach BORRADAILE.

denen man auf den ersten Blick kaum glauben möchte, daß sie der Krebs mit sich schleppen könne. Doch ist dabei zu bedenken, daß nach dem Archimedeschen Prinzip die Körper im Wasser an Gewicht verlieren, daß daher die Kraft, die der Krebs zum Tragen seines Hauses bedarf, nur so viel beträgt,

als dem Gewicht des Schneckenhauses nach Abzug des von ihm verdrängten, spezifisch schweren Meerwassers gleich ist; hierüber könnten genaue Messungen an einer Meeresstation leicht angestellt werden.

Wenn einmal an normalen Schneckenhäusern Mangel ist, so können auch andere Gegenstände zum Schutz angenommen werden; so zeigt Abb. 10 einen Landpaguriden der Gattung *Coenobita*, der sein Abdomen mit einer leeren Cocosschale schützt.

Die Schneckenschalen werden von dem jungen Einsiedlerkreb in dem Stadium nach der *Glaucothoe* bezogen, nachdem sich die Asymmetrie am Abdomen bereits gezeigt hat (!).

Daß *junge* Paguriden dabei Schnecken aus ihren Häusern herausfressen, um sich dann einzulogieren, ist von AGASSIZ (1875) behauptet worden, von THOMPSON (1903, S. 156) aber nicht bestätigt worden.

Dagegen beobachtete EISIG (1882, S. 682) an einem *älteren*, 5 cm langen *Pagurus*, daß er bei einer lebenden *Murex brandaris* zuerst deren Kalkdeckel zertrümmerte, dann die Weichteile der Schnecke herausfraß und sich darauf in den Besitz des Hauses setzte.

Das leere Schneckenhaus wird, ehe es bezogen wird, von den Tieren genau auf seinen Inhalt untersucht, indem es durch Hineinfahren mit den Scherenfüßen genau befühlt wird. BOHN hat an *Pagurus* Beobach-

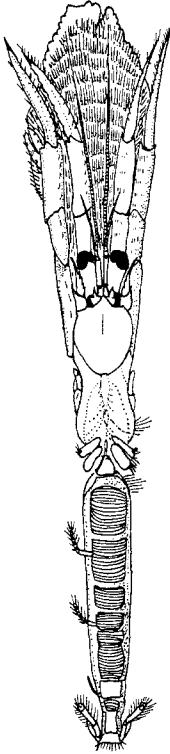


Abb. 11.



Abb. 12.



Abb. 13.

Abb. 11. *Parapagurus chuni*, Körper. (Nach BALSS.)

Abb. 12. Dasselbe Tier in seiner Dentaliumröhre. (Nach BALSS.)

Abb. 13. Schere von *Pylopagurus alexandri*, opercular. (Nach MILNE EDWARDS und BOUVIER.)

tungen über das Eindringen in kugelige und konische Schalen gemacht. Erstere dreht das Tier mit dem zweiten und dritten Beinpaare herum, um den Eingang zu finden, konische aber hält es so, daß es, während es selbst sozusagen auf dem Kopfe steht, d. h. das Telson an der Kugelspitze fixiert, die an der Basis befindliche Öffnung sucht. (Nach KAFFKA, Tierpsychologie.)

2. Gerne werden *Dentalium*röhren von den Paguriden als Wohnungen benutzt; wir kennen Arten, die sowohl Dentalien, wie auch gewundene

Schneckenhäuser beziehen, z. B. *Eupagurus variabilis* A. M. E. u. B. (Marokko 550 m, Talisman), andere Formen aber sind so speziell an diese langen Röhren angepaßt, daß ihr ganzer Körper eine entsprechende Form erhalten hat und die Tiere nie in gewundenen Schalen gefunden werden. Besonders die *Pomatocheliden*, ferner auch *Pylopagurus* und einzelne *Parapagurus*-Arten zeigen solche Anpassungen. Als Beispiel gebe ich hier eine Abbildung von dem von der Valdivia vor Ostafrika in 640—970 m Tiefe gefundenen *Parapagurus chuni* Balss.; der ganze Körper ist verschmälert und verlängert, die linke Schere neben der größeren rechten reduziert, sämtliche Gliedmaßen eng aneinanderlegbar, so daß das Tier wie ein Bolzen in seiner Röhre liegen kann. Bei

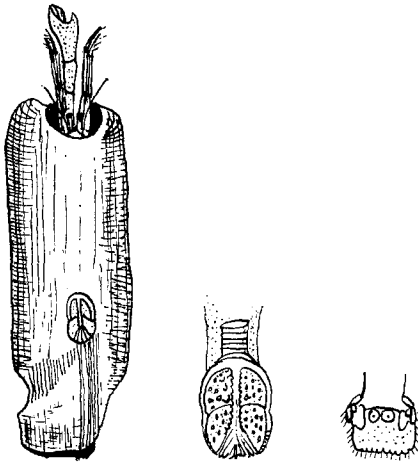


Abb. 14.

Abb. 14. *Xylopagurus rectus* A. M. E. u. B. nach AGASSIZ, in Holzröhre.

Abb. 15 a.

Abb. 15 b.

Abb. 15. *Xylopagurus rectus* A. M. E. u. B. Telson. a. von oben, b. von unten.

von *Bambus* und Mangrove beziehen. So sind im Indik die *Pomatocheliden*: *Pylocheles miersii* Alc. u. And. (Abb. 1), *Chiroplatea macgilchristi* Alc. sowie *Parapylocheles scorpio* Alc. in solchen Röhren gefunden, und an den Antillen bezieht *Xylopagurus rectus* A. M. E., eine Eupagurine, Holzröhren. Während *Pylocheles miersii* Alc. u. And. operculare Scherenfüße hat, mit denen er das Gehäuse verschließt, hat *Xylopagurus* eine noch speziellere, bei den Paguriden ganz einzig dastehende Anpassung aufzuweisen. Bei ihm ist das Telson deckelförmig ausgebildet, die Uropoden sind reduziert, so daß es die beiderseits offene Röhre von hinten her fest verschließt und der Krebs nach vorne zu überhaupt nicht herausgezogen werden kann. Während die *Pomatocheliden* die primitive Symmetrie des Abdomens aufweisen, ist dieses bei *Xylopagurus* sekundär

diesen Arten kommt ebenfalls eine deckelförmige Ausbildung der rechten Schere vor, die die obere Öffnung des Dentalium vollkommen abschließt (Abb. 13). Es sind besonders Arten der Tiefsee und des tieferen Litorales, die Dentalien beziehen. Formen, die gewöhnlich in Dentalien vorkommen, sind auch schon in den geraden Röhren von sedentären Anneliden gefunden worden, so *Pylopagurus discoidalis* A. M. Edw. u. B. (Antillen), *Pylopagurus minimus* Holmes (Kalifornien).

3. Ähnlich gebaut sind die Formen, die die untergesunkenen Zweige oder Wurzeln

gerade gestreckt, hat aber natürlich, wie alle Eupagurinae, die Pleopoden nur auf der linken Seite entwickelt.

4. Hier schließt sich biologisch die Gattung *Cancellus* an, zu den Pagurinae gehörig. Die acht Arten sind circumtropisch im Litorale gefunden, und zwar entweder in *Korallenblöcken* oder in Schwämmen. Auch diese Gattung hat einen geradegestreckten Hinterleib mit nur auf der linken Seite entwickelten Pleopoden und bildet ein Operculum, an dessen Bildung nicht nur die Scherenfüße, sondern auch die ersten Brustfüße teilnehmen (Pereiopoden 2) (Abb. 17). Carpus und Propodus sind an der Vorderseite abgeplattet, so daß das ganze Organ wie ein Pfropfen die Röhre, in der es lebt, verschließt. Es ist bisher in der Literatur noch nicht darauf hingewiesen worden, wie diese von *Cancellus* bewohnten Löcher in der Koralle zustande kommen. Da der Pagurid selbst nicht in Frage kommt, da von einem

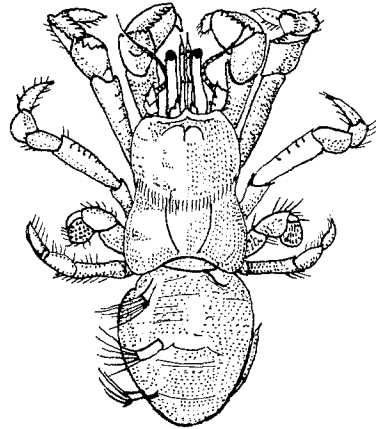


Abb. 16. *Cancellus ornatus* nach BENEDICT.

Bohrvermögen nichts bekannt ist, so suchte ich lange nach einer Lösung, bis ich SLUITERS Arbeit über die Gephyreen der Siboga fand (1902, S. 19). Hier beschreibt SLUITER *Aspidosiphon corallicola*, welcher Wurm, ursprünglich Schneckenschalen bewohnend, von der Koralle so überwachsen wird, daß eine spiralförmige Wohnröhre gebildet wird, die sich in einem Loche nach außen öffnet. Am Schlusse seiner Beschreibung sagt nun SLUITER: „Zuletzt will ich bemerken, daß ich bei einigen Exemplaren von *Heteropsamimia* die Wohnröhre nicht mehr von dem *Aspidosiphon* eingenommen fand, sondern daß statt dessen ein schlanker Paguride sich darin vorfand. Entweder hat dieser den *Aspidosiphon* getötet und dann gefressen und sich dann in die leere Höhle eingestiet, oder er hat die Höhle leer gefunden und als Wohnung gebraucht.“ Diese Beschreibung paßt wörtlich auf unsere Gattung *Cancellus* und damit wäre auch diese Frage gelöst, wie die von ihm bewohnten Löcher zustande kommen. Bemerkenswert ist, daß die ursprünglichen Schneckenschalen (*Cerithium*, *Natica*) von der Koralle nicht aufgelöst werden, wie früher von manchen Autoren (SEMPER, MOSELEY) angegeben worden war und wie es ja bei Actinien der Fall ist (siehe

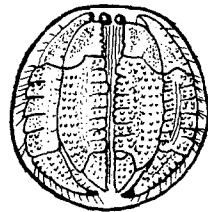


Abb. 17. Opercularer Verschluss von *Cancellus ornatus* nach BENEDICT.

unten), sondern erhalten bleibt und ganz von der Koralle überwachsen wird.

5. Eine sehr merkwürdige Anpassung zeigt ferner die Gattung *Porcellanopagurus*, die im Indopazifik in vier Arten im tieferen Litoral angetroffen wird. Sie benutzt nämlich die flache *Schale* einer *Muschel* zum Schutze, in deren Innenseite sie so liegt, daß sie, die Rückseite des Körpers der Innenfläche der Muschel angeschmiegt, vollkommen überdeckt ist. Dementsprechend ist ihr Körper abgeflacht, das Abdomen nicht mehr rund und in die Länge gestreckt, sondern eine flache Platte, an der die — natürlich nur linkseitig erhaltenen — Beine nach

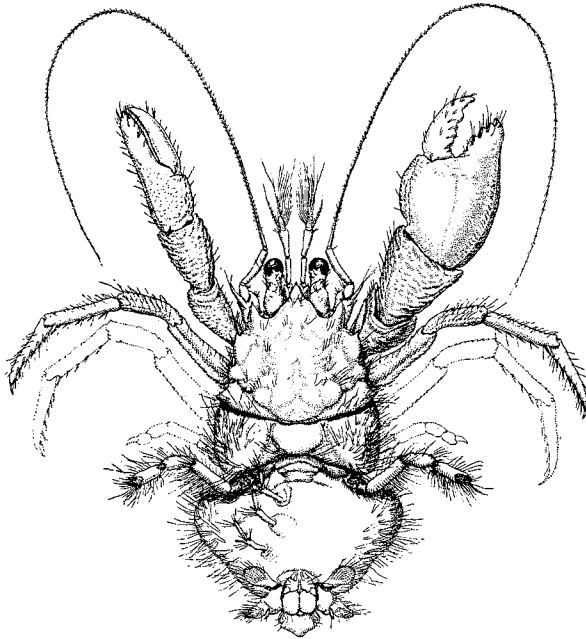


Abb. 18. *Porcellanopagurus japonicus* Balss, ♀. (Nach BALSS.)

oben gerückt sind; wenn dann die Eier an diesen Pleopoden befestigt sind, so bilden sie eine Kugel, die ebenso wie das ganze Tier von der Muschelschale vollständig verborgen wird (vgl. die Abbildung bei BORRADAILE 1916, S. 112). Das Telson liegt innerhalb des Nabels der Muschelschale, so daß es durch seine Raspel einen festen Halt hat.

6. Als Schutz können ferner Gehäuse dienen, die aus Actinien, Hydroiden, Bryozoen, Schwämmen gebildet sind, und zwar sind zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem eine Schneckenschale als Grundlage dient, die dem Polypen den Halt bietet, oder ob eine solche fehlt (was bei Actinien vorkommt). Wir werden diese Gehäuse unter bei der Be-

sprechung der Symbiose ausführlich zu behandeln haben, so daß an dieser Stelle der Hinweis genügt.

Eine Reihe von Einsiedlern hat sich ferner „emanzipiert“ und benutzt überhaupt keine Wohnröhren mehr, sondern lebt vollkommen frei.

1. Einmal ist dieser Fall in der Tiefsee eingetreten bei den beiden Gattungen *Tylaspis* Henderson (eine Art, in einem Exemplar bekannt Südpazifik, 4300 m, Challenger) und *Ostraconotus* A. M. E. (eine Art, Antillen, etwa 40 Exemplare, etwa 250 m Tiefe), beide zu den Eupagurinae gehörig. *Tylaspis* hat die gewöhnlichen langen Pereiopoden der Tiefseeformen, das Abdomen ist verkürzt, Pleopoden sind nur auf der linken Seite vorhanden; HENDERSON läßt die Frage offen, ob er sich nicht doch mit einem Gegenstande schütze; ich glaube, wir können mit

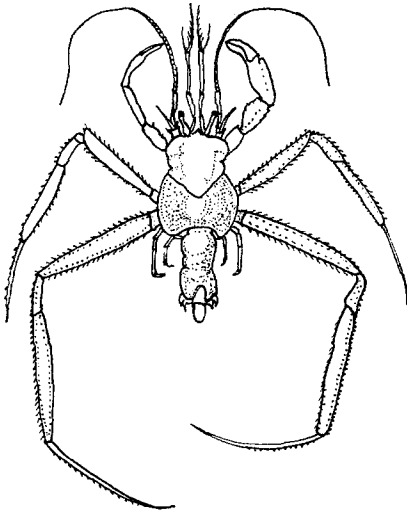


Abb. 19. *Tylaspis anomala* Henderson.
(Nach HENDERSON.)

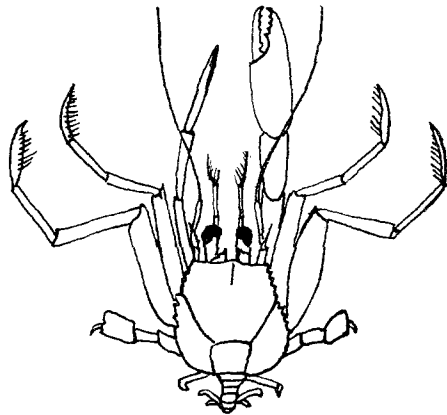


Abb. 20. *Ostraconotus spatulipes*. A. M. E. u. B.
(Nach A. MILNE EDWARDS u. BOUVIER.)

Sicherheit annehmen, daß bei der Kürze des Abdomens ein Schutz überflüssig geworden ist und *Tylaspis* frei lebt. *Ostraconotus* hat den Carapax vollkommen verkalkt, das Abdomen dagegen reduziert, benutzt sicher keine Schale als Schutz, sondern gleitet frei mit seinen breiten Dactylen über den Schlamm hin. Auch hier sind die Pleopoden nur linksseitig entwickelt. Da die an ihnen befestigten Eier des Schutzes entbehren würden, sind bei den vierten Pereiopoden beim Weibchen die Propoden schaufelförmig verbreitert und überdecken, zurückgebogen, die Eier vollkommen; die Raspel fehlt an ihnen. Fig. 21.

Daß gerade Tiefseearten sich an dieses freie Leben wieder angepaßt haben, hat seinen Grund wohl in dem Mangel geeigneten Schalenmaterials in der Tiefsee.

2. Sodann ist *Birgus latro* L., der Palmendieb, ein vollkommen frei lebender Landpaguride. Bei ihm ist das Abdomen sekundär wieder verkalkt und die Terga 2—5 sind vollkommen wie bei den Pomatocheliden ausgebildet; andererseits ist er aber ein typischer Coenobitide mit nur linksseitig erhaltenen Pleopoden. Ein Instinkt zum Verbergen ist insofern noch vorhanden, als das ganze Tier sich in seinen Ruhezeiten in selbstgebauten Höhlen aufhält.

3. Die ganze Familie der *Lithodiden*, sowie die Gattung *Lomis* sind frei lebende Paguriden. Auch diese Familie kommt hauptsächlich in der Tiefsee vor, wenn auch aus dem nördlichen Pacifik eine Menge, litoraler Arten bekannt ist. Sie leitet sich zwar von den Eupagurinae ab, ist aber wahrscheinlich mit den besprochenen Gattungen *Ostraconotus* und *Tylaspis* nicht in direkten Zusammenhang zu bringen. Wie wir nun bei den echten Krabben eine außerordentliche Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten Facies beobachten, so leben auch die Lithodiden

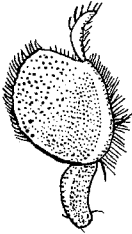


Abb. 21. Vierter Pereiopod von *Ostraconotus spatulipes*. (Nach A. MILNE EDWARDS u. BOUVIER.)

in der verschiedensten Weise, und es entspricht jedesmal einem bestimmten Krabbenhabitus auch ein besonderer Lithodidenhabitus; es läßt sich hier also eine ähnliche Betrachtung anstellen wie bei der Vergleichung der Marsupialiertypen mit den entsprechenden Placentaliern (Raub-, Nagetieren usw.).

Eine Reihe von Formen möge das erläutern:

a) *Cryptolithodes* (Abbildung bei DOFLEIN 1914, S. 350) hat ein verbreitertes Carapaxschild, unter dem die Beine vollkommen zurückgezogen und verborgen werden können; die Gattung bildet so eine Analogie zu dem Lambridengenus *Oethra*.

b) Bei *Lopholithodes foraminatus* lassen sich die Beine so an den Carapax heranbringen, daß das ganze Tier wie eine Kugel erscheint. (Durch eine besonders ausgebildete röhrenförmige Öffnung, die sich zwischen dem Carpus des ersten Schreitfußes befindet, kann das Atemwasser bei dem ruhig sitzenden Tiere ungehindert einströmen.) Eine ähnliche Lebensweise und Bau hat die bekannte Schamkrabbe *Calappa* (*Oxystomata*), und die Xanthide *Carpoporos* von Westindien.

c) *Lithodes* selbst mit seinen dünnen, langen Beinen entspricht den Oxyrhynchen.

d) Die Gattung *Lomis* hat an den Geißeln ihrer Antennen eine Reihe langer Haare ausgebildet, ganz ähnlich wie wir sie bei der Hippidengattung *Hippa* antreffen. Bei dieser im Uferschlamm lebenden Form werden nach den Untersuchungen von WEYMOUTH die Antennen als Stellnetz benutzt, zwischen dessen Maschen sich die kleinen von den Wellen herbeigeführten Organismen fangen und dann zu den Maxillar-

füßen geführt werden. Ganz ähnlich wird wohl auch *Lomis* ihre Antennen als Netz benutzen.

Wir haben es also hier überall nur um Analogien zu tun; eine direkte Verwandtschaft der angeführten Tiere besteht nicht.

II. Die Symbiose der Paguriden.

Die Symbiose der Paguriden mit Actinien oder mit Hydroiden pflegt in jedem Lehrbuch der Zoologie als Musterbeispiel für das Zusammenleben zweier Tierarten zum gegenseitigen Nutzen behandelt zu werden. Trotzdem sind es immer nur wenige, häufiger vorkommende Fälle, die herangezogen werden, welche der Fülle des Materiales aber nicht gerecht werden. Ich halte daher folgende Zusammenfassung für nützlich.

A. Die Symbiose mit Actinien.

Sie ist zuerst bekannt geworden an *Eupagurus prideauxii* Leach und *Adamsia palliata* Boh.; folgende Übersicht zeigt aber die Fülle der Arten: (s. Tabelle a. f. S.)

Sicher werden aber mit der Zeit noch mehr Fälle bekannt werden; denn leider wird aus äußeren Gründen in den Sammlungen sehr oft die Actinie nicht gleichzeitig mit dem Einsiedlerkrebs bestimmt, so daß in den Publikationen sich oft nur die kurze Angabe findet: „In Schneckenhaus mit Actinie“; infolgedessen wird die Übersicht wahrscheinlich nur einen geringen Bruchteil der vorkommenden Fälle umfassen.

Es sind also nur vier Familien der Actinien, die Commensalen liefern, und zwar aus der Gruppe der *Actinaria* mit 25 Familien (PAX 1914) nur die Familien der *Actinidae*, *Cribrinidae* und *Sagartiidae* und von den *Zoantharia* mit drei Familien die *Epizoanthidae*. Die *Ceriantharia* liefern überhaupt keinen Symbionten.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß in den höheren Wasserschichten die Actinidae, in den tieferen die Zoantharier die Mehrzahl bilden, ohne daß jedoch diese Regel ohne Ausnahmen wäre.

Auf der anderen Seite können sowohl Angehörige der Pagurinae wie der Eupagurinae mit Actinien vergesellschaftet sein, dagegen fehlen die *Pomatocheliden* und *Lithodiden* und natürlich die Landbewohner, die *Coenobitidae*.

Die Zahl der das Schneckenhaus besetzenden Actinien variiert. Während *Adamsia palliata* fast ganz regelmäßig nur in Einzahl mit ihrem Partner zusammenlebt (FAUROT 1910, S. 462) und nur junge Exemplare auch zu zweien eine Schale benutzen (SCHÄFFER 1907, S. 132), sind es bei *Sagartia parasitica* meist mehrere Exemplare, bis zu acht Stück, die die Schale besetzen. Bei den koloniebildenden Formen von *Palythoa* und *Epizoanthus* ist es naturgemäß eine einzige Kolonie mit mehreren Zooiden.

Merkwürdig sind die Fälle, wo zwei verschiedene Arten zugleich das Gehäuse bewohnen; so erzählt SMITH (1882, S. 18), daß eine *Adamsia sociabilis* ein Gehäuse von *Epizoanthus incrustatus* ganz überzogen habe, und (1883, S. 354), daß eine *Urticina consors* ebenfalls auf einer Kolonie von *Epizoanthus incrustatus* aufgewachsen war. COWLES (1919, S. 83) erwähnt bei *Pagurus asper* und *deformis* zwei verschiedene, nicht näher bestimmte Actinienarten auf der Schnecken- schale. Nach SCHÄFFER (1907)

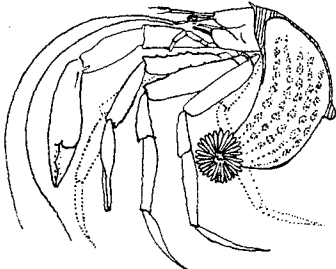


Abb. 22. *Adamsia sociabilis* Verrill, mit *Catapagurus sharreri* A.M.E. (Nach SMITH.)

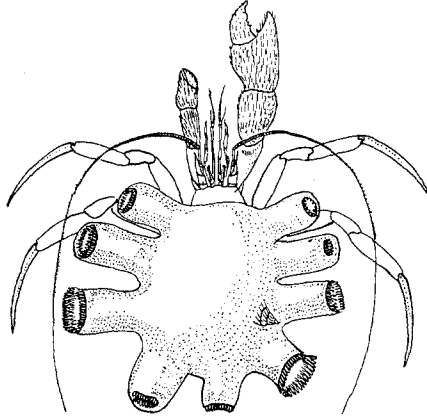


Abb. 23. *Parepagarus pilosimanus* mit *Epizoanthus paguriphilus*, rechts die Reste der Schnecken- schale.

besiedelt *Adamsia palliata* auch Schalen, die schon von dem symbion- tischen Hydroiden *Podocoryne* überwachsen sind.

Auch die Orte, an denen die Actinien befestigt sind, zeigen gewisse Gesetzmäßigkeiten. Die Exemplare von *Sagartia parasitica* sitzen der Schnecken- schale obenauf oder auf ihren Seiten, nach links und rechts gewandt, so daß keine Schwerpunkts- verschiebung eintritt; dagegen nimmt *Adamsia palliata* immer den Platz an der collumellaren Seite der Mundöffnung der Schnecken- schale ein, so daß sie direkt unter die Mundgliedmaßen des Paguriden zu liegen kommt. Auch *Adamsia sociabilis* hat dieselbe Stellung unter der Schnecke in der Nähe der Mundöffnung von *Catapagurus sharreri*.

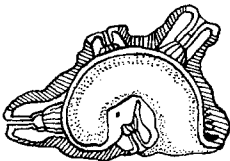


Abb. 24. Durchschnitt durch das Carci- nocoeum von *Epizoanthus* mit ventralem Polyp. (Nach R. HERTWIG.)

Die *Epizoanthus*-Arten sind in ihrem Bau etwas verschieden. Bei *Epi- zoanthus incrustatus* stehen die Polypen nach oben und nach den Seiten unregelmäßig ab, bei *Epizoanthus paguriphilus* dagegen bildet das Ge- häuse eine flache Scheibe, an deren Rande die Polypen radiär ange- ordnet stehen. Während aber *Epizoanthus incrustatus* keinen ven- tralen Polypen besitzt, hat *Epizoanthus paguriphilus* einen solchen auf der Unterseite, wieder in der Nachbarschaft der Mundgliedmaßen

Tabelle I.

Actinie	Pagurid	Tiefe	Autor
Familie Actinidae <i>Actinia equina</i> L.	<i>Paguristes oculatus</i> (Fabr.)	Lit.	BRUNELLI 1913, S. 17 (zufälliger Fall)
Fam. Cribrinidae <i>Urticina consors</i> Verr. (= <i>Actinauge</i> e. V.)	<i>Parapagurus pilosimanus</i> (Smith) <i>Parapagurus pictus</i> (Smith)	3500–4000 m 300 m	SMITH 1883, S. 354 SMITH 1883, S. 354
Fam. Sagartiidae <i>Sagartia parasitica</i> Gosse (= <i>Adamsia rondelii</i> d. Ch.)	<i>Paguristes oculatus</i> (Fabr.) <i>Pagurus arrosor</i> (Herbst) <i>Eupagurus excavatus</i> (Herbst) <i>Clibanarius misanthropus</i> (Heller)	Lit. Lit. Lit.	ISSEL 1910, S. 341 TERAO 1913, S. 375 FAUROT 1910, S. 421 do. do.
<i>Sagartia paguri</i> Verr.	<i>Diogenes edwardsii</i> (d. H.)	Lit.	STIMPSON 1907, S. 202
<i>Adamsia sociabilis</i> Verr.	<i>Catapagurus sharreri</i> (M. Ed.)	130–400 m	SMITH 1882, S. 18
<i>Adamsia palliata</i> Boh.	<i>Eupagurus prideauxii</i> (Leach) <i>Eupagurus excavatus</i> (Leach)	Lit.	SCHÄFFER 1902, S. 128
<i>Chitonactis coronata</i>	<i>Pagurus arrosor</i> (Herbst)	Lit.	FAUROT 1910, S. 483 (zufällig)
<i>Calliactis effoeta</i> (L.)	<i>Eupagurus bernhardus</i> (L.)	Lit.	CHEVREUX 1908, S. 14
Fam. Epizoanthidae <i>Palythoa arenacea</i> d. Ch.	<i>Eupagurus cuanensis</i> (Thomps.) <i>Paguristes oculatus</i> (Fab.)	Lit. Lit.	A. MILNE EDWARDS u. BOUVIER 1900, S. 227 ISSEL 1910, S. 341
<i>Epizoanthus paguriphilus</i> Verrill (= <i>Epizoanthus rondellei</i> Joubin)	<i>Parapagurus pilosimanus</i> Smith (= <i>Eupagurus jacobii</i>) (Mar.)	Tiefsee	HADDON u. SHAKLETON 1891, S. 641 VERRILL 1883, S. 62; SMITH 1882, S. 20; SMITH 1887, S. 643; ALCOCK 1905, S. 101; CARLGRÉN 1923, S. 270

Fortsetzung.

Actinie	Pagurid	Tiefe	Autor
<i>Epizoanthus in-</i> <i>crustatus</i> Dub. u. Koren	<i>Anapagurus laevis</i> (Th.)	Lit.	HADDON u. SHAKLE- TON 1891, S. 636
(= <i>Epizoanthus</i> <i>americanus</i> Verr)	<i>Eupagurus excavatus</i> (Herbst)		do.
	<i>Eupagurus pubescens</i> (Br.)	Lit.	SMITH 1879, S. 47
	<i>Eupagurus kroyeri</i> (St.)	Tief. Lit.	SMITH 1883, S. 27; 1887, S. 641
	<i>Eupagurus politus</i> (Smith)	110 m	SMITH 1887, S. 640
	<i>Catapagurus sharreri</i> (A. M. E.)	100—400 m	SMITH 1882, S. 18: 1887, S. 642
	<i>Parapagurus pictus</i> (Smith)	400 m	SMITH 1883, S. 39
	<i>Eupagurus bernhardus</i> (L.)	50 m	SMITH 1887, S. 639
<i>Epizoanthus saga-</i> <i>minensis</i> Pax	<i>Paguristes palythophilus</i> (Ortmann)	200—300 m	bisher unpubliziert
<i>Epizoanthus studeri</i> Carlgren	<i>Parapagurus dimorphus</i> (Studer)	106—215 m	CARLGREN 1923, S. 265
<i>Epizoanthus valdi-</i> <i>viae</i> Carlgren	<i>Parapagurus arcuatus mon-</i> <i>strosus</i> Alc.	Tiefsee	CARLGREN 1923, S. 261
<i>Epizoanthus chuni</i> Carlgren	wahrscheinlich <i>Parapagu-</i> <i>rus pilosimanus</i> (Smith)	Tiefsee	CARLGREN 1923, S. 279
<i>Epizoanthus car-</i> <i>cinophilus</i> Carlgr.	<i>Parapagurus pilosimanus</i> (Smith)	Tiefsee	CARLGREN 1923, S. 283
<i>Epizoanthus</i> ' <i>mi-</i> <i>chaelssarssi</i> Carl- gren	? ?		CARLGREN 1923, S. 287
<i>Epizoanthus para-</i> <i>siticus</i> Hertw.	? ?		CARLGREN 1923, S. 279
<i>Epizoanthus</i> sp.	<i>Parapagurus minutus</i> (Hend.)	Tiefsee	ALCOCK 1905, S. 102
„ „	<i>Nematopagurus muricatus</i> (Hend.)	Lit.	ALCOCK 1905, S. 111
„ „	<i>Paguristes balanophilus</i> (Alcock)	Lit.	ALCOCK 1905, S. 33
„ „	<i>Paguristes puniceus</i> (Hend.)	400 m	ALCOCK 1905, S. 39
„ „	<i>Anapagurus pusillus</i> (Hend.)		HENDERSON 1888, S. 73
„ „	<i>Parapagurus bouvieri</i> (Stebbing)		STEBBING 1910, S. 357
<i>Mammilifera</i> sp.	<i>Paguropsis typica</i> (Hend.)	Lit.	ALCOCK 1905, S. 7

Tabelle II.

Nach Krebsen geordnet ergibt sich folgendes Bild:

<i>Paguristes oculatus</i> Fabr.	<i>Sagartia parasitica</i> Gosse
" " "	<i>Palythoa arenacea</i> d. Ch.
" " "	<i>Actinia equina</i> L. (zufällig)
<i>Paguristes balanophilus</i> Alc.	<i>Epizoanthus</i> sp.
<i>Paguristes puniceus</i> Hend.	<i>Epizoanthus</i> sp.
<i>Paguristes palythophilus</i> Ortmann	<i>Epizoanthus sagaminensis</i> Pax
<i>Clibanarius misanthropus</i> Heller	<i>Sagartia parasitica</i> Gosse
<i>Paguropsis typica</i> Hend.	<i>Mammillifera</i> sp.
<i>Diogenes edwardsii</i> Stimpson	<i>Sagartia paguri</i> Verrill
<i>Parapagurus pilosimanus</i> Smith	<i>Epizoanthus paguriphilus</i> Smith
" " "	<i>Epizoanthus carcinophilus</i> Carlgren
" " "	<i>Epizoanthus chuni</i> Carlgren
" " "	<i>Epizoanthus parasiticus</i> Hertwig
" " "	<i>Urticina consors</i> Verrill
<i>Parapagurus pictus</i> Smith	" " "
" " "	<i>Epizoanthus incrustatus</i> Duben u. Koren
<i>Parapagurus minutus</i> Hend.	<i>Epizoanthus</i> sp.
<i>Parapagurus dimorphus</i> Studer	<i>Epizoanthus studeri</i> Carlgren
" " "	<i>Epizoanthus cancrisocius</i> v. Martens
<i>Parapagurus bouvieri</i> Stebbing	<i>Epizoanthus</i> sp.
<i>Parapagurus arcuatus monstrosus</i> Alc.	<i>Epizoanthus valdiviae</i> Carlgren
<i>Pagurus arrosor</i> Herbst	<i>Sagartia parasitica</i> Gosse
" " "	<i>Chitonactis coronata</i> L. (zufällig)
<i>Eupagurus exacavatus</i> Herbst	<i>Sagartia parasitica</i> Gosse
" " "	<i>Epizoanthus incrustatus</i> Duben u. Koren
" " "	<i>Adamsia palliata</i> Boh.
<i>Eupagurus prideauxii</i> Leach	" " "
<i>Eupagurus cuanensis</i> Thompson	<i>Palythoa arenacea</i> d. Ch.
<i>Eupagurus pubescens</i> Brandt	<i>Epizoanthus incrustatus</i> Dub.
<i>Eupagurus kroyeri</i> Stimpson	" " "
<i>Eupagurus politus</i> Stimpson	" " "
<i>Eupagurus bernhardus</i> L.	" " "
" " "	<i>Calliactis effoeta</i> L.
<i>Catapagurus sharreri</i> H. M. E.	<i>Adamsia sociabilis</i> Verrill
" " " " "	<i>Epizoanthus incrustatus</i> Dub.
<i>Anapagurus laevis</i> Thomps.	" " "
<i>Anapagurus pusillus</i> Hend.	<i>Epizoanthus</i> sp.
<i>Nematopagurus muricatus</i> Hend.	" "

des Krebses; er ist an Spiritusexemplaren kleiner als die marginalen Polypen (HADDON und SHAKLETON 1890, S. 642). CARLGREN (1923, S. 260) unterscheidet vier *Epizoanthus*-arten ohne und fünf mit ventralem Polypen.

Das Verhältnis der beiden Partner ist nun durchaus nicht immer so eng aneinander gebunden, wie wir es von *Eupagurus prideauxii* und *Adamsia palliata* kennen; vielmehr lassen sich drei verschiedene Stufen unterscheiden:

1. Ein mehr zufälliges Zusammenvorkommen. So findet sich *Sagartia parasitica* auf von *Eupagurus excavatus* bewohnten Schalen; dieser Krebs ist aber nicht imstande, die Actinie aktiv durch Streicheln zur Ablösung zu bewegen und sie beim Umzug mitzunehmen; wahrscheinlich hat er also solche Schalen gewählt, die schon vorher mit *Sagartia* besetzt waren (FAUROT 1910, S. 422).

2. Das Zusammenleben ist enger geworden, insofern, als der Krebs beim Umziehen in die neue Schale „seine“ alte Actinie mitnimmt; es können aber beide Partner auch jeder für sich gedeihen, frei vorkommen und sind also in ihrem Fortkommen nicht aneinander gebunden. Dieser Fall, den FAUROT unter den Begriff *Mutualismus* einordnet, findet sich

bei *Sagartia parasitica* und *Pagurus arrosor* Herbst (= *striatus*), denn *Sagartia* wird auch an Felsen oder auf Schnecken angetroffen und *Pagurus arrosor* lebt auch in *Suberites* oder ganz frei.

3. Das Zusammenleben ist so eng, daß beide Partner nur noch zusammen leben können und frei zugrunde gehen (*echte Symbiose*); das ist der klassische Fall des

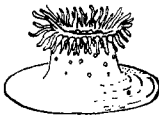


Abb. 25. Freie, junge *Adamsia palliata*. (Nach FAUROT.)

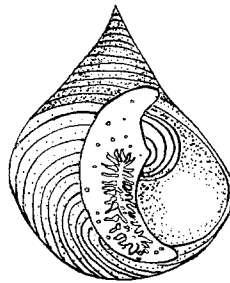


Abb. 26. *Adamsia palliata* im Anfange der Deformierung. (Nach FAUROT.)

Eupagurus prideauxii und der *Adamsia palliata*; hierher gehören aber auch *Parapagurus pilosimanus*, der immer in einem *Epizoanthus*-Gehäuse gefunden wird (im Atlantik fast immer *Epizoanthus paguriphilus*, im Indopazifik *Epizoanthus parasiticus*), und vielleicht noch andere Fälle, wie *Paguristes palythophilus* Ortmann, der meist mit *Epizoanthus sagaminensis* Pax angetroffen wird. Von *Adamsia palliata* ist sicher festgestellt, daß sie in ihrer Ernährung von dem Krebse abhängig ist und — wenigstens im erwachsenen Zustande — allein zugrunde geht; andererseits unterscheidet *Eupagurus prideauxii* *Adamsia palliata* deutlich von anderen Actinien und sucht sich gerade diese Art (siehe unten). *Parapagurus pilosimanus* ist auf das Gehäuse, das ihm *Epizoanthus* baut, insofern angewiesen, als er in der Tiefsee sonst keine große Schale zum Schutze finden würde; andererseits ist auch *Epizoanthus paguriphilus* noch nie frei angetroffen worden.

Diese Stufenreihe zeigt sich nun auch in dem Grade des Schutzes,

den die Actinien durch Ausbau des Schneckenhauses dem Einsiedler bieten.

Während *Sagartia parasitica* zwar auch eine schleimige Membran abscheidet, um sich festzuheften, aber z. B. Löcher in der Schnecken- schale nicht überbrückt (FAUROT 1910, S. 458), haben die beiden *Adamsia*-Arten die Fähigkeit, mittels einer hornigen Membran die Löcher zu überbrücken und sich sogar selbst auf dieser Membran über die Schalen hinauszuschieben. Der Vorgang dabei ist folgender, wie SCHÄFFER (1907) und FAUROT (1910) übereinstimmend und unabhängig voneinander beobachteten: Nachdem die *Adamsia* an ihrem Platze unter der Mundöffnung der Schnecke festgeheftet ist, wächst sie mit ihren beiden Seiten nach oben und bildet so zwei sichelartige Zipfel, die vertikal über dem Paguriden zusammentreffen und hier eine gerade verlaufende Naht bilden. Der Fußteil wächst nun

über die Schale hinaus und scheidet eine schleimige Membran aus, die besonders da verdickt ist, wo sie dem Rücken des Paguriden frei

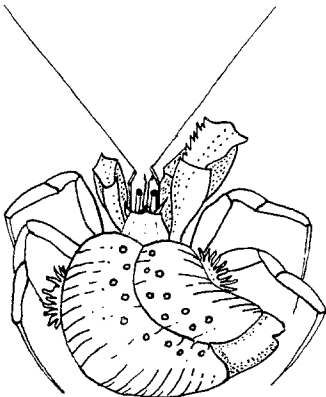


Abb. 27. *Adamsia*, erwachsen, von hinten.

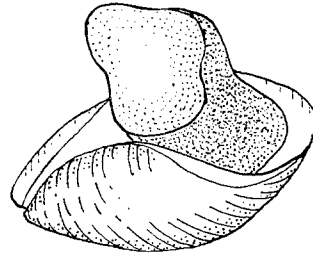


Abb. 28. Hornige Membran, von *Adamsia* ab- geschieden, in *Scaphander*. (Nach FAUROT.)

aufliegt. Diese Membran, welche nach einigen Tagen hornig erhärtet, überkleidet auch eventuelle Löcher der Schnecken- schale; sie zeigt eine dem freien Rande annähernd parallele Streifung durch Ausbildung dünnerer und dickerer Streifen, ähnlich den Anwachsstreifen einer Schnecken- schale, woraus SCHÄFFER (1907, S. 195) schließt, daß das Vorrücken der Actinie und die Abscheidung des Hornstoffes perio- disch, gleichsam ruckweise, erfolgt. So entsteht denn ein neues Ge- häuse des Paguriden, bei dem das Besondere der Umstand ist, daß, obwohl das Schneckenhaus asymmetrisch ist, die Actinie ein an den Paguriden genau angepaßtes Gehäuse bildet; die obere Naht liegt in der genauen medianen Sagittalebene des Paguriden (FAUROT 1910, S. 459).

Auch bei den *Epizoanthus*-Arten überkleidet die Kolonie das Schnek- kenhaus so vollständig, daß es von außen kaum mehr sichtbar ist; *Epi-*

zoanthus incrustatus und *paguriphilus* u. a. bauen dabei ebenfalls in der Richtung der Mündung weiter, so daß *Parapagurus pilosimanus* sich ganz in das Actiniengehäuse zurückziehen und es mit seiner großen Schere verschließen kann.

Es wird allgemein angegeben (SMITH 1882, S. 18, 21, VERRILL 1883, S. 62, HADDON und SHAKLETON 1890, S. 638, CARLGREN 1923, S. 265), daß die Schneckenschale von der umhüllenden Actinie später aufgelöst und resorbiert werde, so daß sie ganz verschwinde und das Cöenchym an ihre Stelle trete; ich möchte jedoch bemerken, daß in dem Materiale der „Valdivia“ die Schneckenschale in den Kolonien, die die immerhin beträchtliche Größe von 10,5 cm Durchmesser hatten, noch erhalten war, wenigstens in Resten der Spitze.

Daß beim Umzuge von einem Schneckenhause ins andere die Actinie mitgenommen wird, ist bereits von GOSSE 1859 beobachtet worden; über die näheren Vorgänge dabei sind wir aber erst in letzter Zeit unterrichtet worden. Wie schon oben bemerkt, nehmen nicht alle Paguriden die Actinie mit; bei *Eupagurus excavatus* z. B. ist dieser Instinkt noch nicht ausgebildet.

Bei *Pagurus arrosor* und *Sagartia parasitica* verdanken wir BRUNELLI (1913) schöne Beobachtungen. Wenn die Actinie am Boden festgeheftet sitzt, so streichelt sie der Krebs mit seinen Scheren und Beinen, indem er an ihrer oberen Hälfte öfters hin und her fährt; er wiederholt diese Prozedur so lange, bis die Actinie ihren Fuß vom Boden frei gemacht hat. Ist die Actinie frei, so wird umgekehrt die Fußsohle und die untere Körperhälfte vom Krebs gestrichen, wodurch die Actinie ihren Fuß ausbreitet und so bereitwilliger wird, sich festzuheften. Hierauf packt der Krebs die Actinie und hält sie mit den Beinen der einen Seite fest, und zwar so, daß ihre Fußscheibe dem Schneckenhaus angenähert ist; mit den freien Füßen streichelt er sie wieder, bis sie sich festgeheftet hat. BRUNELLI vergleicht die Zielsicherheit dieser instinktiven Bewegungen des Krebses treffend mit der Sicherheit, mit der Schlupfwespen ihr Opfer durch Stiche ins Bauchmark lähmen.

Auch *Eupagurus prideauxii* macht *Adamsia palliata* durch fortgesetztes sanftes Streicheln zum Anheften auf die Schneckenschale bereit (FAUROT 1910), ebenso *Pagurus asper* und *deformis* (COWLES 1920). Daß beim Umzug der *Adamsia* die Hornmembran auf der alten Schneckenschale zurückbleibt, braucht wohl nicht besonders bemerkt zu werden (SCHÄFFER 1907).

Bemerkenswert bei den Manipulationen von seiten des Krebses ist, daß die Actinie sich entweder gar nicht beunruhigt, d. h. kontrahiert, oder die Tentakel einzieht oder, wenn zuerst erschreckt, sich bald wieder beruhigt. Ebenso gelingt das dem experimentierenden Zoologen so schwere Loslösen der Actinie von der Schale dem Krebse sofort. Ein

Ausstoßen der Acontien findet nur selten statt und ist für den Krebs unschädlich.

Das führt uns auf die *sinnesphysiologischen Vorgänge*, die in dem Paguriden beim Erkennen seiner Actinie vor sich gehen. FAUROT hat, um zu entscheiden, ob der Gesichtssinn oder ein tactiler Sinn vorwalte, folgende Versuche gemacht (1910, S. 464): 1. Sehende *Eupagurus prideauxii* ergreifen *Adamsia palliata* sofort, wenn sie sie mit ihren Füßen berühren; bei *Sagartia parasitica* dagegen erfolgt keine Reaktion, ja die Tiere scheuen sogar vor dieser Art zurück, wenn sie sie mit ihren Füßen berühren. 2. Tiere, denen in Seidenstoff eingeschlagene Adamsien vorgehalten werden, erkennen diese bei Berührung sofort. 3. Unter einem durchsichtigen Glassturz verdeckte *Adamsia palliata* werden ebenfalls erkannt. FAUROT schließt aus Versuch 3 auf eine Beteiligung der Augen, möchte aber wegen Versuch 1 und 2 einen hochgradig verfeinerten *Tastgefühl* die Hauptrolle bei der Erkennung zuschreiben.

Ich selbst habe 1912 in Neapel folgende bisher nicht publizierte Versuche gemacht, die hier ihre Stelle finden mögen.

1. Ein blinder (der Augen beraubter) und enthäuster *Eupagurus prideauxii* L. streift zufällig mit seinem Hinterleib *Adamsia palliata*, die im Aquarium liegt; sofort packt er sie und sucht in sie hineinzugelangen, als ob sie ein Schneckenhaus sei.

2. *Adamsia palliata* liegt unter *Sagartia parasitica*; der blinde *Eupagurus* bemüht sich um *Adamsia*, während er *Sagartia* verschmäht.

Meine beiden Versuche und Versuch 2 FAUROT'S sind im Wesen identisch; ihre Deutung ergibt sich meiner Ansicht nach aus der Betrachtung des chemoreceptorischen Sinnes bei anderen Decapoden. Ich habe 1913 bei *Leander* nachgewiesen, daß er in den Dactylen seiner Brustfüße ein chemoreceptorisches Sinnesorgan besitzt, mit dem er seine Nahrung erkennen kann; neuerdings sind diese Versuche durch MANTON COPELAND an *Palaemonetes vulgaris* bestätigt worden (1923). So glaube ich, daß auch *Eupagurus prideauxii* neben der visuellen Wahrnehmung seine *Adamsia* mittels des an den Beinen gelegenen chemoreceptorischen Sinnes erkennt, daß es also nicht rein tactile, sondern chemische Reize sind, die auf ihn einwirken und ihn die Actinie erkennen lassen.

An anderen Arten sind derartige Versuche noch nicht gemacht.

Besonderes Interesse bietet die Symbiose des *Eupagurus prideauxii* mit der *Adamsia palliata* auch vom tierpsychologischen Standpunkte aus. Es wurde eben schon erwähnt, daß das „Erkennen“ von seiten des Paguriden sowohl durch optische Reize, wie auch durch tactile und möglicherweise chemische Reize geleitet wird. Es hat sich bei diesen Experimenten aber immer um Paguriden gehandelt, die schon früher Actinien getragen hatten, bei denen sich also vielleicht Assoziationen hatten bilden können. Das eigentliche Problem ist aber, welche Reize den jungen, noch nicht vergesellschafteten Krebs bewegen, die

Actinie zu nehmen. Wird er allein schon durch ihren Anblick bewogen, sich ihrer zu bemächtigen? Wir hätten dann einen Fall von den von DRIESCH (Philosophie des Organischen 2, 40, 1. Aufl. 1909) erwähnten „individualisierten Instinktreizen“ vor uns. Das Problem wäre von einem am Meere arbeitenden Zoologen, der junge Paguriden aus der Larve aufziehen kann, leicht zu lösen, wenn er dem Paguriden die *Adamsia* nebst anderen Actinien zusammen hinter Glas, so daß chemische Reize ausgeschaltet sind, zeigte und das Verhalten beobachtete.

Die erste Besiedlung der Schneckenschale durch die Actinie ist im Freien naturgemäß kaum zu beobachten; in Analogie zu den erwähnten Laboratoriumsexperimenten beim Umzuge wird allgemein angenommen, daß der Paguride selbst der aktive Teil ist, der die Actinie sucht und sich anheftet. Das scheint mir auch bei *Eupagurus prideauxii* sehr wahrscheinlich zu sein. Es wäre aber auch der andere Fall möglich, daß bei anderen Arten umgekehrt die Actinie selbst auf das Schneckenhaus aufkriecht. Daß *Sagartia parasitica* freiwillig im Aquarium von einer



Abb. 29. *Diogenes edwardsii* d. H. Linke Schere, mit *Sagartia paguri*. (Nach STIMPSON.)

Schale zur anderen wandert, ist von FAUROT (1910, S. 462) beobachtet; daß andere Actinien, nämlich *Antholoba reticulata* auf die Krabbe *Hepatus chilensis* aufkriechen, hat BÜRGER 1903 fesselnd geschildert. So scheint es mir auch wahrscheinlich zu sein, daß die *Epi-zoanthus*-Arten selbständig die Schneckenhäuser besiedeln; möglich ist es sogar, daß sie dies schon tun, ehe der Paguride sich einlogiert hat.

Während die bisher beschriebenen Fälle das Gemeinsame haben, daß zur ersten Grundlage der Besiedlung ein Schneckenhaus dient, haben wir nun noch drei aberrante Vorkommnisse zu besprechen, bei denen dies nicht der Fall ist, bei denen vielmehr die Actinie direkt dem Krebse aufsitzt.

1. Der japanische *Diogenes edwardsii* de Haan ist immer mit einer Actinie, der *Sagartia paguri* Verrill, vergesellschaftet, und zwar trägt er dieselbe auf der Fläche seiner linken Schere. Diese Stelle ist zum Unterschied von den anderen Angehörigen der Gattung bei dieser Art nicht granuliert, sondern glatt und glänzend, so daß der Actinie eine feste Haftung ermöglicht ist. Wenn der Krebs sich in sein Schneckenhaus zurückgezogen hat, so ist die Mündung desselben durch den Scherenfuß und die auf demselben sitzende Actinie verschlossen. Mutmaßlich benutzt hier der Krebs die Actinie als Waffe gegen seine Feinde, so wie es die Krabbe *Melia* tut, welche besonders angepaßte Scheren hat, in denen sie kleine Actinien festhält (vgl. PAX, Die Actinien 1914, S. 529). Übrigens soll bei *Diogenes edwardsii* dieselbe Actinie auch auf

dem Schneckenhause in der normalen Stellung vorkommen (MAC MURRICH 1903).

2. *Paguwopsis typica* Henderson, ein Paguride aus dem tiefen Litoral und der oberen Tiefsee des Indik, bezieht überhaupt kein Schneckenhaus, sondern benutzt eine Actinie der Gattung *Mammillifera* an Stelle

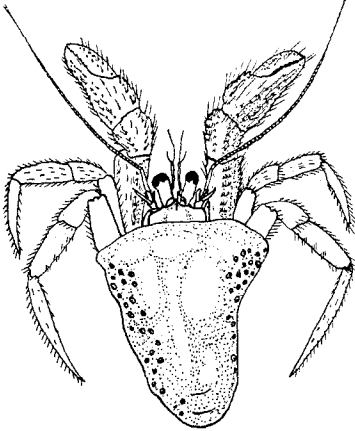


Abb. 30. *Paguwopsis typica* Henderson, von *Mammillifera* überdeckt. (Nach ALCOCK.)

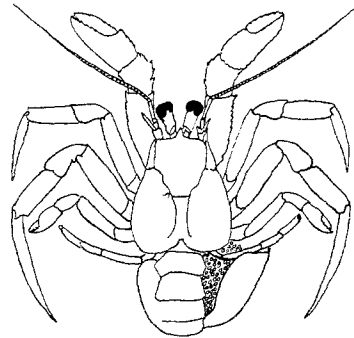


Abb. 31. *Paguwopsis typica* Hend., frei. Vierte Pereiopoden mit Schere. (Nach ALCOCK.)

desselben als Schutz für seinen Hinterleib. Dazu hat er besondere körperliche Anpassungen: die Uropoden am Telson sind nicht mit einer Raspel versehen, sondern stilettförmig, so daß sie in die umgekrepelte Fußscheibe der Actinie eingelegt werden können; die vierten Pereiopoden tragen keine Raspel, sondern eine Schere, mit



Abb. 32. *Paguwopsis typica* Hend. Telson. (Nach ALCOCK.)

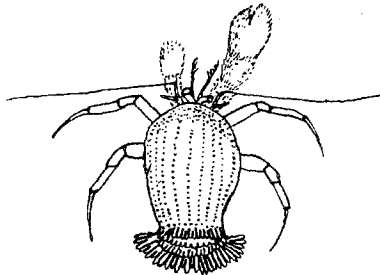


Abb. 33. *Urticina consors* Verrill, auf *Parapagurus pictus* (Smith). (Nach SMITH.)

welcher der Vorderrand der Actinie gefaßt wird, so daß das Gebilde den Hinterleib von oben überdeckt.

3. *Urticina consors* Verrill besiedelt direkt den Rücken von *Parapagurus pictus* (Smith), welcher Einsiedler ebenfalls kein Schneckenhaus bezieht; doch sind hier keine besonderen Anpassungen vorhanden.

Nutzen.

Wir kommen nun zur Besprechung des Nutzens, den die Symbiose für beide Partner bietet.

1. Der Vorteil für die Paguriden.

1. Klar ist der Schutz, den die Acontien der Actinien den Paguriden gewähren. Beide *Adamsia*-Arten, wie auch *Sagartia parasitica*, haben besonders stark entwickelte Acontien, also fadenförmige Nesselorgane, welche die Actinie bei äußeren Beunruhigungen durch Poren ihres Mauerblattes ausstößt. Schon EISIG hat folgendes Experiment gemacht (1882). Einem hungrigen *Octopus* wurde ein *Eupagurus* in Gehäuse mit Actinien vorgeworfen. Sofort fuhr er zum Angriff los, um gleich darauf jedoch erschreckt zurückzufahren, als die Actinie ihre Acontien ausstieß, welche in der weichen Haut des Tintenfisches jedenfalls ein heftiges Brennen verursachten. Ferner fraßen *Scorpaena* und *Octopus* keine der Schalen beraubte Paguriden, wenn an ihnen Acontien hafteten. Ebenso wurden nach POULTON (1922) Stücke von *Sagartia* von den Fischen, welche sie gefressen hatten, sofort wieder ausgespien. Ein indirekter Beweis für diesen Schutz liegt auch in der Tatsache (POULTON 1922, S. 897), daß die *Eupagurus bernhardus*, die GARSTANG im Magen von Knurrhähnen und anderen Fischen fand, immer nur junge Tiere waren, welche zwar schon Schneckenschalen trugen, aber noch nicht mit Actinien behaftet waren. Ein Vorteil für die Krebse liegt also sicher darin, daß sie durch ihre Actinien vor äußeren Feinden geschützt sind.

2. Bei den beiden *Adamsia*-Arten (*Adamsia palliata* und *sociabilis*) liegt der Vorteil für den Paguriden darin, daß seine Kraft durch das Tragen eines schweren Schneckenhauses nicht übermäßig in Anspruch genommen wird. Sowohl *Catapagurus sharreri* wie *Eupagurus prideauxii* sind äußerst lebhaft, schnell bewegliche Formen, wie SMITH (1882, S. 17) für erstere Form, FAUROT (1910, S. 432) für letztere hervorheben. Da nun die Actinie durch ihr Überwachsen das Heim des Krebses vergrößert, können sich beide Arten mit kleinen Schneckenschalen begnügen, die sozusagen nur noch eine Anheftungsstelle für das Telson darbieten und die Krebse bei der raschen Fortbewegung nicht hindern.

3. Für die in *Epizoanthus*-Gehäusen wohnenden Tiere liegt der Vorteil darin, daß in der Tiefsee die Schneckenschalen überhaupt fehlen oder wenigstens in geringer Menge vorhanden sind, so daß die Paguriden nur durch diese Actiniengehäuse eine Heimstätte in der Tiefsee erhalten. Besonders deutlich ist dieser Schutz bei *Paguroopsis typica* und *Parapagurus pictus*, welche überhaupt keine Schneckenschale mehr ergreifen, sondern sich nur mit der Actinie überdecken.

4. Durch die Vergrößerung des Schneckenhauses, die die Actinie durch den Ausbau desselben bewerkstelligt, braucht der Einsiedler seine Be-

hausung nicht mehr so oft zu wechseln, wenn er wächst. Tatsächlich soll *Eupagurus prideauxii* Leach seine Behausung nur noch selten ändern, wenn es auch nicht richtig ist, wie früher behauptet wurde, daß er überhaupt immer in seiner ursprünglichen Schnecke bleibe (FAUROT 1910, S. 443).

5. Von KELLER (1895, S. 72), dem hierin DEGENER (1918, S. 354) gefolgt ist, ist behauptet worden, der Einsiedler sei durch sein schweres Schneckenhaus gehindert, sich Nahrung zu fangen, und das besorge nun die Actinie für ihn, indem er von ihren Abfällen lebe. Auch STEBBING (1893, S. 167) meinte, daß die Actinie mit ihren Nesselkapseln schnell vorüberschwimmende Garnelen fangen könne, die dem Paguriden entweichen würden, und daß diese gefangenen Garnelen dann von dem Einsiedler genommen würden. Allein sichere Beobachtungen über diese Annahmen sind noch nicht angestellt; sie sind auch von vornherein sehr unwahrscheinlich. Gerade die Einsiedler, bei denen die Gemeinschaft mit der Actinie am engsten ist (*Eupagurus prideauxii*, *Catapagurus sharreri*) sind besonders lebhaft bewegliche Gesellen, die sich sicher ihre Nahrung leicht selbst fangen können. Wir müssen daher vorerst diese, durch keinerlei Beobachtungen gestützte Mutmaßungen zurückweisen.

6. *Diogenes edwardsii* de Haan wird wohl seine Actinie als Waffe benutzen, ähnlich wie es die kleine Krabbe *Melia* tut, welche bekanntlich ebenfalls kleine Actinien in ihren Scheren dauernd hält und sie als Schreckmittel gegen ihre Feinde benutzt; allerdings soll *Melia* ihrer Actinie auch Nahrungspartikel entziehen (vgl. PAX 1914, S. 528).

2. Der Vorteil für die Actinien.

Der Vorteil, den die Actinien von ihrer Symbiose ziehen, wird in zwei verschiedenen Richtungen zu suchen sein.

1. Einmal wird die Actinie unfreiwillig von dem Krebse mitgefüttert werden, indem von seinen Mahlzeiten Überreste im Wasser flottieren, die auf die Tentakel der Actinie geraten. Daher ist der Sitz von *Adamsia* sowie des Bauchpolyps der *Epizoanthus*-Arten, welche beide Formen in der Nähe der Mundgliedmaßen der Paguriden sich befinden, äußerst zweckmäßig. Daß der Paguride allerdings aktiv „seine Actinie füttere“, wie es WORTLEY (1863) angenommen hatte, hat sich nicht bestätigen lassen (SCHÄFFER 1907, S. 142).

2. Sodann wird durch den Umhertransport die Actinie öfters in frisches, neues Wasser kommen, was für ihre Atmung von Vorteil ist.

Es fragt sich nun, wie man sich die *phylogenetische Entstehung* der Symbiose vorstellen soll. Fast alle Autoren, die bisher ihre Ansichten geäußert haben (EISIG 1882, S. 685, REICHENSPERGER 1913, S. 925,

PAX 1914, S. 520, NICK 1918, S. 148), denken an den Instinkt mancher oxyrhynchen Krabben, sich mit Fremdkörpern zu maskieren, und glauben, daß die Paguriden die wichtigste Rolle gespielt hätten, indem sie sich ursprünglich willkürlich mit Actinien überdeckt hätten.

Ich glaube nicht, daß sich diese Theorie halten läßt. Denn dieser Maskierungsinstinkt findet sich nur bei *Dromiiden* und *Oxyrhynchen*, dagegen bei keinem einzigen Anomuren. Zwar läßt sich der Instinkt der Einsiedler, sich zu verbergen, leicht aus den Verbergungsgewohnheiten der *Thalassiniden* ableiten, das Sichbepflanzen mit Actinien dagegen nicht. Vielmehr glaube ich, daß wir die Symbiose aus der Gewohnheit vieler *Actinien* herleiten müssen, sich auf frei beweglichen Tieren anzusiedeln. Gerade *Sagartia parasitica* Gosse lebt nicht nur mit Einsiedlern zusammen, sondern siedelt sich häufig auf Häusern von *Murex* an und läßt sich von dieser Schnecke herumtragen, wie ich in Triest beobachtete. Ebenso gibt es unter den Zoanthiden Formen mit ganz verschiedener Lebensweise: 1. Frei lebende Arten, die auf Felsen,



Abb. 34. *Pleurotoma symbiotes* W. M. u. Alc. mit *Epizoanthus indicus* Lwowsky.
(Nach ALCOCK.)

Schwämmen oder *Balanus*-Kolonien sich niederlassen. 2. Solche, die immer auf Schnecken leben und sich von ihnen herumtragen lassen. So ist z. B. *Epizoanthus indicus* (LWOWSKY) immer nur auf der Tiefseeschnecke *Pleurotoma symbiotes* Wood Mason u. Alcock gefunden worden (LWOWSKY 1913, S. 580, ALCOCK 1902, S. 130). *Sipho togatus* (Mörch) lebt in Spitzbergen (Eisfjord) immer mit Actinien (*Allantactis parasitica*) zusammen (ODHNER 1915, S. 202 und 251). Es sind also das zwei

streng aneinander angepaßte Arten. 3. Solche, die sowohl frei lebend und festgewachsen, wie auf Schneckenhäusern mit Einsiedlern vorkommen. *Epizoanthus incrustatus* z. B. findet sich sowohl frei auf Felsen sitzend, wie auch *Carcinöcia* bildend (HADDON und SHAKLETON 1892, S. 634). *Palythoa arenacea* d. Ch. lebt auf leeren Schneckenhäusern, auf *Murex* mit lebender Schnecke und ebenso auf Schnecken-schalen mit Paguriden (ANDRES 1884, S. 309).

So glaube ich, daß wir uns die Symbiose der Actinien mit den Paguriden folgendermaßen ableiten müssen: Zuerst gewöhnten sich die Actinien daran, Schalen lebender Schnecken zu besiedeln. Dadurch hatten sie denjenigen Vorteil, den wir schon oben erwähnten, daß sie durch die Bewegung der Schnecken dauernd in frisches Wasser gelangten. Schon dadurch konnte ein dauerndes Zusammenleben zweier Arten erreicht werden (*Epizoanthus indicus*: *Pleurotoma symbiotes*). Als dann die Einsiedler schon mit Actinien behaftete Schnecken-schalen bezogen, konnten sie aus dem ihnen dadurch gebotenen Vorteil Nutzen ziehen. Ob dann die engere Fixierung durch aktives Lernen von seiten des Ein-

siedlerkrebses und vererbte Gewohnheiten oder durch Selection (WEIS-MANN 1913, S. 138) sich entwickelte, wäre eine Frage für sich.

Eine ähnliche Herleitung wie ich nimmt auch BRUNELLI (1914) an. Er beobachtete, daß in einem Aquarium *Actinia equina*, die sonst nicht symbiotisch lebt, auf Schalen kroch, die von Paguriden bewohnt waren, und daß diese den ihnen fremden Commensalen ruhig duldeten.

B. Die Symbiose mit Hydroiden.

Auch die Symbiose der Paguriden mit *Hydroiden* ist schon lange bekannt; da sie in vielen Beziehungen derjenigen mit Actinien ähnelt, können wir uns hier kürzer fassen.

Natürlich sind oft die Schneckenhäuser, die von Paguriden bewohnt werden, akzidentell von Hydroiden besetzt; andere Arten dagegen zeigen so viele für den Paguriden zweckmäßige Einrichtungen und ein solch regelmäßiges Vorkommen, daß an einer echten Symbiose nicht zu zweifeln ist. Ich meine folgende Arten: (s. Tabelle a. f. S.)

Aus der so außerordentlich formenreichen Gruppe der Hydroiden sind es hauptsächlich Angehörige der Gruppe der Bougainvillidae, der Gattung *Hydractinia* nächstverwandte Formen, die mit den Einsiedlern in Symbiose leben.

Am besten untersucht sind naturgemäß die Formen des Mittelmeeres und der Nordsee; dabei fällt auf, daß die von dem Hydroid besiedelten Gehäuse von den verschiedensten Paguriden bewohnt sein können, soweit sie in der Region vorkommen. *Eupagurus bernhardus* L., *pubescens* und *excavatus* bewohnen dasselbe Hydroidencarcinöcium. Eine so enge Verbindung, wie sie zwischen einzelnen Arten von Actinien zu speziellen Paguriden besteht, ist hier also nicht vorhanden.

Auch hier finden sich nun spezielle Anpassungen des Hydroiden, die für den Paguriden von Vorteil sind; und zwar lassen sich verschiedene Entwicklungsstadien unterscheiden:

I. Die primitiven Formen (*Dicoryne*) zeigen die gewöhnliche Scheidung der Hydranten in Ernährungs- und Fortpflanzungspolypen. Die Hydrorhiza bildet ein unregelmäßiges Geflecht auf der Bambusröhre und dem Paguriden.

II. Bei den höheren Gattungen (*Hydractinia*, *Podocoryne* und *Hydrissia*) zeigen sich spezielle Anpassungen an das Schneckenhaus und den Paguriden.

1. Die Hydrorhiza wuchert in ähnlicher Weise, wie wir das bei *Adamsia* gesehen haben, über den freien Rand des Schneckenhauses hinaus und vergrößert so das Wohngehäuse. Der Vorgang findet dabei in der Weise statt, daß zuerst die Hydrorhiza nicht nur außerhalb auf der Oberfläche des Schneckenhauses, sondern auch auf der Innenseite desselben ihr Geflecht bildet (AURIVILLIUS). Bei dem Weiterwachsen

Tabelle III.

Familie	Gattung	Art	Pagurid	Autor	Schnecke	Ort
Bougainvillidae	<i>Hydractinia</i>	<i>epiconcha</i> Stechow	<i>Eupagurus gracilipes</i> (Stimpson)	STECHOW 1913/58	<i>Pleurotoma</i> sp.	Japan
Hydractiniinae	"	"	<i>Pagurus arrosor</i> u. ohne Pagurid	STECHOW 1909/18	"	"
"	<i>Hydractinia</i>	<i>echinata</i> (Flemming)	<i>Eupagurus bernhardus</i> L.	STECHOW 1912/352	<i>Litorina littorea</i> L.	Schweden Nordsee
"	"	"	<i>Eupagurus ecaudatus</i> (Herbst)	STECHOW 1912/352	"	"
"	"	"	<i>Eupagurus pubescens</i> Kr.	AURIVILLIUS 1891/13	<i>Fusus formicatus</i> Ruv.	Sibirien
"	(<i>Hydractinia</i>) <i>Hydrissa</i>	<i>sodalis</i> Stimps.	<i>Eupagurus constans</i> Stimps.	STECHOW 1909/21	"	Japan
"	<i>Podocoryne</i>	<i>carnea</i> M. Sars	(<i>Pagurus</i> sp.) { <i>Eupagurus pubescens</i> [Kroy	MAYER 1910/138 AURIVILLIUS 1891	"	Neu-England Norwegen
"	"	"	"	"	<i>Natica helicooides</i> Johnst.	"
"	"	"	"	"	<i>Natica damsa</i> Brod. u. Sow.	"
"	"	"	"	"	<i>Natica pallida</i> Brod. u. Sow.	Spitzbergen
"	"	"	"	"	<i>Margarita undulata</i> Sow.	Norwegen
"	"	"	"	"	<i>Trochus tumidus</i> Mart.	"
"	"	"	<i>Eupag. bernhardus</i> L.	"	<i>Lacuna divaricata</i> Fabr.	Spitzbergen
"	<i>Hydrocorella</i>	<i>aficana</i> Stechow	<i>Diogenes brevistrostris</i>	STECHOW 1921/30 1923/98	"	Südafrika
"	<i>Clavactinia</i>	<i>gallensis</i> Thornely	<i>Diogenes avarus</i> Heller	KEMP 1915/251	<i>Potamides, Nassa</i>	Chilka-See
Bougainvillidae	<i>Dicoryne</i>	<i>valdiviae</i> Stechow	<i>Parapyllocheles scorpion</i> Alcock	STECHOW 1923/2	Bambusrohr	Sumatra
Janariidae	<i>Janaria</i>	<i>mirabilis</i> Stechow	<i>Eupagurus varians</i> Ben.	STECHOW 1921/30	<i>Buccinum undatum</i> L. <i>glaciale</i> E.	Californien

entstehen so zwei Lagen, welche zwischen sich zuerst eine hornige Membran abscheiden (*Podocoryne*, *Hydrissa*). Bei *Hydractinia echinata* verkalkt diese Membran und liefert somit ein festes Gehäuse. Dasselbe findet bei *Hydrocorella* und *Janaria* statt, bei welchen beiden Gattungen auch die von der Hydorrhiza gebildeten Stacheln verkalken. [Beide Gattungen bilden so den Übergang zu den *Stylasteriden*, welche Gruppe bekanntlich früher wegen ihres Kalkskelettes zu den Korallen gerechnet wurde (STECHOW).]

2. Außer den der Ernährung bzw. der Fortpflanzung dienenden Polypen finden sich besondere Verteidigungspolypen (Spiral- oder Dactylozooiden, PENNANT). Es sind dies Polypen mit besonders stark entwickelten Nesselbatterien, welche keinen Mund, manchmal auch keine Tentakel besitzen. Diese Wehrpolypen sitzen charakteristischerweise meist nur an dem freien Rande der Schneckenschale bzw. des von der Hydorrhiza gebildeten Mundsaumes. Wenn die Kolonie in irgendeiner Weise beunruhigt oder verletzt wird, so dehnen sich diese Wehrpolypen der Länge nach aus, setzen sich in hin und her schlagende Bewegung, so daß sie die Öffnung zwischen dem Körper des Paguriden und dem Rande der Schneckenschale wie ein bewegliches Gitter versperren und kleinen Feinden den Eintritt verwehren. Diese Wehrpolypen finden sich in typischer Ausbildung bei *Hydractinia* und *Hydrissa*, weniger stark bei *Podocoryne*. Bei *Janaria* sitzen sie auf der Oberfläche der ganzen Kolonie, nicht aber am Mündungsrande, ebenso wie sie auch bei *Stylaster* oberflächlich verteilt sind.

3. Wie von den Actinien, so wird auch von den Hydroiden angegeben, daß sie das Schneckenhaus, das ihnen ursprünglich als Unterlage diente, auflösen (AURIVILLIUS 1891, S. 17, CARTER 1873), und zwar bleibt nur die Columella erhalten. Der Paguride wohnt also schließlich nur noch in einem Hydroidencarcinöcium.

Die näheren physiologischen Vorgänge bei dieser Auflösung sind aber noch nicht näher untersucht.

Anmerkung: Das Innere des Schneckengehäuses ist von einer glatten, nicht chitinenen, körnigen Schicht ausgekleidet, welche den Bewegungen des Paguriden kein Hindernis in den Weg legt. AURIVILLIUS (1891, S. 25) hat die Ansicht ausgesprochen, daß diese Membran von den Paguriden selbst ausgeschieden werde, und zwar von besonderen Drüsen in der Oberfläche des Cephalothorax, deren Secret bald durch die Haare, bald durch den vierten und fünften Pereiopoden an der Schneckenschale verteilt werde. Eine Bestätigung dieser unwahrscheinlichen Hypothese bleibt jedoch noch abzuwarten.

Ferner hat AURIVILLIUS (l. c. S. 30) die Ansicht vertreten, daß die Verkalkung der *Hydractinia* ebenfalls durch den Paguriden vor sich gehe, der nach seiner Häutung, wenn er zur Verhärtung seines eigenen Panzers Kalk abscheide, auch den Hydroiden davon sozusagen abgebe, d. h. also dessen Verkalkung bewirke. Nach dem, was wir aber oben von kalkabscheidenden Hydroiden bemerkten, erscheint diese Hypothese vollkommen hinfällig; zudem würde sie

auch nicht erklären, warum der Pagurid nur *Hydractinia*-Gehäuse verhärtet, solche von *Podocoryne* dagegen nicht.

Spezielle äußere, morphologische Anpassungen an den Paguriden finden sich nicht; dagegen muß der Instinkt, der ihn veranlaßt, die Hydroiden auf seiner Schale zu dulden, wie WEISMANN richtig bemerkt hat, als eine solche Anpassung angesehen werden.

Die erste Besiedlung des Schneckenhauses findet natürlich von der Hydroidenlarve aus aktiv statt; der Pagurid ist hier zweifellos unbeteiligt; er pflückt sich nicht, wie es die Oxyrhynchen tun, Stückchen von etwaigen Hydroidenrasen ab, um sie auf die Schale zu verpflanzen, vielmehr setzt sich die Hydroidenlarve aktiv selbst auf der Schnecken- schale fest; und zwar ist es die Mündungsseite der letzten Windung, die sie zuerst befällt (AURIVILLIUS 1891, S. 15).

Der gegenseitige Nutzen der Symbiose ist ein ähnlicher, wie wir ihn bei der Partnerschaft Actinie : Pagurid gefunden hatten.

1. Der Pagurid bekommt durch den Hydroid sein Haus ausgebaut, so daß er es nicht mehr so oft zu wechseln braucht. Durch die Verkalkung der Hydroidenkolonie und die Auflösung der Schnecken- schale wird er sozusagen zum „Dauermieter“.

2. Die Spiralpolypen hindern kleine Tiere, in das Schneckenhaus einzudringen und halten so das Abdomen des Krebses vor Eindringlingen frei.

3. Der Hydroid wird durch die Bewegungen des Krebses in immer neue Wasserschichten mit frischem Sauerstoff geführt, die ihm ein Gedeihen erst ermöglichen. AURIVILLIUS hat das Experiment gemacht, daß er Hydroidenkolonien ohne oder mit Pagurid in ein Aquarium setzte, dessen Wasser selten gewechselt wurde. Der Hydroid ging immer früher als der Krebs zugrunde, was also auf ein starkes Sauerstoffbedürfnis von seiten des Hydroiden schließen läßt.

Die mutmaßliche phylogenetische Entstehung der Hydroidsymbiose dürfte eine ähnliche wie die der Actiniensymbiose gewesen sein. Zuerst gewöhnten sich einzelne Hydroiden daran, von lebenden Schnecken bewohnte Schalen zu besiedeln. Ein solches Stadium treffen wir bei *Hydractinia epiconcha* Stechow an, die in der Sagamibai gefunden wurde; ebenso bei *Clavopsis (Stylactis) hooperi* Sigerfoos, welche auf Schalen lebender Schnecken von *Ilyanassa* vorkommt; *Stylactis* hat noch keine Wehrpolypen, stellt also ein primitiveres Stadium als *Hydractinia* dar (MAYER 1910, S. 150). Weitere Beispiele bei BROCH, in Kükenthals Handbuch I, S. 445, 1924. Schon hierdurch erhielten die Hydroiden den Vorteil des Wasserwechsels. Als dann die Schnecken- schalen von Paguriden besiedelt wurden, konnte der beiderseitige Vorteil zu einer dauernden Symbiose führen.

Jedenfalls ist auch hier das primäre Stadium das der freiwilligen Besiedlung von seiten des Hydroiden, nicht aber ein aktives Sich-maskieren von seiten des Krebses.

C. Die Symbiose mit Schwämmen.

Auch bei dieser Form der Symbiose sind naturgemäß die Verhältnisse der Mittelmeerarten am besten untersucht. Es finden sich folgende Formen vereinigt:

	Autor	Vorkommen
1. <i>Suberites domuncula</i> Nardo mit:		
<i>Paguristes oculatus</i> Herbst	ISSEL 1910	Mittelmeer
<i>Pagurus arrosor</i> Herbst	CELESIA 1893, S. 15	„
<i>Eupagurus lucasi</i> Heller	CELESIA 1893, S. 17	„
<i>Eupagurus cuanensis</i> Thompson	POULTON 1922, S. 897	Plymouth
2. <i>Ficulina ficus</i> Esper mit:		
<i>Eupagurus pubescens</i> Kr.	KIRKPATRICK 1922	Nordsee
<i>Eupagurus cuanensis</i> Thps.	MURRAY u. HJORT 1912, S. 500	„
<i>Anapagurus chiracanthus</i> Thps.	AURIVILLIUS 1891, S. 33	„
	AURIVILLIUS 1891, S. 33	„

Beide Schwammformen gehören zu den Tetraxoniden. Hier besiedelt der Schwamm zuerst ein leeres Schneckenhaus (*Cerithium*, *Murex*, *Trochus* usw.), in dem sich dann der Paguride ansiedelt. Der Schwamm bildet beim Weiterwachsen eine Kugel, die das Schneckenhaus vollständig umhüllt, es aber *nicht*, wie man früher angenommen hatte (z. B. O. SCHMIDT 1887, S. 67), absorbiert (KRUKENBERG 1880, S. 71, CELESIA 1893, S. 32); durch die spiraligen Bewegungen des Krebses hält sich dieser einen Gang offen, der nicht gerade ist, sondern in einer Spirale die Windung des Schneckenhauses fortsetzt. „Dabei verfestigen sich die ihm anliegenden Schwammteile zu einer etwa 1—1,5 mm dicken, rindenartigen Schicht, die fest und selbständig genug ist, um herauspräpariert werden zu können“ (HENTSCHEL).

Wenn der Krebs nun wächst, wächst seine Behausung mit ihm mit, so daß er das gefährliche Wechseln seiner Wohnung unterlassen kann. Bei *Paguristes oculatus* findet sich die Eigentümlichkeit, daß für das erwachsene ♂, das größer ist als das ♀, das Schwammgehäuse zu klein wird, so daß es in größeren freien Schneckenschalen Schutz suchen muß. Daher finden sich statistisch mehr ♀ in *Suberites*, als ♂ (ISSEL 1910, S. 340).

Der Vorteil liegt in dem Falle der Schwammsymbiose wieder auf beiden Seiten:

1. Der Schwamm vergrößert das Haus des Krebses.

2. Vielleicht ist der Schwamm und damit auch der Krebs durch den phosphorartigen Geruch, den *Suberites* ausströmt, vor Feinden geschützt.

3. Der Schwamm wird durch den Krebs in immer frisches Wasser getragen, so daß er üppiger gedeiht.

Die Phylogenie ist in diesem Falle wahrscheinlich ebenso die, daß der Schwamm zuerst die Schneckenschalen besiedelt hat und daß dann später das Zusammenleben mit dem Krebs hinzukam.

Suberites domuncula kommt jetzt nur selten frei auf Felsen angesiedelt vor (CELESIA 1893, S. 59, Taf. V, Abb. 4); außer mit Paguriden vergesellschaftet er sich noch mit der Wollkrabbe *Dromia*, bei der er einen dem Rücken des Tieres sich anschmiegenden Panzer bildet; ferner auch mit der Gephyree *Phascolosoma strombi*, welche Schalen von *Antalis entalis*, einem Scaphopoden, bewohnt (MURRAY und HJORT 1912, S. 500).

D. Die Symbiose mit Bryozoen.

Über *regelmäßiges* Zusammenvorkommen von Paguriden mit Bryozoen sind wir erst in der allerletzten Zeit näher unterrichtet worden. Daß sich allerdings Bryozoen *gelegentlich* auf von Einsiedlern bewohnten Schneckenschalen ansiedeln können, ist natürlich schon lange bekannt, und A. MILNE EDWARDS und BOUVIER haben in ihrem Talismanbericht eine ganze Reihe solcher Fälle erwähnt. Aber erst in den letzten Jahren haben STECHOW (1921 und 1922) und KIRKPATRICK (1922) auf einige westafrikanische Formen hingewiesen, die eine Reihe von morphologischen Abänderungen zeigen, welche im Dienste des Paguriden zu stehen scheinen, und die daher unter den Begriff der *Symbiose* fallen.

Es handelt sich um folgende Arten:

Celloma keruniforme Stechow (1921, S. 31)

mit *Eupagurus alcocki* Balss, Kongomündung.

Conopeum commensale Kirkpatrick (1922, S. 983)

mit *Pagurus granulimanus* Miers.

Keruniella valdiviae Stechow (1921, S. 31)

mit *Diogenes pugilator* Roux.

Es sind nun zwei interessante Wachstumsformen der Bryozoen zu unterscheiden:

1. *Conopeum commensale* besiedelt das Schneckenhaus oberhalb von dessen Mündung und bildet durch sich aufeinander aufschichtende Lagen ein *kugeliges* Skelett, das so dicht wird, daß es das Schneckenhaus vollkommen überwächst. Die Kolonie erhält dadurch ein ebenso kugeliges Aussehen wie der *Suberites*-Schwamm; auch die Öffnung des Gehäuses wird nicht mehr von dem ursprünglichen Schneckenhause gebildet, son-

dern von der Bryozoe, die also ebenso wie der Schwamm das Haus vergrößert hat.

2. Ganz anders ist das Gehäuse, welches die beiden anderen Bryozoen, *Celloma keruniiforme* und *Keruniella valdiviae* bilden. Hier überwächst die Bryozoe zwar ebenfalls das Schneckenhaus, bildet aber mehrere *lange Hörner* aus, welche zum Teil auf dem Boden schleifen und dem ganzen Gebilde eine konstante Stellung bei der Fortbewegung erteilen.

Interessant ist es, daß eine fossile *Hydractinie*, *Kerunia*, dieselbe Wachstumsform zeigt; STRECHOW hat daher die beiden Bryozoen mit dem ähnlichen Namen belegt und mit Recht betont, daß wir es hier mit Konvergenzen zu tun haben, die durch Gleichgewichtsgründe hervorgerufen sind.

Es fragt sich nun, aus welchen Gründen diese Fälle unter den Begriff der Symbiose zu rechnen sind; KIRKPATRICK hat dieser Frage seine Aufmerksamkeit zugewandt und kommt zu folgenden Ergebnissen:

1. *Conopeum commensale* ist in Westafrika nur mit dem Paguriden zusammen vorgefunden worden, allein aber niemals.

2. Der kugelige Wuchs, der *nur* bei dieser Art vorkommt, ist durch den Umstand bedingt, daß die Bryozoe durch den Krebs in immer wieder neue „Weidegründe“ geschleppt wird.

3. Der Paguride ist in dem kugeligen Gehäuse vor seinen Feinden gesichert; Beweis dafür ist der Umstand, daß eine *Conopeum*-Kolonie, die den Paguriden noch beherbergte, auf ihrer Oberfläche *Sepia*-Eier trug; der Tintenfisch hatte also seine Eier abgesetzt, ohne den Paguriden zu fressen, obwohl doch Tintenfische sonst nach Krebsnahrung sehr gierig sind. KIRKPATRICK schließt daher, daß dieser Umstand mehr wie alle Aquariumexperimente beweise, daß das Zusammenleben für beide Partner von Nutzen sei und daher den Namen Symbiose verdiene.

Für *Keruniella* und *Celloma* dürften ähnliche Gründe gelten.

E. Die Symbiose mit Anneliden.

Nachdem schon EISIG darauf aufmerksam gemacht hatte, daß in dem Schneckenhaus des *Eupagurus prideauxii* Leach oft ein Annelide angetroffen wird, hat WIREN (1888) den Fall näher untersucht. Es handelt sich um *Nereilepas furcata* var. *inquilina* Wiren, und zwar um Weibchen; die Rasse ist von der Stammform durch schwächere Ausbildung des Hautmuskelschlauches und Unfähigkeit zum Schwimmen unterschieden. Dieser Wurm streckt sich freiwillig nur dann aus dem Gehäuse, wenn der Krebs frißt. Der Paguride „kennt“ den Wurm; denn während er diesen unbelästigt läßt, frißt er andere *Nereis*-Arten, die man ihm darbietet, gemeinsam mit seinem Symbionten auf. Auch begibt sich *Nereis furcata inquilina* nie in das Schneckengehäuse, wenn

es nicht von dem Krebse okkupiert ist; umgekehrt nimmt der Krebs auf den Wurm beim Zurückfahren in das Schneckenhaus Rücksicht, damit er ihn nicht zerdrücke. CHEVREUX (1908, S. 16) beschreibt, wie der Krebs durch kein Klopfen an die Wand des Aquariums veranlaßt werden kann, in sein Gehäuse zurückzufahren, solange der Wurm noch draußen ist. Ein anderer Annelide, *Harmothoe coeliaca*, soll ebenso leben.

CHEVREUX beschreibt auch (1884, S. 17) den Vorgang des Umzugs. Einem *Eupagurus prideauxii*, der in seiner *Natica*-Schale war, reichte CHEVREUX eine *Adamsia palliata*, die auf einer anderen *Natica*-Art saß und auch eine *Nereis* enthielt. Der Krebs suchte erst in der Schale und fand auch den Wurm, welcher sich sofort zu der Schale des Krebses begab. Erst dann ergriff der Krebs die *Adamsia*, um sie zur Fixierung auf seinem Gehäuse zu veranlassen.

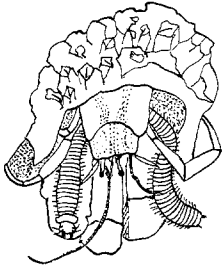


Abb. 35. *Eupagurus armatus* Dana mit *Nereis cyclurus* Harr. in *Lunatia*-Schale, die von *Balanus* überwachsen ist. (Nach HARRINGTON.)

Von Puget Sund (Californien) hat HARRINGTON 1897 einen ähnlichen Fall beschrieben; hier lebt *Nereis cyclurus* Harr. commensal mit *Eupagurus armatus* Dana. Der Wurm zeigt ebenfalls Rückbildung des Hautmuskelschlauches an seinen hinteren Somiten, hat hier aber stark ent-

wickelte Kiemen, welche von den Pleopoden des Krebses mit frischem Atemwasser versorgt werden. In seinem vorderen Teile ist der Wurm an den Krebs mimetisch angepaßt; seine Farbe und seine Bewegungen ähneln vollkommen den Beinen des Paguriden. Es sind, wie bei der europäischen Form, nur Weibchen, die so commensal leben; die männliche Form soll wahrscheinlich frei schwimmend vorkommen.

Der Vorteil der Symbiose für den Wurm ist klar: Er findet in der Schnecken- schale Schutz und Sauerstoff. Der Paguride hat den Vorteil, daß der Wurm fremden Eindringlingen den Eingang verwehrt und Parasiten vom Abdomen fernhält; doch ist dieser Schutz kein absoluter, da HARRINGTON trotzdem eine *Argeia* (Amphipode) am Abdomen fand.

Interessant ist, daß bei *Sipunculiden* ein ähnlicher Fall vorkommt: Die beiden Arten *Aspidosiphon mülleri* Diesing und *Phascalion strombi* Mont., die ebenfalls in Schnecken- schalen und *Dentalium*-Röhren sich verbergen, sind regelmäßig von dem Polychäten *Syllis cornuta* Rathke begleitet, der eine ganz analoge Lebensweise führt (SOUTHERN 1913, S. 31).

III. Die Asymmetrie bei den Paguriden und das Dollosche Gesetz.

Daß die Asymmetrie bei den Paguriden eine Anpassung (statisch und dynamisch im Sinne von DRIESCH) an die Windungen der Schnecken- schale darstellt, wird allgemein angenommen. Für den Hinterleib ist

es auch klar, daß seine spiralgige Einrollung nach der rechten Seite und die Verkümmernng der Pleopoden auf der rechten Seite eine sehr zweckmäßige Einrichtung darstellt, um ihn in seiner Schale beweglich zu machen.

Es gibt nur eine einzige Ausnahme in der ganzen Gruppe, bei der die Pleopoden links vorkommen, rechts fehlen können, also invers angeordnet sind; es ist das der *Paguroopsis typica* Henderson, welche Form, wie oben gezeigt, sich ohne Hilfe von Schneckenschalen nur mit einer Actinie überdeckt. Diese Art hat bei manchen Individuen die Pleopoden links, bei anderen rechts, wie ALCOCK 1905, S. 28 gezeigt hat, doch fehlt eine genauere Statistik über die Häufigkeit der einzelnen Fälle, welche auch bei dieser relativ seltenen Form schwer anzustellen sein wird. Immerhin beweist dieser Fall, daß bei den primitiven Arten zwar nicht die Asymmetrie selbst, wohl aber die Seite derselben noch labil ist.

Weniger klar ist es, warum die beiden großen Gruppen der Pagurini und der Eupagurini sich dadurch unterscheiden, daß bei den einen die große Schere fast immer links, bei den anderen immer rechts liegt. Daß es sich heute nicht um eine Anpassung an rechts- bzw. linksgewundene Schneckenschalen handelt, haben wir schon oben gesehen; daß es auch in der geologischen Vergangenheit nicht der Fall war, ergibt sich daraus, daß schon seit dem Silur nach WALTHER (1922) die rechtsgewundenen Schneckenschalen die weitaus überwiegende Mehrzahl bildeten. Wenn wir also nicht eine innere, immerhin etwas mysteriöse Tendenz zur Ausbildung der größeren Schere bald auf der linken, bald auf der rechten Seite annehmen wollen, so müssen wir gestehen, daß uns die Gründe derselben unbekannt sind.

Bemerkenswert ist es nun, daß die einmal gebildete Asymmetrie sich dauernd erhält und auch bei den frei lebenden Formen nicht verloren geht. Abgesehen von *Tylaspis* und *Ostraconotus*, die ja noch den typischen eupagurinen Habitus besitzen, zeigen auch *Birgus* und die *Lithodiden* die Asymmetrie erhalten, und zwar am Abdomen sowohl, wie auch an den Scheren.

1. Das Abdomen. Die Pleopoden treten nur auf der linken Seite auf, wo sie den Zweck haben — wie immer —, die Eier zu tragen. Zweckmäßiger wäre es nun, wenn, wie bei den echten Krabben, auch die Pleopoden rechts vorhanden wären. Allein nach dem DOLLOSchen Gesetz von der Irreversibilität der Entwicklung kann ein einmal verlorengegangenes Organ nicht wieder von neuem auftreten, und so mußten auch diese Formen sich mit Pleopoden nur auf der einen Seite begnügen, wie es ihre Ahnen hatten. Da diese Erhaltung der Asymmetrie sowohl bei *Birgus* (von den Pagurini abstammend) wie bei den *Lithodiden* (von Eupagurini abstammend) auftritt, so sind beide Fälle umgekehrt wieder ein schöner Beweis für die Richtigkeit des DOLLOSchen Gesetzes. Bei den ♂ dieser Arten ist die äußerliche Asymmetrie des Abdomens

nicht erhalten, dagegen fehlen auch hier die Pleopoden, und zwar diesmal beiderseitig, vollständig.

2. Auch an den Scheren zeigt sich die Erhaltung der Asymmetrie. *Birgus* hat, wie die Pagurini, die linke Schere größer, die *Lithodiden*, wie die Eupagurini, die rechte. Nun haben allerdings viele Krabben asymmetrische Scheren; bekannt ist der Unterschied der Greif- und Knackschere beim Hummer und vielen Krabben. So kann die verschiedene Ausbildung auch bei *Birgus* und den *Lithodiden* eine funktionelle Ursache haben; aber die scharfe Fixierung der größeren Schere je nach den Vorfahren bald auf die linke, bald auf die rechte Seite ist immerhin als nur historisch verständlich von Interesse.

Daß auch ontogenetisch die größere Schere immer auf derselben Seite erhalten bleibt und bei der Regeneration keine Umkehr stattfindet, hat schon PRZIBRAM 1905 gezeigt.

Zur älteren Geschichte unserer Kenntnisse von den Einsiedlerkrebsen.

Die erste Beschreibung von den Einsiedlerkrebsen hat uns ARISTOTELES gegeben; er behandelt sie in seiner Tiergeschichte (S. 529b), und zwar nicht bei den Krebsen, sondern im Anschluß an die Schnecken. Als Probe seiner Darstellungsweise möge hier eine freie Übersetzung stehen: „Der sogenannte Einsiedlerkrebs (*Kαριζιვიον*) gehört gewissermaßen sowohl zu den Malacostraken wie den Mollusken. An sich ist er den Langusten ähnlich, ist aber dadurch, daß er sich in eine Schale begibt und in ihr lebt, den Mollusken ähnlich, so daß er an beiden teilzuhaben scheint. Er hat zwei dünne, bräunliche Fühler und darunter liegen zwei langgestielte Augen, welche weder eingesenkt noch zur Seite geneigt sind wie bei den Krabben, sondern gerade stehen. Unter diesen liegt der Mund und um denselben mehrere, gleichsam mit Haaren besetzte Teile, an welche sich zwei Scheren anschließen, die er nach vorn streckt; darauf zwei Füße auf jeder Seite und ein dritter kleinerer. Der hinter der Brust liegende Teil ist ganz weich und inwendig gelb, wenn er geöffnet wird . . . Er ist nicht, wie die Purpur- und Trompetenschnecke, an die Schale angewachsen, sondern läßt sich leicht von ihr lösen.“ S. 548 heißt es (in einer nach AUBERT und WIMMER vielleicht später eingeschobenen Stelle): „Der Einsiedlerkrebs bildet sich anfänglich aus Erde und Schlamm, begibt sich dann in leere Schalen, und wandert, wenn er größer geworden ist, wieder in eine andere größere Schale.“ Weiter unterscheidet ARISTOTELES auch Krebse mit größerer linker und solche mit größerer rechter Schere.

Abgesehen von der Urzeugung gibt also ARISTOTELES eine im allgemeinen schon richtige und anschauliche Darstellung.

Der Büchergelehrte PLINIUS verwechselt die Einsiedler mit dem *Pinnotheres*, dem Muschelwächter, indem er von diesem berichtet, daß er, wenn er wache, in größere Schalen wandere.

Nur noch bei OPIAN findet sich in seinen griechischen *Halieutica* (um 200 v. Chr.) eine lebendige Schilderung. Er sagt, „sie seien in ihrer Jugend ganz weich und schwach; sie suchen sich also ein leeres Schneckenhaus, am liebsten ein leichtes, richten sich darin bequem ein und tragen es immer mit sich, und suchen sich ein größeres, wenn ihnen das alte zu klein ist. Sie kämpfen auch oft heftig um ein solches Häuschen, der schwächste muß weichen, der stärkste zieht in die neue Wohnung ein“ (zitiert nach LENZ, Zoologie der alten Griechen und Römer).

Der Name *Παγούροι*, *Paguren*, bedeutete im Altertum übrigens die Krabben (daher noch *Cancer pagurus* Linné, der Taschenkrebs).

ALBERTUS MAGNUS (De animalibus, etwa 1260, Ausgabe von STADLER, Münster i. W. 1916) gibt eine lateinische Übersetzung des ARISTOTELES; seine eigenen Anmerkungen, die sich mit der Pilgermuschel (*Pecten*) befassen, zeigen, daß er die Tiere im Leben nicht beobachtet hat.

Bei RONDELETIUS, dem hervorragenden Erforscher der Mittelmeerfauna aus Montpellier, finden wir in seiner Schrift: *De piscibus marinis*, Lyon 1554, auch ein Kapitel über die Einsiedler; er nennt sie *Cancellus* und *Scyllarus* und behandelt sie an richtiger Stelle, d. h. in der Mitte zwischen den Krebsen mit langem Körper und den Krabben. Er sagt da: „Bei uns heißt er Bernhard, der Eremit, weil er, vor anderen fliehend, in Schalen eindringt und in die Einsamkeit geht, Bernhard aber, weil unser Volk mit allgemeinem Sprüchwort die Bernhardiner dumm nennt; dumm sei aber der Einsiedlerkrebs, weil er mit harter Haut bedeckt und im Besitze von Scheren, welche doch zum Schutze des Lebens genügen sollten, noch fremde Häuser suche, in denen verborgen er lebe.“ RONDELET meint: „Wenn man aber auch den Hinterleib betrachtet, so wird man es ganz klug finden, daß er die nackten und Verletzungen leicht ausgesetzten Teile mit harter Schale schützt.“ RONDELETIUS kennt nur *Eupagurus*-Formen mit großer linker Schere und gibt auch eine Erklärung hierfür: „Denn wenn sie in einer Schneckenschale leben, die die Hälfte des Körpers drückt, so geht das, was auf der rechten Seite von Nahrung und Zuwachs abgeht, auf die linke Seite, die freier und schlaffer ist.“ Ferner meldet RONDELETIUS, daß er bei Aigues mortes Einsiedler in Schwämmen gefunden habe, beschreibt deren widrigen Geruch (was sich wohl auf den *Suberites* bezieht), auch kennt er die beiden hinteren Pleopodenpaare (die Uropoden) des Telsons, den After und die Eier und widerlegt damit des ARISTOTELES Ansicht von der Urzeugung.

Auch BELON beschreibt in seinen: *De aquatilibus* (Paris 1553, S. 362) einen Einsiedler unter dem Namen: *Cancellus* und erwähnt das Telson.

C. GESSNER hat in seinem Fischbuch (Zürich: Froschover 1575) S. 123 die Abbildungen RONDELETS übernommen und gibt ohne eigene Beobachtungen eine Zusammenstellung von Angaben des ARISTOTELES und RONDELETS; er nennt die Einsiedler: „Schnäckenkrable“!

UL. ALDROVANDI hat in seinem Werke: De exanguibus (Frankfurt 1618, S. 70) eine Zusammenfassung des bis dahin Bekannten gegeben.

RUMPHIUS beschreibt in seiner „Amboinas Raritätenkammer“ (Leyden 1711) als *Cancer crumenatus* (= Beurskrabbe) den *Birgus latro* zum erstenmal und gibt auch von seinem Landleben Mitteilungen. Eine bessere Abbildung von diesem gab dann SEBA (im Thesaurus 3, Taf. 21, 1768), der ebenda (Taf. 22) auch zum erstenmal einen Lithodiden abbildete und als „Paguri species“ bezeichnete, was aber soviel wie „Krabbe“ heißen soll und nicht etwa eine Einsicht in die nahe Verwandtschaft zu den Einsiedlern beweist.

CATESBY bildet (Natural history of Carolina, Florida, Bahamas 2, 33 London 1743) zum erstenmal eine *Coenobita* ab (als *Cancellus terrestris-bahamensis*) und beschreibt auch ihr Landleben.

Merkwürdigerweise hat J. SWAMMERDAMM in seiner „Bibel der Natur“ (zuerst erschienen Leyden 1737, deutsche Übersetzung Leipzig 1752) einen *Eupagurus*, den er als „Krebsschnecke“ beschreibt und abbildet, für eine echte Schnecke gehalten. Die Schale bildet er als die eigentliche „Haut der Krebsschnecke, die Schelfe“ ab (S. 372), in der das Tier an „der Spitze des Hörngens“ festgewachsen sei. Daher verneint er auch den Wohnungswechsel: „Man kan daher die Nichtigkeit des Mährgens abnehmen, mit dem sich die Liebhaber der Hörngen oder Muscheln tragen, die in ihren Kunstkammern einige Krebsschnecken aufweisen, welche ihrem Vorgeben nach aus einem Horn in das andere lauffen, die Thiergen daraus auffressen und ihre Häusgen selbst in Besitz nehmen sollen. Derohalben belegen sie solche Thiergen auch mit dem artigen Nahmen der Krieger, oder Eremiten. Doch irren sie darinnen gröblich, verraten ihre Unerfahrenheit, und betriegen sich und andere mit lustigen Schwänken und nichtigen Einbildungen“ (S. 64).

Im ganzen also, trotz der hübschen Abbildungen der inneren Anatomie (Nervensystem, Herz, Kiemen), ein großer Rückschritt, der aber glücklicherweise keine Nachfolge fand.

Noch LINNÉ hat in seinem Systema naturae die Paguriden als Parasitica unter dem Namen *Cancer*; erst CHR. FABRICIUS führte in dem Systema entomologiae 1775, S. 410 den Gattungsnamen *Pagurus* ein, der nach den strengen Regeln der Nomenklatur auf die jetzige Gattung *Eupagurus* Brandt anzuwenden wäre, während die jetzige Gattung *Pagurus Dardanus* Paulson zu nennen wäre (nach BENEDICT und RATHBUN); doch haben sich letztere Namen nicht eingebürgert.

Aus der Geschichte der Paguridenforschung im neunzehnten Jahrhundert verdienen folgende Daten Erwähnung: I. V. THOMPSON, der zuerst die *Zoea* als Decapodenlarve erkannte, erwähnte auch 1835 eine *Zoea* eines Paguriden; doch erst RATHKE beschrieb (1840 und 1842) genauer drei *Zoea*-Stadien von *Eupagurus bernhardus*.

Die *Symbiose* der *Adamsia palliata* hat (nach BRUNELLI) schon CONTARINI 1844 in Venedig gesehen, doch erst durch die Arbeiten von GOSSE (1858 und 1860), der auch die Hornausscheidung beschrieb, ist sie bekannter geworden; EISIG hat dann experimentell (1882) die Instinkte der beiden Partner analysiert und den gegenseitigen Nutzen hervorgehoben.

Literaturverzeichnis.

- AGASSIZ, A.: Instinct in hermit crabs. Americ. Journ. of Science Ser. 3, 10, 290. New Haven 1875. — Ders.: Three cruises of the Blake. Bull. of the Mus. of Compar. Zool. at Harvard Coll. 15. Cambridge 1888. — ALCOCK, A.: A Naturalist in Indian Seas. London 1902. — Ders.: Catalogue of the Indian Decapod Crustacea in the Collection of the Indian Museum. Fasc. 1. Pagurides. Calcutta 1905. — ANDRES, ANG.: Le attinie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 9. 1883. — AURIVILLIUS, C. W. S.: Über Symbiose als Grund accessorischer Gebilde bei marinen Gastropodengehäusen. Svenska Akad. Vetensk. Handl. 24. Stockholm 1891. — BALSS, H.: Paguriden. Wiss. Ergebn. d. dtsh. Tiefseeexped., Valdivia 20. Jena 1912. — Ders.: Ostasiatische Decapoden. I. Die Galatheiden und Paguriden. Abh. d. mathem.-physik. Kl. d. k. bayr. Akad. 2. Suppl. 9. Abh. München 1913. — BORRADAILE, L. A.: *Porcellanopagurus*, an instance of carcination. Brit. Antarctic (Terra Nova) Exped., Nat. Hist. Report Zool. 3, Nr. 3. London 1916. — BOUVIER, E. L. et A. MILNE EDWARDS: Sur les modifications, que subissent les Pagures suivant l'enroulement de la coquille, qu'ils habitent. Bull. de la Soc. Philomath. de Paris Sér. 8, 3. 1891. — BOUVIER, E. L.: Observations sur les mœurs des Pagures. Ebenda Sér. 8, 4. 1892. — Ders.: Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Paguridés. Ann. des Sciences Natur. Sér. 7. Zoologie, 18. Paris 1895. — BRUNELLI, G.: Ricerche etnologiche. Zool. Jahrb., Abt. f. Physiol. 34. Jena 1913. — CARLGRÉN, OSC. *Ceriantharia* und *Zoantharia*. Wiss. Ergebn. d. dtsh. Tiefseeexped., Valdivia 19, H. 7. Jena 1923. — CELESIA, P.: Della *Suberites domuncula* e della sua simbiosi coi paguri. Atti Soc. Ligustica Sc. Nat. Genova 4, 217. 1893. — CHEVREUX, ED.: Le *Pagurus prideauxii* et ses commensaux. Assoc. Franç. pour l'avancement des Sciences, 13. Session Blois, 316. Paris 1884. — Ders.: Sur les commensaux du Bernhard l'hermite. Bull. d. Mus. d'Hist. Natur. 14. Paris 1908. — COWLES, R. P.: The transplanting of sea anemones by Hermit crabs. Proc. Acad. of Sciences, Washington 6. 1920. — DOFLEIN, F.: Das Tier als Glied des Naturganzen (HEESE-DOFLEIN, Tierbau und Tierleben 2). Leipzig 1914. — DUERDEN, J. E.: On the habits and reactions of the crabs bearing actinians in their claws. Proc. of the Zool. Soc. of London 1905. 494. — EDWARDS, A. MILNE et BOUVIER, E. L.: Description des Crustacés de la famille des Paguriens recueillis pendant l'expédition du Blake. Mem. of the Mus. of Compar. Zool. at Harvard Coll. 14. Cambridge 1893. — DIES.: Crustacés décapodes I. Résultats Scient. du Travailleur et du Talisman 6. Paris 1900. — EISIG, H.: Studien über tiergeographische und verwandte Erscheinungen. I. Zum Verständnis des Commensalismus der Einsiedlerkrebse (Paguridae) und Seeanemonen (Ac-

tinien). Das Ausland. Stuttgart 1882. — FAUROT, L.: Etude sur les associations entre les Pagures et les Actinies. Arch. de zool. exp. et gén. Sér. 5, 5. Paris 1910. — FRANZ, V.: Krebse. In: Brehms Tierleben. 4. Aufl. 1. Leipzig 1918. — GOSSE, P.: On transfer of *Adamsia palliata* from shell to shell. The zoologist 17, 6580. 1859. — HADDON, A. C. and SHAKLETON, A. M.: Revision of British actiniae. Transact. of the roy. Dublin soc. Ser. 2, 4. 1891. — HARRINGTON, N. R.: On Nereids commensal with hermit crabs. Transact. of the New York acad. of sciences 16, 214. 1897. — HENDERSON, J. R.: Report on the Anomura. Challenger reports 27. 1888. — HENTSCHEL: Porifera. In: KÜKENTHAL-KRUMBACH: Handbuch der Zoologie 1. Berlin 1923. — ISSEL, RAFF.: Ricerche intorno alla biologia ed alla morfologia dei crostacei decapodi. Parte I. Studi sui paguridi. Arch. zool. 4. Napoli 1910. — KELLER, C.: Das Leben des Meeres. Leipzig 1895. — KEMP, ST.: Crustacea decapoda, Fauna of the Chilka lake. Mem. of the indian mus. 5. Calcutta 1915. — KIRKPATRICK, R.: On an Instance of Commensalism between a Hermit crab and a Polyzoon. Proc. of the zool. soc. of London 1922. 983. — KRUKENBERG, F. W.: Vergleichend-physiologische Studien an der Adria 1. Heidelberg 1880. — LWOWSKY, F.: Revision der Gattung *Sidisia* Gray (*Epizoanthus auct.*). Ein Beitrag zur Kenntnis der Zoanthiden. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. 34. Jena 1913. — MAYER, A. G.: The medusae of the world. 1. Washington 1910. — MURRAY, J. and HJORT, J.: The depths of the ocean. London 1912. — NICK, L.: Coelenterata. In: Brehms Tierleben. 4. Aufl. 1. Leipzig 1918. — ODHNER, N. HJ.: Die Molluskenfauna des Eisfjordes. Kongl. svenska vetensk. akad. handl. Ny föld, 54. Stockholm 1915. — PAX, F.: Die Actinien. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. 4. Jena 1914. — PESTA, O.: Die Decapodenfauna der Adria. Leipzig-Wien 1917. — POULTON, EDW.: Experimental evidence, that commensalism may be beneficial to crustacea. Proc. of the zool. soc. of London 1922. 897. — REICHENSFERRER, A.: Symbiose. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften 9. Jena 1913. — SCHÄFFER, C.: Zur Kenntnis der Symbiose von *Eupagurus* mit *Adamsia*. Verhandl. d. naturwiss. Vereins Hamburg (3), 14. 1907. — SLUITER, C. PH.: Die Sipunculiden und Echiuriden der Sibogaexpedition. Ergebn. Siboga Lief. 8 (Monographie 25). Leiden 1902. — SMITH, SIDNEY I.: Report on the crustacea of the Blake. Bull. of the mus. of compar. zool. at Harvard Coll. 10. Cambridge 1882. — Ders.: Preliminary report on the Brachyura and Anomura, dredged in deep water of the south coast of New England. Proc. of the U. S. nat. mus. 7. 1883. — Ders.: Decapod Crustacea of the Albatros. U. S. fisheries report. Washington 1887. — SOUTHERN, R.: Gephyrea of the coasts of Ireland. Fisheries Ireland, scientific investigations 3. 1912 (Dublin 1913). — STEBBING, T. R. R.: A history of crustacea. London 1893. — Ders.: General Catalogue of south african Crustacea. Ann. of the south african mus. 6. London 1910. — STECHOW, EB.: Hydroidpolypen der japanischen Ostküste I. Abh. d. math.-physik. Kl. d. bayr. Akad. d. Wiss. Suppl. I, 7 Abh. München 1909. II. Ebenda 3. Suppl., 2. Abh. München 1913. — Ders.: Neue Gruppen skelettbildender Hydrozoen. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 26. Berlin 1921. — TERAU, F. A.: Catalogue of the Hermit crabs of Japan. Annotationes zool. japon. 9. Tokio 1913. — WALTHER, J.: Verhandl. d. dtsh. Ges. d. Naturforsch. u. Ärzte 1922. — WEISMANN, A.: Vorlesungen über Descendenztheorie. 3. Aufl. Jena 1913. — WIREN A.: Om en hos Eremitkräfter lefv. Annelid Kongl. svensk. vetensk. akad. handl., Bihang 14. Stockholm 1888. — WORTLEY: On the habit of *Pagurus prideauxii* and *Adamsia palliata*. Ann. and magaz. of nat. hist. 12. 1863.