

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 17 · NUMMER 1 · 1985

FILM C 1554

Morphologie und Lebensweise von Onychophoren



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 179 m, 16½ min (24 B/s). Hergestellt 1977-1984, veröffentlicht 1984.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Hamburg, Dr. H. RUHBERG, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. LOTZ; Kamera: R. DRÖSCHER und J. WEISS; Schnitt: R. DRÖSCHER; Zeichentrickherstellung: H.G. GRASKE.

Zitierform:

RUHBERG, H., und INST. WISS. FILM: Morphologie und Lebensweise von Onychophoren. Film C 1554 des IWF, Göttingen 1984. Publikation von H. RUHBERG, Publ. Wiss. Ffilm., Sekt. Biol., Ser. 17, Nr. 1/C 1554 (1985) 19 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. H. RUHBERG, Zool. Inst. u. Zool. Museum, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film

Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen

Tel. (05 51) 20 22 02

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

HILKE RUHBERG, Hamburg, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,
Göttingen:

Film C 1554

Morphologie und Lebensweise von Onychophoren

Verfasser der Publikation: HILKE RUHBERG

Mit 4 Abbildungen

Inhalt des Films:

Morphologie und Lebensweise von Onychophoren. Der Film behandelt die Biologie der Peripatopsidae (Onychophora). Bewegung, Beutefang, Nahrungsaufnahme, Häutung und Geburt werden bei *Peripatopsis moseleyi* (Wood-Mason, 1879), einem lebendgebärenden, südafrikanischen Onychophoren, gezeigt. Zum Vergleich werden weitere Vertreter verschiedener Gattungen und Arten der Peripatopsidae vorgeführt.

Summary of the Film:

Morphology and Habits of Onychophorans. The film deals with the principal features of the biology of Peripatopsidae (Onychophora). Locomotion, discharge of glue, ingestion of food, moulting and birth are shown in a viviparous South African Onychophoran *Peripatopsis moseleyi* (Wood-Mason, 1879). For comparison representatives of some other genera and species of the Peripatopsidae are demonstrated.

Résumé du Film:

Morphologie et éthologie d'Onychophores. Le film s'agit de principaux aspects de la biologie de Peripatopsidae (Onychophora). Locomotion, jet de glu, ingestion d'aliment, exuviation et parturition sont montrés en *Peripatopsis moseleyi* (Wood-Mason, 1879), une espèce vivipare de l'Afrique du Sud. Parallèlement on montre aussi des représentantes d'autres genres et espèces des Peripatopsidae.

Allgemeine Vorbemerkungen

Onychophora – auch Krallenträger oder Stummelfüßer genannt – gelten als einer der alttümlichsten, heute noch lebenden Stämme der Articulata (Gliedertiere). Dabei handelt es sich um eine kleine, aber besonders interessante Reliktgruppe landbewohnender Lebewesen, die rezent mit etwa 100 Arten überwiegend in der südlichen Hemisphäre verbreitet ist.

Die Onychophoren nehmen eine phylogenetische Schlüsselstellung ein, da sie in ihrer Organisation ein Modell für das Übergangsfeld von den Annelida zu den Euarthropoda repräsentieren und deshalb oft als „missing link“, d.h. als phylogenetisches Bindeglied gewertet werden. Als Pararthropoda verkörpern sie die erste Etappe der Arthropodisation. Diese wird u.a. gekennzeichnet durch (a) Bildung eines Komplexgehirns, (b) Auflösung des Coeloms bis auf verbleibende Reste in den Nephridien und Gonadenhöhlen, (c) Umbildung des Rückengefäßes zu einem Herz mit Ostien, (d) Ausbildung einer häutungsfähigen α -Chitincuticula.

Heute wird der monophyletische Ursprung als gesichert angesehen, da das Taxon sich durch eine Reihe von Autapomorphien auszeichnet. Der Stamm weist eine hohe Eigendifferenzierung auf und ist von anderen Taxa gut abgegrenzt.

Der Systematiker differenziert innerhalb der Onychophora 2 Familien: die Peripatidae und die Peripatopsidae. Diese unterscheidet er wie folgt:

a) die Vertreter der Peripatidae sind unscheinbar braun gefärbt, besitzen 19 bis 43 Beinpaare, und die Geschlechtsöffnung liegt ventral zwischen dem vorletzten Beinpaar. Sämtliche Weibchen dieser Familie sind lebendgebärend (vivipar), die Embryonen werden durch eine Art Plazenta ernährt. Die Verbreitzungszone der Peripatidae liegt etwa in einem Gürtel rund um den Äquator, – vorwiegend in der Neotropis (Abb. 1).

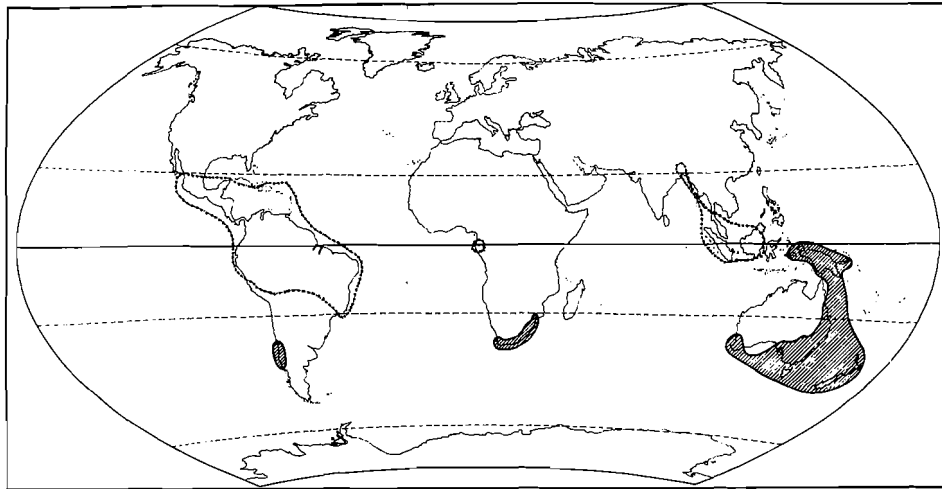


Abb. 1. Welt-Verbreitung der Peripatopsidae (/////). Zusätzlich wird die bis heute bekannte Verbreitung der Peripatidae angegeben (nach Daten aus dem Schrifttum) (.....)

b) Die Arten der Peripatopsidae sind auffällig bunt; sie tragen blaue, grüne, rote, orange-farbene oder weiße Pigmente und weisen darüber hinaus oftmals hübsche Muster auf. Die Anzahl der Beinpaare beträgt 13 bis 29. Bis zu 17 Beinpaaren scheint diese Zahl intraspezifisch konstant zu sein. Die Geschlechtsöffnung liegt ventral zwischen oder hinter dem letzten Beinpaar. Innerhalb dieser Familie kommen eierlegende (ovipare) sowie vivipare, aber auch ovovivipare Arten vor. Die Verbreitzungszone dieser Familie liegt ausschließlich in der Südhemisphäre und dort vorwiegend auf den Südspitzen der Kontinente (Abb. 1); (Südafrika, Chile, Südastralien, Tasmanien, Neuseeland und Neuguinea).

Unser Film zeigt ausschließlich Vertreter der Familie Peripatopsidae¹. 4 Arten aus 3 Gattungen werden vorgeführt: *Peripatopsis moseleyi* (Wood-Mason, 1879) und *Peripatopsis sedgwicki* Purcell, 1899, gehören zu den lebendgebärenden Arten. Sie kommen aus Natal, Südafrika. – *Mantonipatus persiculus* n. gen., n. sp.², eine wohl ovovivipare Art, lebt in Eukalyptuswäldern der Mount Lofty Areas in Südastralien, während der vivipare *Eupe-ripatooides leuckarti* (Saenger, 1869), aus Neusüdwales, Australien, gesandt wurde. 3 der 4 für den Film zur Verfügung stehenden Arten wurden über mehrere Jahre im Labor gehalten und gelangten dort auch zur Fortpflanzung.

Vergleicht man die im Film gezeigten Gattungen und Arten, so wird bereits deutlich, daß diese sich – abgesehen von der Reproduktionsweise – nur wenig unterscheiden. So wundert es nicht, daß man früher den Namen 'Peripatus' unterschiedslos auf alle Vertreter anwandte: Die Peripatopsidae – wie die Gesamtgruppe Onychophora – zeichnen sich durch ein einheitliches, merkmalsarmes Habitusbild aus. Das Leben in engen Gängen und dichter Laubstreu bietet offensichtlich nicht viel Spielraum für die Abwandlung der Gestalt.

Als letzte rezente Vertreter eines in der Vorzeit wahrscheinlich artenreich entwickelten Stammes, der sich über Jahrmillionen nur wenig verändert hat, gelten die archaischen Onychophoren auch als „lebende Fossilien“. Dafür spricht, daß (a) ihre räumliche rezente Verbreitung relikartig und (b) die Stellung im System isoliert ist. Außerdem (c) sind sie wahrscheinlich mehr als 500 Millionen Jahre alt und (d) haben sich zahlreiche ancestrale Merkmale bewahrt (THENIUS [15]).

Onychophoren können einen oberflächlichen Betrachter an Nacktschnecken erinnern, und als Mollusken wurden sie von ihrem Entdecker 1826 auch beschrieben. Ihr homonom gegliederter Körper ist dorsoventral gewölbt und ventral abgeflacht. Der Kopf ist nicht deutlich abgesetzt und trägt 3 Paar modifizierte Gliedmaßen: (1) Antennen, (2) „Mandibeln“ – als einzige Mundwerkzeuge dieser „Monognatha“ (MANTON [8] – und (3) laterale Oralpapillen, auf denen die mächtigen, körperlangen Wehrdrüsen münden. Darauf folgen in regelmäßigen, segmentalen Abständen die übrigen Extremitäten: 13–43 Paar Laufbeine, auch Oncopodien genannt. Die durchschnittliche Größe eines Tieres beträgt etwa 5 cm, die Lebenserwartung liegt bei 7 Jahren (MANTON [7]).

Auf eine vollständige Darstellung der Morphologie kann verzichtet werden, da sie in Lehr- und Handbüchern hinlänglich behandelt wird (z.B.: KAESTNER [3]). Stattdessen

¹ Er ist als Ergänzung gedacht zu dem 1975 fertiggestellten Film: *Peripatus acacioi*, der Morphologie und Lebensweise eines brasilianischen Peripatiden beschreibt (LAVALLARD [16]).

² Beschreibung im Druck.

soll hier nur eingegangen werden auf die Lebensweise der Onychophoren; insbesondere die der Peripatopsidae. Da Geschlechtsdimorphismus, Fortpflanzung und Geburt in einer anderen Filmveröffentlichung ausführlich beschrieben werden, werden sie an dieser Stelle nur kurz umrissen.

Als „Cryptozoa“ (LAWRENCE [5]) sind Onychophora ausgesprochen lichtscheu. Sie leben in oder unter modernden Baumstämmen tropischer oder subtropischer Regenwälder, werden aber auch in der Laubstreu, unter Steinen und in Erdspalten angetroffen. Grundlage für die Existenz sind gleichmäßige abiotische Faktoren: Bevorzugt werden 98% Lf und Temperaturen zwischen 15 und 18°C. Onychophoren haben nur ein vergleichsweise unvollkommenes Atmungssystem entwickelt: Ihre zahlreich und unregelmäßig über den Körper verstreuten Tracheen entbehren der Verschlussmöglichkeit. Die dünne Chitincuticula bietet nur einen geringen Verdunstungsschutz und ist durch die externen Tracheen-Öffnungen derart perforiert, daß die Evaporationsrate ständig sehr hoch ist (BURSELL u. EWER [1]).

Einer drohenden Austrocknung ihres Körpers entgehen die Tiere durch unterschiedliche Verhaltensweisen sowie durch physiologische Mechanismen: So können sie unter widrigen Verhältnissen 'Ruhestellungen' einnehmen oder 'Inaktivitätsphasen' durchlaufen. In dichteren Populationen leben sie eng aneinandergeschmiegt („Gregarismus“) und suchen maximalen Körper-Substrat-Kontakt. Darüberhinaus sind sie nachtaktiv. Da die an der Antennen-Basis liegenden Augen nur wenig leistungsfähig sind, ertasten Stummelfüßer

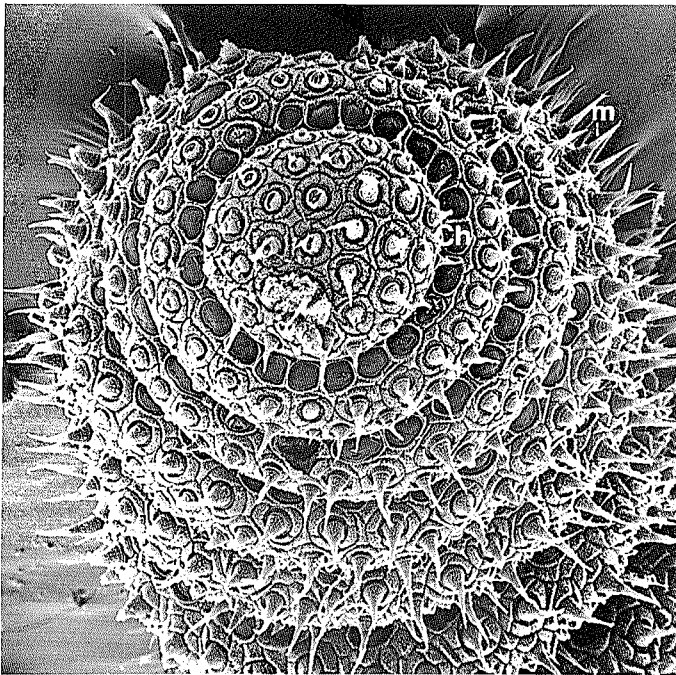


Abb. 2. Antennenspitze eines Peripatopsiden mit Rezeptorenbesatz. (REM, 500 x).
m: Mechanorezeptor;
Ch: Chemorezeptor

ihre Umgebung überwiegend mit den Antennen (Abb. 2). Aber auch die gesamte Körper-Oberfläche ist dicht mit Rezeptoren besetzt (Abb. 3). Ein gutes Oberflächen-Wahrnehmungsvermögen gilt ebenfalls als Charakteristikum von Cryptozoen.

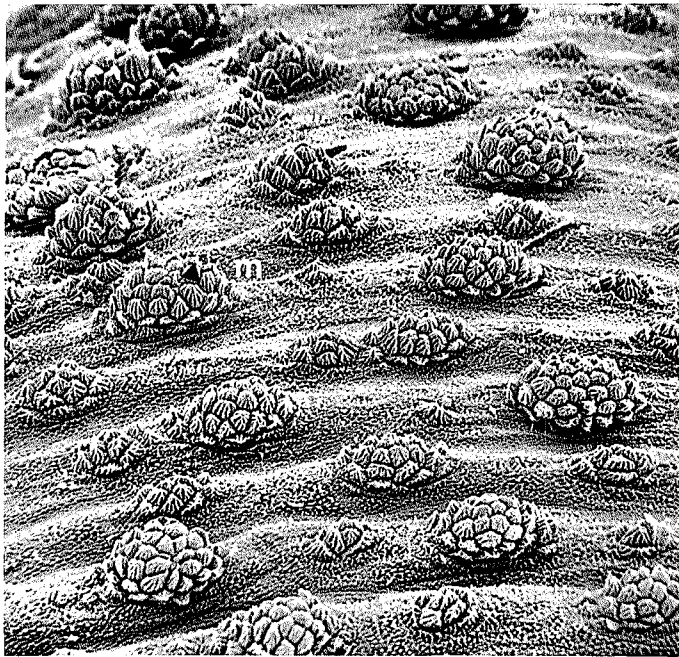


Abb. 3. Integument eines Peripatopsiden mit Rezeptorenbesatz. (REM, 240 x).
m: Mechanorezeptor

Lokomotion

Die Rumpffregion der Onychophoren trägt an jedem Segment gleichartige, paarige Laufbeine. Dieses sind einfache, ventrolaterale, geringelte Körperausstülpungen, die sich distad verjüngen. Jede Extremität besteht aus einem konischen Basalteil („Bein“) und einem kürzeren, distalen Abschnitt („Fuß“) mit paarigen Krallen (Abb. 4). Der charakteristische Besatz mit Krallen gab der Gruppe den deutschen Namen 'Krallenträger' (= Onychophora).

Unterhalb der Fußbasis liegen ventral je 3–5 Sohlenwülste, die dicht mit Mechanorezeptoren besetzt sind (STORCH u. RUHBERG [14]) und beim Laufen eine Rolle spielen. Muskulatur und Integument der Stummelfüßer bilden einen Hautmuskelschlauch, der sich aus vielen verschiedenen Muskellagen und einer dicken Collagenschicht zusammensetzt (HOYLE u. WILLIAMS [2]). Gemeinsam mit dem Haemocoel wird der Turgor des Leibes aufrecht erhalten. Der Körper ist nur von einer hauchdünnen, dehnbaren α -Chitincuticula bedeckt. Da ein Exoskelett fehlt, ist er elastisch und extrem verformbar. Die weitgehende Änderung der Gestalt ist u.a. möglich durch eine spezielle Ausrichtung der Collagenfasern der subcutanen Bindegewebsschicht (l.c.). So kann ein in Ruhelage 3,5 cm langer *Peripatopsis* sp. beim Laufen mühelos doppelt so lang und dementsprechend schmaler werden.

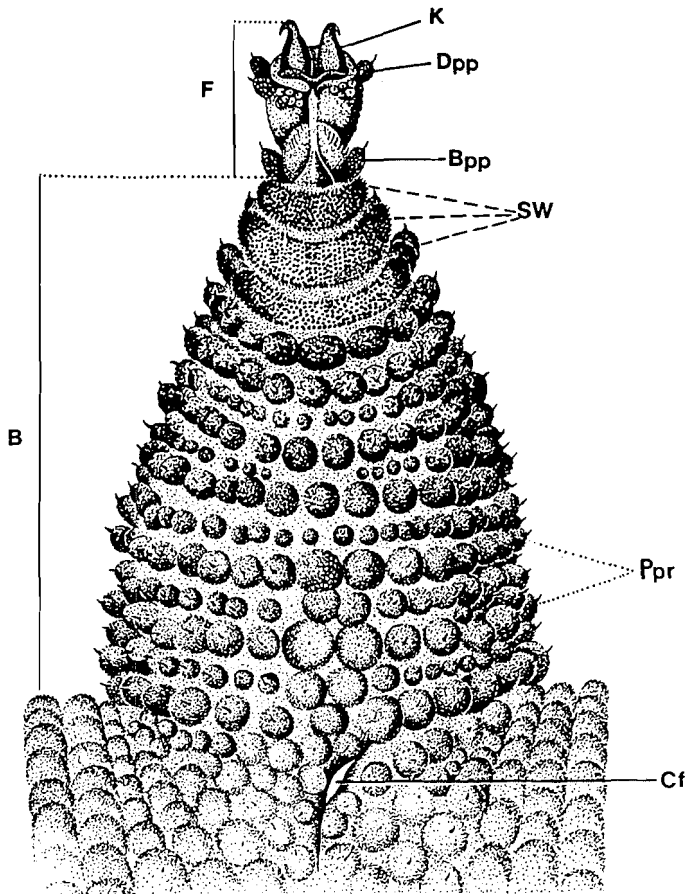


Abb. 4. Extremität eines Peripatopsiden von ventral (verändert nach BALFOUR).
B: „Bein“; Bpp: Basalpapille; Cf: Coxalfurche; Dpp: Distalpapille; F: „Fuß“; K: Krallen; Ppr: Papillenringe; SW: Sohlenwülste

Der Onychophoren-Körper wird von einer artspezifisch fixierten Anzahl von Stummelbeinen fortbewegt, wobei je nach Untergrund und Situation verschiedene 'Gangarten' durchgeführt werden können. Dabei werden die Beine jeweils nach vorne geschwenkt („Schwingphase“), setzen mit den Sohlenwülsten breitflächig auf und werden nach hinten gedreht („Stemphase“). Die Fußkrallen besitzen eigene, als Remotor, Levator und Adductor wirkende Muskeln (l.c.). Sie werden nur auf schlüpfrigem und weichem Untergrund ausgeklappt.

Folgende drei „Gangarten“ können grob unterschieden werden:

1. „Kriechsohlenlauf“. — Hierbei währt die Stemphase jedes Beines fast doppelt so lang wie die Schwingphase. Gleichzeitig liegen viele Beine dem Substrat schiebend auf. Das Tier kommt so nur langsam voran, entwickelt aber große Schubkraft.
2. „Normalgang“. — Wenn Schwing- und Stemphase gleich lang währen, so läuft 'Peripatus' normal. Hierbei wird ein Bein aufgesetzt, wenn sich das davorliegende gerade zur Schwingphase nach vorn gestreckt hat.

3. „Rascher Lauf“. – Bei diesem wird durch Verlängerung der Beine der Exkursionswinkel vergrößert. Dabei sind die Beinbewegungen der beiden Körperseiten und der verschiedenen Körperzonen nicht fest aufeinander abgestimmt. Onychophoren können im raschen Lauf 60 cm/min zurücklegen.

Die starke Verformbarkeit des Rumpfes und der Extremitäten sowie die Fähigkeit, gleich gut vorwärts und rückwärts laufen zu können, sind diesen Cryptozoen von großem Nutzen, wenn sie durch schmale Spalten in geräumigere Höhlen drängen, in die ihnen ihre Freßfeinde nicht folgen können. Während der Phase des Durchschiebens kann der Körper stellenweise bis auf $\frac{1}{3}$ seines ursprünglichen Durchmessers eingeschnürt werden. Bei allen Gangarten werden die dicht mit Chemo- und Mechanorezeptoren besetzten Antennen (STORCH u. RUHBERG [14]) (Abb. 2), vorgestreckt und betasten die Wegstrecke.

Abwehr, Beuteerwerb und Ernährung

Wird ein Onychophor stärker belästigt (z.B. durch Anstoßen oder auch Zugluft), so schleudert es ein wirkungsvolles Wehrsekret aus. Dieses wird in den paarigen, körperlangen Wehrdrüsen gebildet und aus mundnahen Oralpapillen ausgestoßen (RUHBERG u. STORCH [13]). Der Chemismus des ungiftigen Sekrets wurde von ROEPER [11] aufgeklärt. Danach denaturiert das Sekretprotein bei Luftzutritt und bildet dann viskose, klebrige Fangnetze, welche blitzschnell und bis zu 50 cm weit auf einen Angreifer, bzw. ein Beutetier geschleudert werden können. Auf diese Weise können sogar größere Skorpione buchstäblich am Untergrund festgeleimt werden, wie dies LAVALLARD et al. [16] in einem Film eindrucksvoll zeigen konnten.

Onychophoren sind carnivor. Zu ihren Beutetieren gehören u.a. Asseln, Schaben, Grillen, Heuschrecken, Termiten- und Käferlarven. Interspezifisch variieren die Nahrungspräferenzen geringfügig (RUHBERG u. NUTTING [12]). Die Beute wird wohl zuerst durch Lufterschütterung oder durch direktes Anstoßen wahrgenommen. Nach Ausstoßen des Wehrsekretnetzes wird das hilflos „festgeleimte“ Beutetier mit den Antennen betastet und über die Chemorezeptoren des Mundvorraumes geprüft. Dann werden die „Lippen“ des Stummelfüßers fest an weichhäutige Körperzonen angepreßt und der eigentliche Freßvorgang eingeleitet: Die sägeförmigen „Mandibeln“ schneiden ein Loch in das Futtertier. Durch die entstandene Wunde können die wirkungsvollen Enzyme der Speicheldrüse (NELSON et al., [10]), fließen und die Vorverdauung einleiten. Nach dem Muster einer extra-intestinalen Verdauung wird der so entstandene Nahrungsbrei über den kräftigen Pharynx und Oesophagus dem Darm zugeführt. Unverdauliche Reste werden in einer peritrophischen Membran ausgeschieden (MANTON u. HEATLEY [9]). Der Verdauungsvorgang dauert etwa 18 Stunden. Vom Beutetier bleiben nur das leere Integument und evtl. die Kopfkapsel übrig (v.d. LANDE [4]). Neugeborene *Peripatopsis moseleyi* zeigten in den ersten Wochen nach der Geburt noch kein Beutefangverhalten. 5 Wochen alte juvenile Vertreter dieser Art werden in unserem Film beim gemeinsame Verzehr einer Assel gezeigt.

Häutung

Wie die Euarthropoda besitzen auch die Pararthropoda eine α -Chitincuticula. Diese ist nur 1–2 μm dick und wird zeitlebens etwa alle 2–3 Wochen gehäutet. Intergenetische und -spezifische Unterschiede sind nicht bekannt.

Der Häutungsvorgang wird eingeleitet durch eine Ruhephase des Onychophoren. Im folgenden werden die Antennen nach vorne zum Mund hin umgebogen und der Oberkopf färbt sich weiß. An einer vorgebildeten Perforationslinie – der dorsoventralen „Mittelnäht“ – reißt nun die Cuticula auf. Die Häutung schreitet von vorn nach hinten gehend fort, da die Naht durch partielle Verformung des Körpers platzt und Bein für Bein aus der alten Haut herausgezogen wird. Ein Flüssigkeitsfilm erleichtert den Ablauf. In der Endphase beteiligt sich das Onychophor aktiv am Häutungsvorgang. Die Exuvie wird entweder aufgefressen – daran beteiligen sich manchmal auch andere, nicht frisch gehäutete Tiere derselben Population – oder am nächsten Hindernis abgestreift. Die erste Häutung der Onychophoren erfolgt während oder kurz nach der Geburt.

Reproduktion

Onychophora sind getrenntgeschlechtlich. ♂ sind meist kürzer, schlanker und leichter als gleichaltrige ♀ derselben Art, oft besitzen sie auch weniger Beinpaare. Weitere Geschlechts-Unterschiede bieten die accessorischen Genitaldrüsen und die Ausbildung der Gonaden (RUHBERG u. IWF [17]). Soweit bekannt, sind Onychophoren mit 8 bis 11 Monaten geschlechtsreif. Eine besondere Balz gibt es nicht. Eine Begattung wurde bisher ein einziges Mal unter Rotlicht (MANTON [6]) bei der Art *Peripatopsis sedgwicki* beobachtet: Einmal im Jahr kriechen die Männchen ohne vorangehendes Liebesspiel über den Rücken der Weibchen und setzen dabei wahllos ihre Spermatophoren ab. Ein einziges Weibchen kann so innerhalb von 14 Tagen mit bis zu 200 Spermatophoren besetzt sein, die wie kleine Tautropfen aussehen. Im weiblichen Körper wandern wenig später zahlreiche Haemocyten unter die Anheftungsstelle der Spermatophoren, lösen das Gewebe auf und brechen innerhalb von 7 Tagen eine Öffnung durch Epidermis, Cuticula und die anliegende Spermatophoren-Wand. Die auf diese Weise frei gewordenen Spermien dringen dann bündelweise in den weiblichen Körper ein und erreichen schließlich über die Haemolymph die reifen Eier des Ovars. Nach der Befruchtung, die im Lumen der Ovarien stattfinden soll (l.c.), wandern die Eier durch den Eileiter in den Uterus, wo sie sich einnisten. Je nach Reproduktionsmodus (ovi-, ovovivi- oder vivipar) schlüpfen die Jungen aus den Eiern nach etwa 17 (!) Monaten oder lebende Junge werden nach einer Tragzeit von 8–13 Monaten geboren. In jedem Falle schlüpfen die Neugeborenen mit voller Segmentzahl (= Epimorphose). Die Entwicklung ist direkt; je nach Dottergehalt der Eier verläuft die Furchung unterschiedlich (totaladaequale oder superfizielle Furchung).

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen dieses Films wurden im IWF Göttingen in den Jahren 1977–1980 gemacht.

Da Beobachtungen an Onychophoren in der freien Natur extrem schwierig sind (die seltenen Tiere leben cryptisch, fliehen das Licht und meiden Wärme und Wind wegen der

damit verbundenen Austrocknungsgefahr), mußte im Labor beobachtet und gefilmt werden. Aber auch dort fühlten sich diese empfindlichen Cryptozoen durch Zugluft und Scheinwerferlicht gestört. So wurde der Filmpla n auf diejenigen Lebensäußerungen abgestellt, die unter diesen Bedingungen zu filmen waren. Als Beleuchtungsquelle gaben wir einer SCHOTT-Kaltlichtleuchte KL 150B den Vorzug vor Scheinwerfern oder einem Filmblitzgerät. Ursprünglich war geplant, die Stummelfüßer in einem nachempfundenen Biotop, also auf Borke, Laub oder Moos zu filmen, doch wurde dieser Plan wieder verworfen, da die Tiere sich unter diesen Bedingungen sofort verkrochen.

Unser Ziel war, möglichst viele Arten der Peripatopsidae zu zeigen. Dieses erwies sich als schwierig, da Lebendmaterial außerordentlich schwer zu beschaffen ist. Zudem sind Onychophora seit 1981 geschützt (vgl.: The IUCN Red Data Book 1983). So wurde für unseren Film auf Zuchtmaterial (H. RUHBERG, Hamburg) zurückgegriffen.

Die südafrikanische Art *Peripatopsis moseleyi* wurde aus insgesamt 8 anderen zur Verfügung stehenden Spezies deshalb ausgewählt, weil deren Geburtszeiten recht genau vorausgesagt werden können: Diese liegen alljährlich genau zwischen März und Mitte April; während dieser 4 Wochen werden pro trächtiges Weibchen etwa 8–10 Junge geboren.

Danksagung

Den Mitarbeitern des Instituts für den Wissenschaftlichen Film, insbesondere Herrn Dr. G. LOTZ sowie den Herren R. DRÖSCHER u. J. WEISS (Kamera) möchte ich herzlich für ihre Geduld sowie für die ausgezeichnete Zusammenarbeit danken. Desgleichen gilt mein Dank Frau M. HÄNEL, Hamburg, ohne deren Hilfe die Zeichnungen nicht in vorliegender Form hätten angefertigt werden können. Für die REM-Aufnahmen durfte ich am Zoologischen Institut und Zoologischen Museum, Hamburg, ein Gerät Cambridge SA – eine Leihgabe der Deutschen Forschungsgemeinschaft – benutzen. Frau K. HOFFMANN, Hamburg, danke ich für die Hilfe im technischen Bereich. Frau Dr. A. WELLS, Adelaide, und Herrn Dr. F.R. RAUBAL, Armidale, sandten mir Lebendmaterial aus Australien.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Die Onychophoren – oder Stummelfüßer – sind in der Vergangenheit an unterschiedlichen Stellen im System der Tiere eingeordnet worden. Obwohl sie zu den ältesten heute noch lebenden Tiergruppen gehören – wahrscheinlich sind sie mehr als 500 Millionen Jahre alt –, wurden sie erst 1826 von Reverend LANSDOWN GUILDING entdeckt. Er hielt sie für Nacktschnecken und nannte das gefundene Tier seiner vielen Beine wegen „*Peripatus juliformis*“; das bedeutet „tausendfüßiger Spaziergänger“.

Meist wurden die Onychophoren als „missing link“ zwischen Anneliden und Arthropoden angesehen. Heute gelten sie als eigener Stamm Onychophora, der innerhalb der Articulata eine monophyletische Einheit darstellt.

Ein Vertreter dieser archaischen Tiergruppe ist der hier vorgestellte *Peripatopsis moseleyi* aus Südafrika. Der wurmförmige, homonom gegliederte Körper besteht aus Kopf und Rumpf. Der nicht deutlich abgesetzte Kopf trägt paarige Antennen, die besonders an der

Spitze – hier eine elektronenmikroskopische Aufnahme – dicht mit Mechano- und Chemo-Rezeptoren besetzt sind. Mit den Antennenspitzen ertastet *Peripatopsis* seine Umgebung. Die knopfförmigen Augen an der Antennenbasis spielen bei der cryptischen Lebensweise nur eine untergeordnete Rolle.

Diese Gruppe von *Peripatopsis moseleyi* verdeutlicht, daß die Pigmentierung intraspezifisch stark variieren kann. Onychophoren leben gesellig. Sie haben eine ausgeprägte Thigmotaxis und versuchen stets gegenseitig Körperkontakt zu halten. Dieses Phänomen wird Gregarismus genannt.

Die durchschnittliche Größe eines adulten *Peripatopsis moseleyi* beträgt 7 cm; neugeborene sind etwa 1 cm lang. Die Lebenserwartung beträgt 7 Jahre. –

Onychophoren leben in den obersten Bodenschichten der tropischen und subtropischen primären Regenwälder. Sie bewohnen nur gleichmäßig temperierte und feuchte Biotope. Es gibt 2 Familien, deren Verbreitungsgebiete streng getrennt sind:

Die tropischen Peripatidae kommen in einem Gürtel um den Äquator vor. Dabei dringen sie in Mexico bis 22 Grad und im Himalaya sogar bis 28 Grad nördlicher Breite vor. Das südlichste Vorkommen liegt am 22. Breitenkreis in Brasilien. Ihr Hauptverbreitungsgebiet befindet sich in der Neotropis.

Die vorwiegend subtropischen Peripatopsidae findet man ausschließlich in der Südhemisphäre und dort überwiegend auf den Südspitzen der Kontinente: Chile, Südafrika, Australien mit Tasmanien, Neuguinea und Neuseeland. Dieses rezente Verbreitungsbild der Onychophoren entspricht dem früheren Gondwana-Kontinent.

In diesem Film werden nur Angehörige der Familie Peripatopsidae gezeigt – im Bild *Peripatopsis sedgwicki* aus Südafrika, ein naher Verwandter von *Peripatopsis moseleyi*. Die Weibchen dieser Arten bringen wie die meisten Onychophoren lebende Junge zur Welt.

Andere Arten sind ovovivipar, wie der hier vorgestellte *Mantonipatus persiculus* aus südaustralischen Eucalyptuswäldern. Bei ihm schlüpfen die Jungen unmittelbar nach der Eiablage.

Es gibt im australischen Raum auch einige Arten, deren Weibchen derbschalige Eier ablegen. Erst nach 17 Monaten sollen hier die Jungen schlüpfen.

Euperipatoides leuckarti aus Neusüdwales in Australien ist eine lebendgebärende Art. Wie alle Onychophoren sind die Tiere lichtscheu und suchen das nächstgelegene Versteck auf. Auch bei *Euperipatoides* variieren Färbung und Musterung intraspezifisch stark.

Temperaturen zwischen 15 und 18°C und eine Luftfeuchtigkeit von 98% bieten optimale Bedingungen für Stummelfüßer in der Gefangenschaft.

Bei Störungen, etwa durch plötzlichen Lichteinfall, versuchen die Tiere so schnell wie möglich ins Dunkle zu fliehen. Sie vermögen dabei Lücken zu durchkriechen, deren Lumen nur ein Neuntel ihres Körperdurchmessers beträgt.

Die Beine der Onychophoren sind einfache geringelte Hautausstülpungen mit bekrallten Füßen. Auf Moos bewegt sich *Peripatopsis* stehend; die Beine stehen dabei fast senkrecht unter dem Körper.

Auf ebenem Boden – hier auf Pappe – bewegen sich die Tiere kriechend – schiebend im „Kriechsohlenlauf“. Dabei liegt die Ventralseite dem Substrat flach auf. Die Stemmphase der Beinbewegung ist bedeutend länger als die Schwingphase.

Bei widrigen Verhältnissen prüft das Tier die Bodenbeschaffenheit noch mit dem Mundvorraum, der mit Chemorezeptoren besetzt ist wie die Antennenspitze.

Die Art *Peripatopsis sedgwicki* ist auf der Bauchseite farblich gegliedert. Deutlich sind die Krallen und die breiten Sohlenwülste zu sehen, die beim Laufen eine große Rolle spielen. Onychophoren können ihre Gangart variieren. Offensichtlich sind die Beinbewegungen der beiden Körperseiten nicht fest aufeinander abgestimmt. So können die Tiere schnell vom Kreuzgang in galoppartigen Lauf übergehen und sogar einzelne Körperabschnitte in unterschiedlichen Gangarten bewegen.

Stummelfüßer können in 1 Minute 60 cm zurücklegen.

Die Tiere sind windscheu (anemophob); deshalb genügt es, sie in einem Glastunnel leicht anzublasen, um sie zum Rückwärtslauf zu veranlassen. Diese Fähigkeit kommt ihnen in den engen Gängen ihres Biotops zugute.

Hier läuft *Peripatopsis sedgwicki* auch außerhalb eines Ganges rückwärts.

Der Körper der Onychophoren ist dorsal gewölbt und ventral abgeplattet. Die sehr enge Ringelung der Haut entspricht aber nicht der Segmentierung.

Die Epidermis ist dicht besetzt mit unterschiedlich geformten Papillen, den Tastwarzen. Als Cuticula wird eine nur 1–2 µm dünne Chitinmembran gebildet. Zeitlebens häuten sich die Tiere alle 2–3 Wochen. Anzeichen einer beginnenden Häutung sind das Umbiegen der Antennen zum Mund hin und eine Weißfärbung des Vorderkörpers.

An einer vorgebildeten Linie reißt die Cuticula dorsal auf.

Kontraktionswellen laufen über den Körper und erweitern den Spalt – hier in 4facher Zeitraffung. Bein für Bein wird von der alten Haut befreit. In der Häutungszone glänzt die neue Haut feucht: Ein Flüssigkeitsfilm erleichtert das Abstreifen der Cuticula.

Gegen Ende der Häutung hängt die Exuvie zusammengeschoben an der Ventralseite. Hier beugt sich das Tier zurück und hilft aktiv beim Abziehen der alten Haut.

Häufig wird die abgestreifte Cuticula aus α-Chitin-Protein gefressen.

Eine andere Möglichkeit, sich der Exuvie zu entledigen: sie wird einfach am nächstgelegenen Hindernis abgestreift. Auch der ektodermale Enddarm wird immer mitgehäutet.

Onychophoren sind getrenntgeschlechtlich. Männchen sind meistens kleiner als gleichaltrige Weibchen einer Art und haben oft weniger Beinpaare – hier als Beispiel *Euperipatoides leuckarti*. Soweit bekannt, werden Onychophoren mit 8–11 Monaten geschlechtsreif. Über das Fortpflanzungsverhalten weiß man sehr wenig. Eine Balz scheint es nicht zu geben. Die Begattung wurde bisher nur 1mal unter rotem Licht beobachtet: Dabei wanderte das Männchen ohne vorheriges Liebesspiel über den Rücken der Weibchen und setzte wahllos auf dem ganzen Körper Spermatothoren ab. Ein *Peripatopsis*-Weibchen kann mit vielen Spermatothoren besetzt sein, die als kleine weiße Punkte erkennbar sind. Zahlreiche Haemocyten wandern unter die Spermatothore, lösen das Gewebe auf und brechen innerhalb von 7 Tagen eine Öffnung durch Haut und Spermatothoren-Wand. Die Spermien dringen dann in den weiblichen Körper ein und erreichen über die Haemolymph die reifen Eier.

Etwa eine Woche später bilden sich große Wundflächen auf der Rückenhaut. Die befruchteten Eier wandern durch die Eileiter in die Uteri, wo sie sich einnisten.

Bei der viviparen Art *Peripatopsis moseleyi* liegen die Embryonen hintereinander im Uterus wie Glieder einer Kette. Jedes trüchtige Weibchen bringt nach der langen Tragzeit von 13 Monaten innerhalb von 4 Wochen 8–10 Junge zur Welt. Hier wird bei der Geburt in Hinterendlage der Vorderkörper unter kaum wahrnehmbaren peristaltischen Bewegungen ausgetrieben. Der Kopf kommt zum Vorschein. Unmittelbar vor der Geburt sind die Embryonen hakenförmig gebogen; diese Lage erklärt, daß sie mit dem Kopf oder dem Pygidium voran ausgetrieben werden können.

Das Neugeborene mit seinen verklebten Antennen ist noch recht unbeholfen. Sein kurz vorher geborenes Geschwister kann dagegen schon gut laufen: nur die Beinbewegungen der hinteren Körperhälfte sind noch unkoordiniert. Während das Muttertier fast bewegungslos daliegt, versucht das stark verklebte Neugeborene sich zu drehen und auf die Beine zu kommen, was ihm auch wenig später gelingt.

Bei dieser Geburt kommt das Junge mit dem Kopf voran zur Welt und beteiligt sich aktiv am Geburtsvorgang, indem es zu laufen beginnt und sich dadurch herauszieht. Die Tiere werden mit der vollen Segmentzahl geboren und sind erst im 3. Lebensjahr ausgewachsen.

Es gibt bei Onychophoren keine Brutpflege. Schon bei der Geburt sind die Jungen fertig entwickelt und selbständig lebensfähig.

Die erste Häutung erfolgt kurz nach der Geburt. Hier bleibt die Exuvie am Substrat hängen.

Auch der Enddarm wird mit gehäutet. Da das Darmepithel noch reich an Reservestoffen ist, braucht während der ersten Wochen nicht unbedingt Nahrung aufgenommen zu werden.

Auf Störungen reagieren Onychophoren schnell und wirkungsvoll: werden sie gereizt, so stoßen sie zur Abwehr ein Sekret aus. Große Tiere können den Inhalt ihrer Wehrdrüsen in mehreren Salven bis zu 50 Zentimeter weit schleudern.

Das aus den mundnahen Oralpapillen ausgestoßene klebrige, spinnwebartige Netz haftet auch an den Onychophoren; sie können sich aber, im Gegensatz zu ihren Beutetieren, leicht davon befreien. Das Sekret tritt flüssig aus und wird an der Luft sofort zäh-klebrig. Es ist nicht giftig.

Nicht nur zur Abwehr, sondern auch dem Beutefang dient das Schleudern des Sekrets. Hier wird ein Beutetier, eine vorbeilaufende Assel, am Boden festgeleimt.

Sie versucht, sich zu befreien, was ihr jedoch nicht gelingt.

Im Mundvorraum liegen die paarigen Mandibeln. Es sind umgebildete Extremitätenspitzen.

Das Putzen der Antennen wurde bisher nur selten beobachtet.

Onychophoren sind Fleischfresser. Sie ernähren sich hauptsächlich von anderen bodenbewohnenden Tieren, wie Asseln, Termiten und Kärlarven. Hier fressen mehrere Jungtiere von *Peripatopsis moseleyi* gemeinsam an einer Assel.

Mit den Mandibeln schlitzen sie die Cuticula des Beutetieres an schwach sklerotisierten Stellen auf. In die Wunde ergießt sich Speichel, dessen Fermente die Weichteile auflösen. Die angedaute Nahrung wird aufgesaugt.

An den Beingelenken der Assel können die Onychophoren mit ihren Mandibeln die Haut besonders leicht aufschneiden.

Zurück bleibt nur das leere Integument des Beutetieres.

Der Verdauungsvorgang dauert etwa 18 Stunden. Unverdauliche Reste werden von den Onychophoren in einer peritrophischen Membran ausgeschieden.

English Version of the Spoken Commentary

In the past, the Onychophora – or velvet worms – have been assigned various positions in the systematics of animals. Although they are members of the oldest still extant group of animals – being probably more than 500 million years old – they were not discovered until 1826 by the Reverend LANSDOWN GULDING. He assumed them to be slugs and named the animal he found "*Peripatus juliformis*" on account of its numerous legs. The name implies "milliped-like wanderer".

The Onychophora are often regarded as a "missing link" between the Annelida and the Arthropoda. Today they are classified as a group of their own, forming a monophyletic sub-unit of the Articulata.

One representative of this archaic group of animals is *Peripatopsis moseleyi* from South Africa, seen here. The worm-like annulated body is differentiated into head and trunk. The somewhat unclearly demarcated head bears a pair of antennae, which, particularly at the tip – seen here in an electron-micrograph – are thickly beset with mechano and chemoreceptors. With the aid of these antennal tips, *Peripatopsis* explores its surroundings. The button-shaped eyes at the base of the antennae play only a subordinate role due to the animal's secretive lifestyle.

This group of *Peripatopsis moseleyi* individuals exhibit different pigmentation patterns. Onychophorans are sociable animals. They show pronounced thigmotaxis and always seek to maintain contact with one another, a phenomenon known as gregariousness. The average length of the adult *Peripatopsis moseleyi* is 7 cms; at birth the young may measure 1 cm. Life expectancy is about seven years.

Onychophorans inhabit the upper layers of litter in tropical and subtropical primary rainforests. They are restricted to biotopes with even temperatures and humidity. There are two families with strictly separate areas of distribution:

The tropical Peripatidae occur in the equatorial belt. In Mexico they may penetrate as far north as the 22nd latitude, and in the Himalayas even as far as the 28th north. Their southernmost occurrence is on the 22nd latitude south in Brazil. They are principally distributed in the Neotropical region.

The mainly subtropical Peripatopsidae occur only in the southern hemisphere, being principally found in the southern extremities of the continents, in Chile, South Africa, Australia, Tasmania, New Guinea and New Zealand. This present distribution pattern corresponds to the modern remnants of the ancient southern continental mass, known as Gondwanaland.

In this film only members of the Peripatopsidae family are represented – such as the South African *Peripatopsis sedgwicki*, a very close relative of *Peripatopsis moseleyi*. The females of this species are viviparous like the majority of Onychophorans.

Some other species are ovoviviparous, such as *Mantonipatus persiculus* shown here, which

is at home in the South Australian eucalyptus forests. In this case the young hatch as soon as the eggs are laid.

Among the Australian species are several whose females lay toughly integumented eggs. The young do not hatch until 17 months later.

Euperipatoides leuckarti from New South Wales on the Australian continent is one of the viviparous species. Like all the Onychophorans these animals shun the light and seek the nearest hiding-place.

Euperipatoides also exhibits strong intraspecific variations in colour and markings. Temperatures ranging between 15°C and 18°C and 98% humidity are ideal conditions for keeping velvet worms in captivity.

When disturbed, for example by a bright light, the individuals attempt to reach darker areas as quickly as possible. In doing so they are capable of squeezing through crevices only 1/9 of their resting transverse sectional area.

The legs of Onychophorans are simple annulated evaginations of the epidermis terminating in a pair of horny claws. Walking over moss, *Peripatopsis* moves with a stilting gait with its legs almost perpendicularly under its body.

On a level substrate – such as cardboard – the animals adopt a creeping–pushing gait. The ventral surface is flattened on to the substrate. The propulsive backstroke of the leg movement lasts much longer than the forward recovery swing.

On encountering adverse conditions, the animal explores the substrate with its preoral cavity, which, like the antennal tips, is equipped with numerous chemoreceptors.

The species *Peripatopsis sedgwicki* has coloured striations on the ventral surface. The claws and the broad pads which assist locomotion are clearly visible.

Onychophorans can vary their gait. Apparently the leg movements of the two sides of the trunk are not firmly coordinated. So the animals can change over rapidly from opposite phase to similar phase patterns and even adopt contrary gait patterns in different sections of the trunk.

Velvet worms can progress at a rate of 60 cms per minute.

The animals are averse to wind (anemophobic) so they only have to be gently blown on inside a glass tunnel to induce reversal movements. This capability is advantageous to them in their tight natural surroundings.

Here *Peripatopsis sedgwicki* is also moving backwards when outside the tunnel.

In transverse section the Onychophoran trunk is dorsally arched and ventrally flattened.

The close annulation of the body does not correspond with its interior segmentation. The epidermis is beset with numerous papillas of different configuration, which have a sensory function.

The cuticle consists of a thin chitinous membrane 1 to 2 μm in cross section. Throughout their life the animals moult once every two to three weeks. The signs of the onset of moulting are when the antennas begin to incurve towards the mouth and the proximal part of the trunk takes on a whitish hue.

The cuticle ruptures dorsally along a pre-determined line. Waves of contraction run along the animal's body and widen the split – shown here speeded up by a factor of four. Leg after leg is freed from the old skin. In the moulting areas the new cuticle shines with moisture. A liquid film assists sloughing of the cuticle.

Towards the end of moulting, the exuvia is seen crumpled up and hanging from the ventral surface. Now the animal bends round to actively promote the sloughing of the former cuticle.

The sloughed cuticle containing α -chitin protein is frequently eaten.

Another way of getting rid of the exuvia is simple to scrape it off in passing the nearest obstacle. The ectodermal rectum is always moulted as well.

In Onychophorans the sexes are separate. The males of a given species are often smaller than the females and have fewer pairs of legs - for example, *Euperipatoides leuckarti*. As far as we know, Onychophorans attain sexual maturity after 8 to 11 months.

But little is known of their reproductive behaviour. There appears to be no courtship activity. Mating has only been observed once, under red illumination. The male mounts the female's back without previous foreplay and deposits spermatophores indiscriminately all over her body. A single *Peripatopsis* female may be covered all over in spermatophores, which appear as small white spots.

Numerous haemocytes migrate beneath the spermatophores, lysing the tissue and eroding the skin and the spermatophore wall within a week. The sperm then penetrate the female's body cavity and reach the ripe eggs via the haemolymph.

About a week later, extensive lesions appear on the dorsal cuticle. The fertilized eggs pass through the oviducts to the uteri, where nidation occurs.

In the viviparous species *Peripatopsis moseleyi* the embryos lie one behind another like links in a chain. After a long period of gestation of 13 months, the pregnant female gives birth to some 8 to 10 offspring, within 4 weeks. At this tail-end-first birth the anterior part of the trunk is pushed out with scarcely perceptible peristaltic movements.

The head makes its appearance.

Immediately before birth the embryos are curled up hookwise, which explains why the young can be born either head first or pygidium first.

The neonate with its adhering antennae is still quite helpless. Its sibling, born shortly before, can however move fairly well by now, although the leg movements of its posterior trunk section are still uncoordinated. While the mother lies almost motionless, the gummed-up neonate is trying to turn over and get on its feet, which it soon manages to do.

At this birth the young was born head first, and now takes an active part in the birth process by walking away and thereby pulling itself out. The young are born with the ultimate number of segments and are not fully grown until they reach their third year of life. There is no parental care in the Onychophorans. The young are fully developed and independently viable from birth.

The first moult occurs shortly after birth. The exuvia is discarded on the substrate. The rectum is also moulted. As the gut membrane is still rich in reserve food, no nutritional uptake is obligatory during the first few weeks of life.

The Onychophoran reacts swiftly and effectively to disturbances. When the animal is irritated it discharges a secretion. Large specimens can eject the contents of their defensive slime glands in a series of bursts to distances of up to 50 cms.

The viscous, cobweb-like secretion is ejected from the oral papillae near the mouth, and can also adhere to the Onychophoran itself, but it is better able to free itself than is the

prey target. The slime is secreted in liquid form but immediately congeals to sticky threads in contact with air. It is non-poisonous.

The ejection of slime does not only serve a defensive purpose but is also used to entangle prey. This victim – a passing Isopod – has become glued to the ground.

All attempts to free itself fail.

The paired mandibles lie within the preoral cavity. They are developed as modified limbs.

Onychophorans are carnivorous, preying on other ground-living organisms, such as Isopods, termites, and beetle larvae.

Here several juveniles of *Peripatopsis moseleyi* are sharing a captured Isopod.

With their jaws they tear open the cuticle of the prey animal at its most weakly sclerotized points. Saliva is excreted into the lesions and the digestive enzymes dissolve the soft tissues. The partially digested nutriment can then be sucked up and swallowed.

With their mandibles the Onychophorans can easily slit open the cuticle on the leg joints of the Isopod.

All that remains is the empty integument of the prey.

Digestion takes about 18 hours. Indigestible remains are inclosed in a peritrophic membrane and evacuated.

Literatur

- [1] BURSELLE, E., and D.W. EWER: On the reactions to humidity of *Peripatus moseleyi* (Wood-Mason). J. exp. Biol., 26 (4) (1950), 334–343.
- [2] HOYLE, G., and M. WILLIAMS: The musculature of *Peripatus* and its innervation. Phil. Trans. Roy. Soc., (B) 288 (1031) (1980), 481–510.
- [3] KAESTNER, A.: Onychophora. – In: KAESTNER, A. (Begr.), und H.-E. GRUNER Hrsg.): Lehrbuch der speziellen Zoologie 1: Wirbellose. 3. Teil (1982), 470–496.
- [4] LANDE, V. van der: The occurrence, culture and reproduction of *Peripatoides gilesii* (Onychophora) on the Swan Coastal Plain. West Austral. Naturalist 14 (2) (1978), 29–36.
- [5] LAWRENCE, R.F.: The biology of the cryptic fauna of forests. (1953) A.A. Balkema, 408 S.
- [6] MANTON, S.M.: Studies on the Onychophora. IV. The Passage of Spermatozoa into the Ovary of *Peripatopsis* and the early Development of the Ova. Phil. Trans. Roy. Soc. 228 (1938a), 21–441.
- [7] MANTON, S.M.: Studies on the Onychophora. VI. The Life-history of *Peripatopsis*. Annl. Mag. nat. Hist. 1 (11) (1938b), 515–529.
- [8] MANTON, S.M.: The evolution of arthropod locomotory mechanisms. Part 11: Habits, morphology and evolution of the Uniramia ... J. Linn. Soc. (Zool.) 53 (1973), 257–375.
- [9] MANTON, S.M., and N.G. HEATLEY: Studies on the Onychophora. II. The Feeding, Digestion, Excretion and Food Storage of *Peripatopsis* with biochemical Estimations and Analyses. Phil. Trans. Roy. Soc., (B) 227 (1937), 411–464.
- [10] NELSON, L., V. van der LANDE, and E.A. ROBSON: Fine structural and histochemical Studies on Salivary Glands of *Peripatoides novae-zealandiae* (Onychophora) with special Reference to Acid Phosphatase Distribution. Tissue Cell 12 (2) (1980), 405–418.
- [11] ROEPER, H.: Analytische Untersuchungen des Wehrsekretes von *Peripatopsis moseleyi* (Onychophora). Z. Naturforsch., 32c (1977), 57–60.

- [12] RUHBERG, H., and W.B. NUTTING: Onychophora: Feeding, Structure, Function, Behaviour and Maintenance (Pararthropoda). Verh. naturw. Ver. Hamburg (NF) 24 (1) (1980), 79–87.
- [13] RUHBERG, H., und V. STORCH: Über Wehrdrüsen und Wehrsekret von Peripatopsis moseleyi (Onychophora). Elektronenmikroskopische Untersuchungen und Lebendbeobachtungen. Zool. Anz., 198 (1/2) (1977), 9–19.
- [14] STORCH, V., and H. RUHBERG: Fine Structure of the Sensilla of Peripatopsis moseleyi (Onychophora). Cell. Tiss. Res., 177 (1977), 539–553.
- [15] THENIUS, E.: Lebende Fossilien. (1965) Kosmos, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 86 S.

Filmveröffentlichungen

- [16] LAVALLARD, R., CAMPIGLIA, S. & C.N.R.S. OFRATEME, Frankreich: Peripatus acacioi MARCUS et MARCUS – Onychophore du Brésil (Komm., engl.). Film W 1443 im Sonderarchiv des Inst. Wiss. Film., Göttingen.
- [17] RUHBERG, H., und INST. WISS. FILM: Peripatopsis moseleyi (Onychophora) – Geburt. Film E 2666 des IWF, Göttingen 1981. Publikation von H. RUHBERG, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 40/E 2666 (1981), 12 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1: H. RUHBERG u. M. HÄNEL; Abb. 2–3: REM-Foto H. RUHBERG; Abb. 4: M. HÄNEL, verändert nach BALFOUR.