

Ueber die Stellung der Graptolithen im zoologischen System.

Von

Dr. Alexander Schepotieff.

Mit 17 Textfiguren.

Über die systematische Stellung der Graptolithen sind bis jetzt die abweichendsten Meinungen geäußert worden. Bis vor nicht gar langer Zeit wurden sie bekanntlich zu den Hydroiden gerechnet (HALL 1865, NICHOLSON 1872, HOPKINSON und LAPWORTH 1875, LAPWORTH 1873, 1876, 1878). Die genaueren Untersuchungen über ihre Organisation, die in neuerer Zeit gemacht worden sind (PERNER 1894, 1895; WIMAN 1892, 1893, 1895, 1896, 1897; GÜRICH 1896; RÜDEMANN 1895, 1897; FRECH 1897; s. auch TÖRNQUIST 1897), haben dagegen gezeigt, daß ihre Stellung im System viel isolierter ist, als man früher glaubte. Nach RÜDEMANN kann man sie nur als eine ganz besondere Klasse der Coelenteraten (*Rhabdophora*) betrachten, die höchstens eine entfernte Verwandtschaft mit den Hydroiden zeigt (s. auch DELAGE 1901). Nach WIMAN (1895) sind sie sogar mit keiner einzigen rezenten Tiergruppe vergleichbar und können nur als Invertebraten von unbekannter systematischer Stellung bezeichnet werden.

Schon im Jahre 1872 hatte ALLMAN und gleichzeitig auch NICHOLSON (s. ALLMAN 1872 p. 380) auf eine gewisse Übereinstimmung zwischen der Gesamtorganisation der Graptolithen und dem Bau der Kolonien eines sehr seltenen Tieres — *Rhabdopleura Normanii* ALLM. — aufmerksam gemacht, das damals zu

den Bryozoen gerechnet wurde. Wegen der sehr mangelhaften Kenntniss der Organisation von *Rhabdopleura* konnte der Vergleich der Graptolithen mit *Rhabdopleura* jedoch noch nicht genauer durchgeführt werden und die ALLMAN'sche Theorie über die Ähnlichkeit der beiden Gruppen hat sehr wenig Anhänger gefunden (ZITTEL 1876—80 p. 296, WIMAN 1895 p. 304). Da ich die Möglichkeit gehabt hatte, *Rhabdopleura* aus eigener Anschauung genauer kennen zu lernen, beabsichtige ich in der vorliegenden Mitteilung alle Punkte der Übereinstimmung in der Organisation beider Gruppen eingehend zu betrachten.

Die Graptolithen bilden bekanntlich eine sehr mannigfaltig entwickelte Gruppe, von welcher einige Formen, wahrscheinlich wegen ihrer verschiedenen Lebensweise, sich sehr weit vom allgemeinen Grundtypus entfernen, wie z. B. die Retioloideen oder die Mehrzahl der *Axonolipa* FRECH. Bei der weiteren Betrachtung können solche Gruppen gar nicht in Betracht gezogen werden. Als typische Form der Graptolithen betrachte ich die Monograptiden.

Als besonders charakteristische Merkmale der Organisation der Monograptiden betrachte ich:

1. Die regelmäßige Aufeinanderfolge der sich erhebenden Zellen oder, wie ich sie weiterhin bezeichnen werde, der Wohnröhren, deren Räume von einem gemeinsamen axialen Längskanal (*a.* Fig. 1) ausgehen.

2. Das Vorhandensein der Virgula (*V.* Fig. 1), die durch die ganze Kolonie verläuft und in der den Wohnröhren gegenüberliegenden Kolonienwand eingeschlossen ist.

3. Die Zusammensetzung der Koloniewand aus zwei Substanzen, einer durchsichtigen (*dS.* Fig. 2, 3, 4 u. 6) und einer schwarzen (*sS.* Fig. 2, 3 u. 6), die von der ersteren als innere Schicht vollständig umschlossen wird und mit der Außenwelt in keiner Berührung steht.

4. Wie aus den letzten Funden hervorgeht, haben wahrscheinlich alle Graptolithen, also auch die Monograptiden, eine besondere Anfangsstelle, die den übrigen Teilen der Kolonie gegenübergestellt werden kann. Die regelmäßige Aufeinanderfolge der Wohnröhren tritt nur in den letzteren hervor.

Für den Vergleich mit *Rhabdopleura* ist von mir die Organisation von *Monograptus priodon* BRONN aus Tachlovice (Böhmen) untersucht worden. Die von WIMAN (1893, 1895)

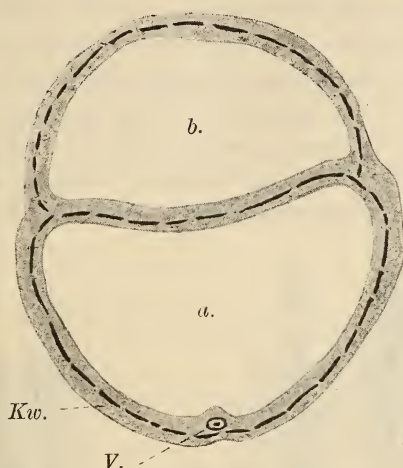


Fig. 1. Querschnitt durch eine Kolonie von *Monograptus priodon* BRONN. Vergr. 35. — a. Gemeinsamer Längskanal der Kolonie; b. distale Partie des proximal liegenden Wohnrohres; V. Virgula; Kw. Koloniewand.

empfohlene Methode der Präparation der Graptolithen, nämlich ihre Isolierung aus den Gesteinen durch Einwirkung von Säuren, halte ich für sehr ungeeignet, denn alle Teile, die aus durchsichtiger Substanz (d S. der Figuren) bestehen, lösen

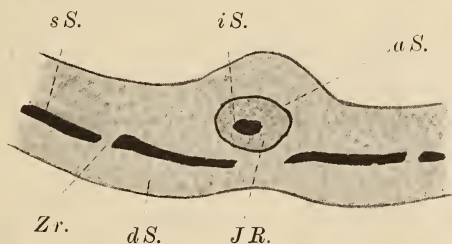


Fig. 2. Eine Partie des Querschliffes durch *Monograptus*. Vergr. 550. — a S. Äußere Wand der Virgula; i S. innerer Stab; J R. innerer Raum in der Virgula; d S. durchsichtige Substanz der Koloniewand; s S. Schicht der schwarzen Substanz; Zr. Zwischenräume in der schwarzen Substanz.

sich bei solcher Präparation vollständig auf. Es bleibt nur eine schwarze Schicht der Graptolithen erhalten, die aber durchaus nicht die einzige der Koloniewand ist. Alle Unter-

suchungen WIMAN's, mindestens in betreff der Monograptiden, haben also nur einen relativen Wert. Die einzige, obwohl langwierige Untersuchungsmethode, bei welcher alle Bestandteile der Kolonie erhalten bleiben, ist die Anfertigung möglichst dünner Schliffe. Die von mir ausgeführten Schliffe von *Monograptus priodon* BRONN. bestätigen im ganzen die Angaben GÜRICH's (1896) über den Bau der Graptoliten.

Die Fig. 1, 2, 3 und 4 zeigen, daß die Virgula, wie schon früher NICHOLSON (1872) und WIMAN (1893) vermuteten, kein einfacher solider Stab ist, sondern ein hohles Rohr darstellt,

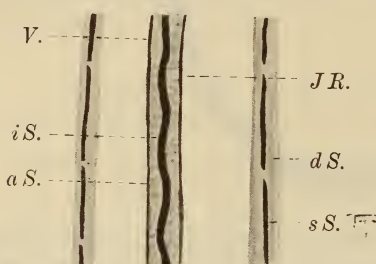


Fig. 3. Flächenschliff durch eine Partie einer Kolonie von *Monograptus priodon* BRONN. Ansicht der Virgula (V.) in opt. Längsschnitt. Bezeichnungen wie bei Fig. 2. Vergr. 75.

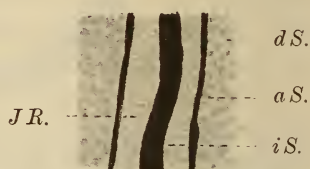


Fig. 4. Eine Partie des Längsschliffes durch Virgula bei Vergr. 610. — d S. Durchsichtige Substanz der Koloniewand. Übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 2.

in welchem ein schwarzer solider Stab eingeschlossen ist. Dieser innere Stab (i S. Fig. 2, 3, 4 u. 6) ist nicht gerade, sondern stets schwach gebogen oder er verläuft wellig und nähert sich unregelmäßig dem einen oder dem anderen Rande der äußeren Schicht der Virgula (i S. Fig. 3 u. 4)¹. Diese äußere Schicht ist stets viel dünner als der innere Stab (a S. Fig. 2, 3, 4 u. 6). Der Raum zwischen beiden (J R. Fig. 2, 3 u. 4) ist oft gelbbraunlich gefärbt und unterscheidet sich stets von der durchsichtigen Substanz der Koloniewand.

In einigen Fällen konnte ich jedem Wohnrohr gegenüber schwache Verdickungen oder Wölbungen der Virgula be-

¹ Wie aus den Zeichnungen PERNER's (1894. Taf. 2 Fig. 3) hervorgeht, ist nur dieser innere Stab von ihm beobachtet und als eigentliche Virgula bezeichnet worden.

obachten (Vd. Fig. 5; auch Fig. 6), die jedoch nicht auf allen Schliffen erkennbar waren.

In der Koloniewand unterscheide ich nur zwei Substanzen, eine durchsichtige und in derselben eingeschlossen eine schwarze (*dS.* und *sS.* Fig. 2, 3 u. 6). Die „braune Schicht“ PERNER's (1894) habe ich auch gesehen, doch immer in inniger Berührung mit der schwarzen, so daß mir die Angabe GÜRICH's (1896), daß diese „braune Schicht“ von einer Umhüllung der schwarzen stamme oder aus ihr direkt entstanden sei, die richtigste zu sein scheint. Wie GÜRICH habe



Fig. 5. Flächenschliff durch eine Partie einer Kolonie von *Monograptus priodon* BRONN. Die Grenzen der einzelnen Wohnröhren sind durch Punktierung angegeben. — V. Virgula; Vd. Verdickungen der Virgula.

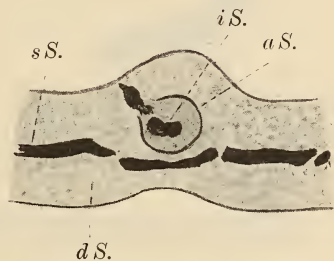


Fig. 6. Eine Partie des Querschliffes durch *Monograptus priodon* BRONN. in der Höhe der Verdickungen der Virgula (Vd. der Fig. 5). Bezeichnungen wie bei Fig. 2.

auch ich die Schicht der schwarzen Substanz niemals als zusammenhängende Schicht gesehen, sondern stets aus kleinsten, polygonalen Stückchen zusammengesetzt, zwischen denen die durchsichtige Substanz lag (Zr. Fig. 2). Die übrigen Schichten PERNER's sind nur Modifikationen der durchsichtigen Substanz (GÜRICH 1896, TÖRNQUIST 1897). Manchmal tritt die schwarze (oder braune) Substanz mit der Wand der Virgula in Berührung, doch in den meisten Fällen liegt dieselbe nur in der durchsichtigen Substanz.

Bei den meisten Graptolithen zeigt sich noch das Vorhandensein von Zuwachsstreifen der Wohnrohrsubstanz, welche in der Mittellinie der Wohnröhren in einer Zickzacklinie zusammentreffen.

Den Bau der Siculae habe ich leider nicht selbst untersuchen können.

Die von ALLMAN im Jahre 1869 und von SARS 1874 zuerst beschriebene *Rhabdopleura Normanii* ALLM. hat eine sehr weite¹, aber spärliche Verbreitung und ist stets in vereinzelter Zahl der Kolonien gefunden worden. Die Kolonien kriechen auf Molluskenschalen, Bryozoenröhren, Steinen usw., bedecken selten mehr als 1—2 qcm und ähneln bei der ersten Anschauung sehr manchen Hydroiden (Fig. 7).



Fig. 7. Ein Rohr von *Placostegus tridentatus* FABR. mit einer Kolonie von *Rhabdopleura Normanii* ALLM. Natürl. GröÙe.

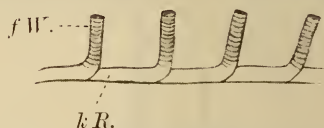


Fig. 8. Eine Partie der Kolonie von *Rhabdopleura*, die ausschließlich aus sich direkt nach oben erhebenden freien Wohnröhren (*f W.*) besteht. Vergr. 20.

Die ganze Kolonie von *Rhabdopleura*² besteht aus:

1. einer besonderen Anfangsstelle,
2. einem durchsichtigen kriechenden Wohnrohr (*k R.* Fig. 8, 9 u. 16),
3. einem schwarzen Stolo (*s S.* Fig. 9, 10, 11, 14, 15 u. 16),
4. den Tieren (*T.* Fig. 16), die durch einen kontraktilen Stiel (*k St.* Fig. 9 u. 16) mit den Seitenzweigen des Stolos (*Sz. S.*) in Verbindung stehen.

Das Wohnrohr selbst besteht aus einer kriechenden Partie (*k R.* Fig. 8, 9 u. 16) und aus freien Wohnröhren (*f W.*), in denen die Einzeltiere (*T.* Fig. 16) sitzen und die sich in ziemlich regelmäßigen Abständen von der kriechenden Partie direkt aufwärts oder seitwärts erheben (Fig. 8). Die kriechende Partie ist entweder unregelmäßig verzweigt oder sie ist stark

¹ Bis jetzt (1905) ist sie nur an den Küsten Norwegens, Irlands und der Bretagne, bei den Azoren, bei Tristan da Cunha im Südatlantischen Ozean und bei den Küsten Südastraliens in Tiefen von 50—550 m gefunden worden.

² Über die Organisation von *Rhabdopleura* s. RAY LANKESTER (1884). FOWLER (1893, 1904), SCHEPOTIEFF (1904, 1905).

verlängert und hat nur kleine Seitenäste. Sie ist durch Quersepten (*Q.* Fig. 9) in eine Anzahl miteinander nicht kommunizierender Abteilungen oder Kammern geteilt. Die distalen Enden dieser Kammern, von der Anfangsstelle der Kolonie aus gerechnet, biegen sich nach oben um und erheben sich an demselben Ende über die Unterlage, indem sie die freien Wohnröhren bilden. Die ganze Kolonie kann man sich also als eine Anzahl aneinandergereihter Röhren vorstellen, worin die Einzeltiere sitzen, von denen jedes Rohr einen kriechenden, basalen Teil (*k R.* Fig. 9) besitzt, der, indem er sich auf-

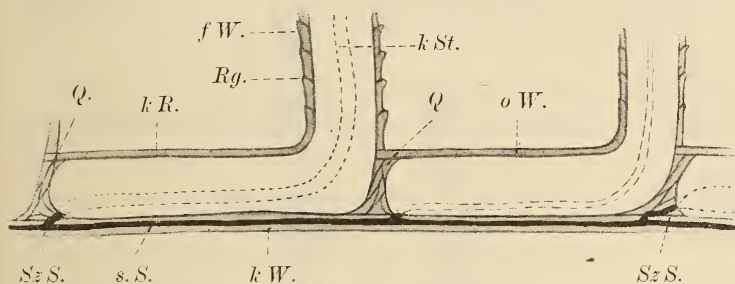


Fig. 9. Längsschnitt durch eine Partie eines kriechenden Wohnrohres von *Rhabdopleura*. Schema. *k St.* Kontraktiler Stiel des Tieres; *f W.* frei sich erhebende Seitenzweige der kriechenden Rohrpartie (*k R.*); *o W.* obere freie Rohrwand; *Q.* Quersepten im kriechenden Rohr; *Rg.* oberflächliche Berippung („Ringelung“) der freien Rohrwände; *s. S.* der schwarze Stolo; *Sz S.* die Seitenzweige des Stolos; *k W.* Befestigungsseite des kriechenden Rohres.

richtet und frei wird, die freien Wohnröhren (*f W.*) bildet. Die Grenze zwischen zwei benachbarten kriechenden Röhren erscheint als Querseptum. Die seitwärts gehenden Röhren kriechen eine Strecke weit auf der Unterlage und nur ihre Enden steigen frei nach oben auf (*f W.* Fig. 16).

Nicht alle Kammern der kriechenden Partie setzen sich in Seitenröhren fort und diese letzteren erscheinen daher als geschlossene Räume, in deren Innerem sich die Knospen befinden (*K.* Fig. 16).

Das Wohnrohr besitzt einen Durchmesser von ca. 200 μ ; die Höhe der sich frei erhebenden Wohnröhren nimmt mit dem Wachstum der Tiere zu. Die geschlechtsreifen Tiere befinden sich in den Röhren, die ca. 2½—3 mm lang sind. Die Zahl der einzelnen freien Wohnröhren kann in einer Kolonie,

je nach ihrer Größe, sehr verschieden sein (von 25—30 bis 200—280).

Die Endröhren, d. h. diejenigen Wohnröhren, welche die äußersten oder distalsten der Kolonie darstellen, sind in wohlentwickelten Kolonien den anderen Wohnröhren gleich. In den jungen, weiterwachsenden Teilen der Kolonie kriechen sie in ihrer ganzen Länge (*Er.* Fig. 10). Solche Endröhren sind stets an ihren distalen Enden zugespitzt und geschlossen. In ihren Räumen entwickeln sich die jungen Knospen (*Kn.*)

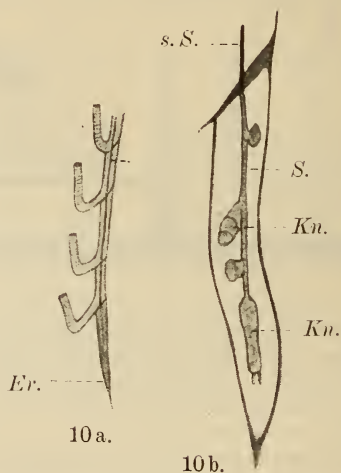


Fig. 10 a. Ein Zweig der *Rhabdopleura*-Kolonie mit weiterwachsendem Endrohr (*Er.*). Ansicht von oben. Vergr. ca. 15. Fig. 10 b. Dasselbe Endrohr bei Vergr. 75. — *s. S.* Der schwarze Stolo; *S.* die weiterwachsende Spitze des Stolos, an der mehrere Knospen (*Kn.*) sitzen.

der Kolonie, die sich hier gewöhnlich in einer Mehrzahl in einer einzigen Kammer befinden. Erst später beim weiteren Wachstum der Knospen, wenn die aufsteigenden Wohnröhren sich bilden, fangen die Quersepten an, sich zu entwickeln. Diese sind also sekundäre Gebilde, die in dem anfangs offen zusammenhängenden Rohr erst nachträglich auftreten.

Die freien Wohnröhren sind im Querschnitt kreisförmig, die kriechenden dagegen sind immer an der Befestigungsseite stark abgeplattet (*kW.* Fig. 11), so daß das ganze Rohr im Querschnitt halbkreisförmig erscheint. Die Befestigungsseite ist dünn und hat nur in der Mitte eine schwache innere Ver-

dickung, in der der schwarze Stolo verläuft (s. S. Fig. 11). Die obere freie Wand dagegen ist viel dicker und konvex bis halbkreisförmig im Querschnitt (o W.).

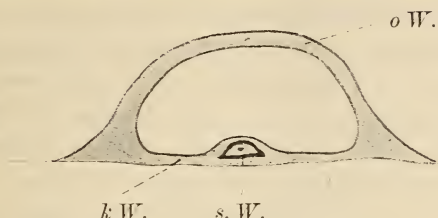


Fig. 11. Querschnitt durch die kriechende Rohrpartie einer Kolonie von *Rhabdopleura*. Schema. *k W.* deren Befestigungsseite, die den schwarzen Stolo (*s. S.*) enthält; *o W.* obere freie Rohrwand.

Die Substanz der Wohnrohrwände ist durchsichtig, farblos, sehr brüchig und läßt sich sehr leicht schneiden. Nur in einigen, doch nicht besonders seltenen Fällen, am häufigsten in alten, degenerierten Kolonien, tritt innerhalb der durchsichtigen farblosen Substanz noch eine dunklere oder schwarze auf.

An den freien Wohnröhren kann man deutlich Zuwachsstreifen erkennen, die als eine feine „Ringelung“ derselben schon bei schwachen Vergrößerungen leicht erkennbar sind (*Rg.* Fig. 9 und 12 a, auch an Fig. 16 *f W.*). Die distalen Ränder der aufeinandergesetzten ringförmig verbundenen Bänder oder Gürtel (*Rg.* Fig. 9) sind stets etwas nach außen gekrümmt, wodurch an der Oberfläche der Röhren eine Berippung entsteht. Jedes Röhrenband wird von einer feinen, schief verlaufenden Linie durchzogen, welche die Verwachungsstelle des Gürtelbandes zu einem geschlossenen Ring darstellt. Die Höhe der Gürtelbänder variiert von 30—40 μ . In den kriechenden Partien der Kolonie sind die Grenzen der einzelnen Bänder nur an der freien, oberen Wand erkennbar und treten als ein doppeltes System schief zur Achse der Röhre verlaufender Linien auf (Fig. 12 b), die in der Mittellinie der Rohrwand aneinander-



12 a.



12 b.

Fig. 12. Oberflächliche Berippung (*Rg.*) des freien Seitenzweiges (*a.*) und der kriechenden Rohrpartie (*b.*) der *Rhabdopleura*-Kolonie. Vergr. 100.

stoßen. Die „Ringelung“ der freien Wohnröhren ist die direkte Fortsetzung dieser alternierenden Kreuzung der kriechenden Röhren.

An der Übergangsstelle des kriechenden Rohres in das freie bildet die obere, nicht festgewachsene Wand des kriechenden Rohres in den langen Röhren zwei ins Innere hineinragende Längsrippen, die in der proximalen Hälfte des freien Wohnrohrs bald verschwinden. Diese Rippen dienen wahrscheinlich zur Festigung der langen Röhren.

Die Quersepten bilden aus einer Anzahl Schichten (*Q.* Fig. 9) derselben Substanz, die die Wände der Röhren bildet. Diese Schichten sind stets von derselben scharf abgegrenzt und senkrecht zur Rohrwand angeordnet. In den jungen Zweigen, die aus niedrigen freien Wohnröhren bestehen, sind sie oft unvollkommen, indem sie eine Öffnung in der Mitte haben. Die erste Anlage der Septen tritt als innere ringförmige Verdickung der Wände der kriechenden Endröhren auf.

Der schwarze Stolo (*s. S.* Fig. 9, 10, 11, 14, 15 u. 16) liegt gänzlich in der Substanz der emporgewachsenen Wand des kriechenden Rohrteils eingeschlossen und bildet einen Verbindungsstrang zwischen allen Tieren der Kolonie. Der

Stolo geht unter allen Kammern oder Abteilungen des kriechenden Rohres ohne Veränderungen durch und bildet bei Verzweigungen des Rohres auch solche. Er hat die Form eines feinen, schwarzen Rohres, das ca. 25 μ breit ist. Bei starken Vergrößerungen erscheinen seine Wände wellenförmig oder schwach gerunzelt. Im Querschnitt ist er entweder oval oder an der Unterseite schwach abgeplattet.

Jedem Wohnrohr gegenüber bildet er einen kleinen Seitenzweig oder eine Verdickung, deren Länge von 5—50 μ variiert und die zu dem betreffenden Kammerraum geht, wo sie sich mit dem kontraktilem Stiel des Tieres oder mit einer Knospe verbindet (*Sz. S.* Fig. 9).



Fig. 13. Horizontaler Längsschnitt durch den schwarzen Stolo.

Vergr. 550. —

a. Äußere schwarze Hülle; *Zs.* Schicht der verzweigten Zellen; *iZ.* innerer Zellenstrang; *iSt.* innerer Stab; *p.* Pigmentflecken.

Der Stolo besteht aus:

1. einer äußeren schwarzen Hülle (*a* Fig. 13), auf die sich die schwarze Färbung beschränkt. Sie ist homogen, ungeschichtet und umhüllt die inneren Zellstränge vollständig. Ihre Farbe ist bei starken Vergrößerungen öfter dunkelbraun als schwarz und schwach durchsichtig. Nach Behandlung mit Eau de Javelle wird sie rasch vollständig durchsichtig und verändert ihre Farbe in eine hellbraune oder gelbe;
2. einer Schicht verzweigter Zellen (*Zs.*) mit zahlreichen Pigmentflecken (*p.*), deren Farbe mit der der schwarzen Hülle identisch ist;
3. einem inneren Zellstrang (*i Z.*);
4. einem inneren Stab (*i St.*), der ein Ausscheidungsprodukt der Zellen des inneren Zellstranges ist und aus stark lichtbrechender Substanz besteht. Sein Verlauf ist gewöhnlich etwas wellig und nähert sich unregelmäßig bald dem einen, bald dem anderen Rand des inneren Zellstranges. Seine Breite erreicht kaum 5—7 μ .

Zwischen der äußeren Zellschicht und der schwarzen Hülle tritt oft auch ein Zwischenraum (innerer Raum des Stolo) auf.

An den Verzweigungsstellen des Stolos bleibt sein feinerer Bau unverändert, dagegen sind die Seitenzweige durch innere Verdickungen der schwarzen Hülle gekammert und zeigen dann einen anderen Bau.

Im Verlaufe des Stolos können in sehr seltenen Fällen einige abnorme Veränderungen stattfinden, von welchen die eigentümlichsten die Bildungen besonderer geschlossener Ringe sind.

Die schwarze Substanz der Stolahülle kann sich auch auf die Wände der Wohnröhren verbreiten und die erwähnten Anomalien im Bau derselben hervorrufen. In solchen Fällen findet man nur Schichten der durchsichtigen gelben oder bräunlichen oder seltener undurchsichtigen schwarzen Substanz in den durchsichtigen farblosen der Rohrwände.

In den geschlossenen Kammiern, die sich nicht in die freien Wohnröhren fortsetzen, liegen entweder junge Knospen oder besondere sackförmige, mit Dotter erfüllte sogen. Winterknospen (*K.* Fig. 16). In den alten Kolonien kann sich auf

der inneren Fläche der die Winterknospen enthaltenden Kammern die schwarze Hülle des Stolos verbreitern und die ganze Knospe vollständig umhüllen. Solche eingekapselte Winterknospen können innerhalb der schwarzen Kruste wieder durchsichtige farblose Substanz entwickeln, so daß die schwarze Schicht vollständig innerhalb der durchsichtigen eingeschlossen

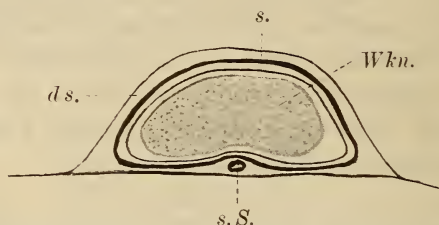


Fig. 14. Querschnitt durch die eingekapselte Winterknospe (*Wkn.*). Die Schicht der schwarzen Substanz (*s.*) ist in der durchsichtigen (*dS.*) eingeschlossen.

wird (s. Fig. 14). Sehr oft zerfällt sie dann in eine Anzahl kleiner, polygonaler Stückchen, die durch die durchsichtige Substanz voneinander getrennt sind. Auch an den übrigen Stellen, wo die schwarze Substanz innerhalb der durchsichtigen hervortritt, kann sie nicht nur eine ununterbrochene

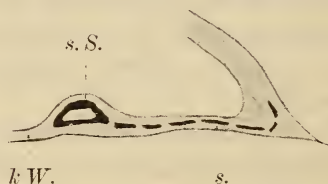


Fig. 15. Eine Partie des Querschnittes durch das kriechende Wohnrohr von *Rhabdopleura*. Vorhandensein der schwarzen Substanz (*s.*) in der Wand des kriechenden Wohnrohres (*kW.*), welche in einzelne miteinander nicht kommunizierende Schichten zerfällt. *s.S.* Der schwarze Stolo.

Schicht bilden, sondern auch in einzelne Platten getrennt sein, wie das Fig. 15 (*s.*) zeigt.

Gegen die Endröhren endet sich der schwarze Stolo im letzten Querseptum. In den weiterwachsenden kriechenden Endröhren setzt er sich als ein durchsichtiger, frei im Rohr-raum liegender Zellstrang (s. Fig. 10) weiter fort, an dem sich die Knospen (*Kn.*) bilden. Der freie Stolo bildet sich

ursprünglich als ventraler Auswuchs des Rumpfes des ersten Tieres der Kolonie und stellt ein hohles Rohr dar, dessen Wände aus zwei Zellschichten bestehen. Die äußere Zellschicht entspricht der Körperwand (Ektoderm) des Tieres, die innere dem Peritonealepithel, und der innere Raum ist die direkte Fortsetzung der Leibeshöhle. Durch Ausscheidung der durchsichtigen Substanz durch die äußere Zellschicht wird der Stolo in der Substanz des Wohnrohres eingeschlossen. Wenn das Peritonealepithel eines solchen eingeschlossenen Stolos den inneren Stab ausscheidet, der den inneren Raum ausfüllt, und die durchsichtige Substanz um das äußere Epithel dunkel wird, erhalten wir alle Bestandteile des schwarzen

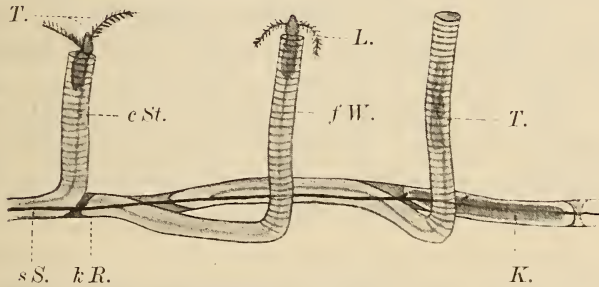


Fig. 16. Drei Wohnröhren von *Rhabdopleura* mit drei Tieren (*T.*); *c St.* kontraktiler Stiel; *f W.* frei sich erhebende Seitenzweige der kriechenden Rohrpartie (*k R.*); *K.* geschlossene Zellen oder Kammern der kriechenden Rohrpartie; *L.* Lophophor; *s S.* der schwarze Stolo. Vergr. 35.

Stolos. Die schwarze Hülle entwickelt sich stets direkt aus der durchsichtigen farblosen Substanz der Rohrwand; zwischen beiden kann man also keine scharfe Grenze ziehen.

Leider nur in sehr wenigen Fällen habe ich die Anfangsstelle der *Rhabdopleura*-Kolonie beobachten können. Sie besteht aus einer Anzahl von Ringen des schwarzen Stolos, aus spiralen, gebogenen oder sackförmig erweiterten Wohnröhren und aus einem blasenähnlichen Gebilde, das aus durchsichtiger Substanz besteht. Diese Stelle kann man den übrigen Teilen der Kolonie gegenüberstellen, da nur später die regelmäßige Aufeinanderfolge der sich erhebenden Wohnröhren eintritt. Der schwarze Stolo der Kolonie nimmt seinen Anfang aus den erwähnten Ringen.

Der Bau des Tieres ist, trotz seiner außerordentlichen Kleinheit¹, sehr kompliziert und zeigt einige Organe, die sogar bei den Wirbeltieren (!) vorhanden sind. Das Tier läßt deutlich eine Dreisegmentierung erkennen, die in der Teilung des Körpers in Kopfschild, Halsregion und Rumpf entspricht. Dazu kommt noch ein Lophophor (L. Fig. 16) aus zwei Armen mit je zwei Reihen ca. 50 feiner Tentakeln, der aus der dorsalen Körperwand der Halsregion entspringt. Der kontraktile Stiel (*c. St.*) ist ein Auswuchs der ventralen Rumpfwand. Von den inneren Organen (s. FOWLER 1893, 1904; SCHEPOTIEFF 1904, 1905) betrachte ich als besonders für *Rhabdopleura* charakteristisch die Teilung der Leibeshöhle (Coeloms) in drei Segmente, den V-förmig gebogenen Darmkanal, ein Paar in den Oesophagus einmündender Kiemenrinnen und einen unpaarigen Vorsprung der Oesophaguswand in den Kopfschild oder die sogen. Notochorda.

Da von den eigentlichen Tieren der Graptolithen gar keine Spuren erhalten sind, hat der so hoch entwickelte Bau des Körpers von *Rhabdopleura* für die Vergleichung der beiden Gruppen miteinander keine Bedeutung.

Wie aus der vorliegenden Beschreibung des allgemeinen Baues der *Rhabdopleura*-Kolonien hervorgeht, sind die Übereinstimmungen mit dem der Monograptiden sehr zahlreich. Wie bei den Monograptiden ist auch bei *Rhabdopleura* eine besondere Anfangsstelle² der Kolonie und die regelmäßige Aufeinanderfolge der Wohnröhren der übrigen Koloniestellen vorhanden. Der feinere Bau der Wohnrohrwände zeigt bei beiden Gruppen sehr große Übereinstimmung, besonders in den Fällen, wo bei *Rhabdopleura* die schwarze Substanz in den Rohrwänden hervortritt. Die von PERNER (1894) beschriebenen inneren Verdickungen der Wände von *Monograptus* kann man im allgemeinen den Längsrippen der *Rhabdo-*

¹ Die mittlere Länge der Tiere variiert von 250 bis 300 μ , die Breite von 150 bis 160 μ .

² Die von RÜDEMANN (1895, 1897) beschriebenen Anfangsstellen der Diplograptiden wie auch die der *Rhabdopleura* sind zu unvollständig bekannt, um einen genaueren Vergleich der einzelnen Bestandteile beider zuzulassen.

pleura-Wohnröhren vergleichen. Auch die äußere Form einiger Graptolithen, wie z. B. *Dictyonema tuberosum* WIMAN, *Ptilograptus suecicus* WIMAN, *Dendrograptus bottnicus* WIMAN etc., ist dem der *Rhabdopleura* ähnlich.

Aber als besonders auffallenden Umstand betrachte ich die Übereinstimmung im Bau und Verlauf des schwarzen Stolos der *Rhabdopleura* mit dem der Virgula der Graptolithen. Eine solche Form des Stolos, wie die bei *Rhabdopleura* vorhandene, tritt in keiner rezenten Tiergruppe auf. Leider habe ich die Anwesenheit von kurzen Seitenzweigen oder Verdickungen der Virgulae jedem Wohnrohr gegenüber, wie beim schwarzen Stolo von *Rhabdopleura*, nicht auf allen von mir angefertigten Schliffen mit Sicherheit konstatieren und ebensowenig ihren feineren Bau mit dem des schwarzen Stolos vergleichen können (Fig. 5 u. 6). Besonders entwickelt scheinen solche „Seitenzweige der Virgulae“ nicht bei den Monograptiden, sondern, wie die Figuren bei PERNER (1894) und WIMAN (1895, 1896¹, 1896², 1897) zeigen, bei den Retioloidea zu sein.

Als Hauptunterschied betrachte ich das Vorhandensein der Quersepten in den kriechenden Röhren der *Rhabdopleura*, die bei den *Monograptus* fehlen. Doch, wie erwähnt, fehlen die Quersepten in den jungen kriechenden Wohnröhren, die mehrere Knospen enthalten (Fig. 10), und entwickeln sich erst später mit dem Wachstum der sich frei nach oben aufrichtenden Wohnröhren. Gegenüber einer solchen Bildung, wie der schwarze Stolo sie darstellt, kann das Vorhandensein der sich erst später entwickelnden Quersepten bei dem Vergleich der Graptolithen mit *Rhabdopleura* keine prinzipielle Bedeutung haben. Die übrigen Unterschiede zwischen beiden Gruppen sind nur sekundärer Natur und sind hauptsächlich auf die verschiedene Lebensweise der beiden zurückzuführen, wie z. B. bei Graptolithen das Vorhandensein einer Längsrinne der die Virgula enthaltenden Koloniewand, während bei *Rhabdopleura* die entsprechende Wand angewachsen und abgeplattet ist und keine Rinne erkennen läßt usw.

Die Entwicklungsgeschichte der Graptolithen (RÜDEMANN 1895, 1897) scheint mir noch zu wenig bekannt, um Schlüsse darauf zu gründen. Die der *Rhabdopleura* ist leider vollständig unbekannt. Auch alle Theorien über die Lebensweise

der Graptolithen (LAPWORTH 1876, 1878; WIMAN 1895, 1897) erscheinen mir sehr unbegründet, da sie wahrscheinlich eine sehr mannigfaltig entwickelte Tiergruppe darstellen, deren Einzelgruppen eine ganz verschiedene Lebensweise geführt haben können (wie z. B. einzelne Gruppen der rezenten Tunikaten).

Die kriechenden, zugespitzten Endröhren der *Rhabdopleura*-Kolonie sind meiner Ansicht nach mit der Sacula der Graptolithen vergleichbar. Wie aus den Angaben RÜDEMANN'S (1895, 1897) hervorgeht, muß die Sacula nicht proximal, wie man früher meinte, sondern distal an den Spitzen der Koloniezweige liegen. Sie stellt also keine primäre „Embryonalzelle“ dar.

Wie aus den letzten Untersuchungen über den Bau der Graptolithen hervorgeht, hat ihre Gesamtorganisation sehr wenig mit der der Hydroiden zu tun. Das Vorhandensein der Virgula, der Sacula, der besonderen Anfangsstelle, sowie teilweise der Bau der Koloniewand spricht entschieden gegen die Stellung der Graptolithen neben den Sertularien und Plumularien oder überhaupt unter den Coelenteraten. Was bis jetzt über die Entwicklungsgeschichte der Graptolithen bekannt ist, scheint auch in keinerlei Übereinstimmung mit den Coelenteraten zu stehen.

Die Graptolithen und speziell Monograptidae stehen den Ahnen der *Rhabdopleura* am nächsten und ihre Stellung im System ist ihnen nicht unter den Coelenteraten, sondern neben den *Rhabdopleura* anzuweisen. Die übrigen Gruppen der Graptolithen, wie *Axonolipa*, *Retioloidea*, *Phyllograptidae* etc., weichen jedoch bedeutend vom allgemeinen Bau der Monograptiden ab, so daß von einer Vereinigung der allen Graptolithen mit *Rhabdopleura* zu einer Klasse kaum die Rede sein kann.

Die Stellung der *Rhabdopleura Normanii* ALLMAN¹ im zoologischen System ist seinerseits isoliert. Die Meinung der früheren Forscher (ALLMAN 1869, SARS 1874, RAY LANKESTER 1884) über die Zugehörigkeit der *Rhabdopleura* zu den Bryozoen muß jetzt, besonders nach Entdeckung der Notochorda und der Kiemenrinnen bei *Rhabdopleura*, aufgegeben werden.

¹ Bis jetzt ist nur diese einzige Art mit Sicherheit bekannt.

Die Bryozoen (und zwar hauptsächlich nur die Lophopoden) können nur in entfernter Verwandtschaft mit *Rhabdopleura* stehen. Die einzige Tierform, die mit *Rhabdopleura* sehr nahe verwandt ist, ist *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., der bis zur allerletzten Zeit nur ein einziges Mal in der Magellanstraße gefunden worden ist. Ihm fehlt die Bildung der Stolonen und die Tiere sind frei beweglich. Sie wohnen in Mehrzahl in einem einzigen stark verzweigten, frei auf dem Boden liegenden, netzförmigen Gehäuse, dessen innere Räume alle miteinander kommunizieren. Im Gegensatz zu *Rhabdopleura* zeigt das Gehäuse des *Cephalodiscus* in seinem Bau keine Regelmäßigkeit, sondern es besteht aus Aggregat der Schichten durchsichtiger, rötlichbräunlicher Substanz, die der durchsichtigen der *Rhabdopleura* sehr ähnlich ist. Ihre Oberfläche ist mit zahlreichen Anhängen oder Spitzen bedeckt.

In seiner inneren Organisation steht *Cephalodiscus*¹ etwas höher als *Rhabdopleura* und hat statt zweier sogar zwölf Lophophorarme und statt offener Kiemenrinnen ein Paar Kiemenspalten.

Die in Fig. 17 und bei MCINTOSH (1887) auf Taf. I wiedergegebenen Abbildungen der Wohnröhren des *Cephalodiscus* sind meiner Ansicht nach mit denen der *Dictyonema* (nach WIMAN 1895, 1896) oder einiger Diplograptiden vergleichbar.

Die beiden Gattungen (*Rhabdopleura* und *Cephalodiscus*) kann man zu einer Klasse — der der Pterobranchia RAY LANKESTER — verbinden.

Von allen rezenten Tierformen stehen die Pterobranchier den Enteropneusta am nächsten und durch die letzteren in verwandtschaftlichem Zusammenhang mit den Echinodermata einerseits und den Chordata anderseits. Doch sind auch Beziehungen zu den anderen (*Phoronis*, Gephyreen), hauptsächlich dreisegmentierten Tieren, wie die Brachio-

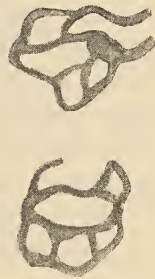


Fig. 17. Zwei Querschnitte durch einen Zweig der Kolonie von *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. Vergr. 20.

¹ Über *Cephalodiscus* s. MCINTOSH (1887), HARMER (1897), MASTERMAN (1897, 1898², 1903), SCHEPOTIEFF (1905).

poden oder Sagitta, nicht ausgeschlossen. Die Pterobranchier kann man als einen Grundstock des schon von vielen Forschern vorgeschlagenen Typus „Trimetamera“ oder „Triarticulata“ (SCHIMKEWITSCH 1893, MASTERMAN 1898¹, SCHULTZ 1903) betrachten, der in einem *Trochophora*-ähnlichen Tier vermutlich seinen Ausgang hat und von dem die Echinodermen und die Chordaten abstammen.

Wegen ihrer Verwandtschaft mit den Ahnen der rezenten Pterobranchier müssen also die Graptolithen eine ganz andere Stellung im zoologischen System einnehmen, als ihnen bis jetzt der herrschenden Anschauung nach angewiesen wurde.

Am Schluß dieser Mitteilung spreche ich meinen aufrichtigsten Dank Herrn Prof. SALOMON und meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. BÜTSCHLI aus, in dessen Institut meine Arbeiten über die Pterobranchier entstanden sind, für ihren hilfreichen Beistand bei der Ausführung meiner Untersuchungen. Auch Herrn Prof. SCHUBERG danke ich ergebenst.

Herrn Dr. PERNER gebührt mein Dank für die Zusendung des sehr guten Materials an Monograptiden.

L i t e r a t u r.

1869. G. ALLMAN, On *Rhabdopleura*, a new Genus of Polyzoa from Deep-Sea Dredgings in Shetland. Quart. Journ. Micr. Sc. 9.
1872. — On the Morphology and Affinities of Graptolites. Ann. Mag. Nat. Hist. 9.
1901. Y. DELAGE, Traité de zoologie concrète. 2. Part. II. Les Coelentérés.
1893. G. FOWLER, The Morphology of *Rhabdopleura Normanii* ALLMAN. Festschr. z. 70. Geburtstag R. LEUCKART's. Leipzig.
1904. — Notes on *Rhabdopleura Normanii* ALLMAN. Quart. Journ. Micr. Sc. 48.
- 1887—1897. F. FRECH, Lethaea palaeozoica. RÖMER's Lethaea geognostica. 1. Teil. Stuttgart.
1896. G. GÜRICH, Bemerkungen zur Gattung *Monograptus*. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. 48.
1865. J. HALL, Graptolites of the Quebec Group. Geol. Surv. Canada. Dec. II.
1897. S. HARMER, On the Notochord of *Cephalodiscus*. Zool. Anz. 20.
1875. J. HOPKINSON and C. LAPWORTH, On the Graptolites on the Arenig and Llandeilo Rocks of St. David's. Quart. Journ. Geol. Soc. 31.

1873. C. LAPWORTH, Notes on the British Graptolites and their Allies.
1. On an improved Classification of the *Rhabdophora*. Geol. Mag. 10.
1876. — On scottish Monograptidae. Geol. Mag. New Ser. Dec. II. 3.
1878. — The Moffat Series. Quart. Journ. Geol. Soc. 34.
1887. W. MCINTOSH, Report on *Cephalodiscus dodecalophus*. Challenger's Reports. 20. Appendix by S. HARMER.
1897. A. MASTERMAN, On the Diplochorda. II. The Structure of *Cephalodiscus*. Quart. Journ. Micr. Sc. 40.
- 1898¹. — On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata. Proceed. R. Soc. Edinburgh. 22.
- 1898². — On the further anatomy and the Budding Process of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. Trans. R. Soc. Edinburgh. 39.
1903. — On the Diplochorda. IV. On the Central Complex of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. Quart. Journ. Micr. Sc. 46.
1872. H. NICHOLSON, A Monograph of the British Graptolitidae. Edinburgh and London.
1894. J. PERNER, Études sur les Graptolites de Bohême. Première Partie: Structure microscopique des genres *Monograptus* et *Retiolites*. Système silurienne du centre de la Bohême. Suite de J. BARANDE. Prag.
1895. — Deuxième Partie: Monographie des Graptolites de l'étage D. Ibidem.
1884. E. RAY LANKESTER, A Contribution to the Knowledge of *Rhabdopleura*. Quart. Journ. Micr. Sc. 24.
1895. R. RÜDEMANN, Synopsis of the mode of growth and development of the graptolitic genus *Diplograptus*. Amer. Journ. Sc. (3.) 49.
1897. — Development and mode of growth of *Diplograptus* M'COX. Rep. state geologist for 1904.
1874. G. SARS, On *Rhabdopleura mirabilis*. Quart. Journ. Micr. Sc. 14.
1904. A. SCHEPOTIEFF, Zur Organisation von *Rhabdopleura*. Bergens Mus. Aarbog.
- 1905¹. — Über Organisation und Knospung von *Rhabdopleura*. Zool. Anz. 28.
- 1905². — Zur Organisation von *Cephalodiscus*. Bergens Mus. Aarbog.
1893. W. SCHIMKEWITSCH, Sur les relations génétiques des Métazoaires. Congrès Intern. Zool. Moscou 1893.
1903. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. III. Über Regenerationerscheinungen bei *Phoronis Mülleri* SELB. LONG. Zeitschr. f. wiss. Zool. 75.
1897. A. TÖRNQUIST, Neuere Arbeiten über die Graptolithen. Zool. Centralblatt. 4. Jahrg.
1892. C. WIMAN, Über Diplograptidae LAPW. Bull. Geol. Institut. Univ. Upsala. 1.
1893. — Über *Monograptus* GEINITZ. Bull. Geol. Institut. Univ. Upsala. 1.

1895. C. WIMAN, Über die Graptolithen. Bull. Geol. Instit. Univ. Upsala. 2.
- 1896¹. — The Structure of the Graptolites. Nat. Sciences. 9.
- 1896². — Über *Dictyonema cavernosum* n. sp. Bull. Geol. Instit. Univ. Upsala. 3.
1897. — Über den Bau einiger gotländischen Graptolithen. Bull. Geol. Instit. Univ. Upsala. 3.
- 1876—1880. K. ZITTEL's Handbuch der Paläontologie. 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [1905_2](#)

Autor(en)/Author(s): Schepotieff Alexander

Artikel/Article: [Ueber die Stellung der Graptolithen im zoologischen System. 79-98](#)